



SCHOENHOF  
Tremont st  
BOSTON.

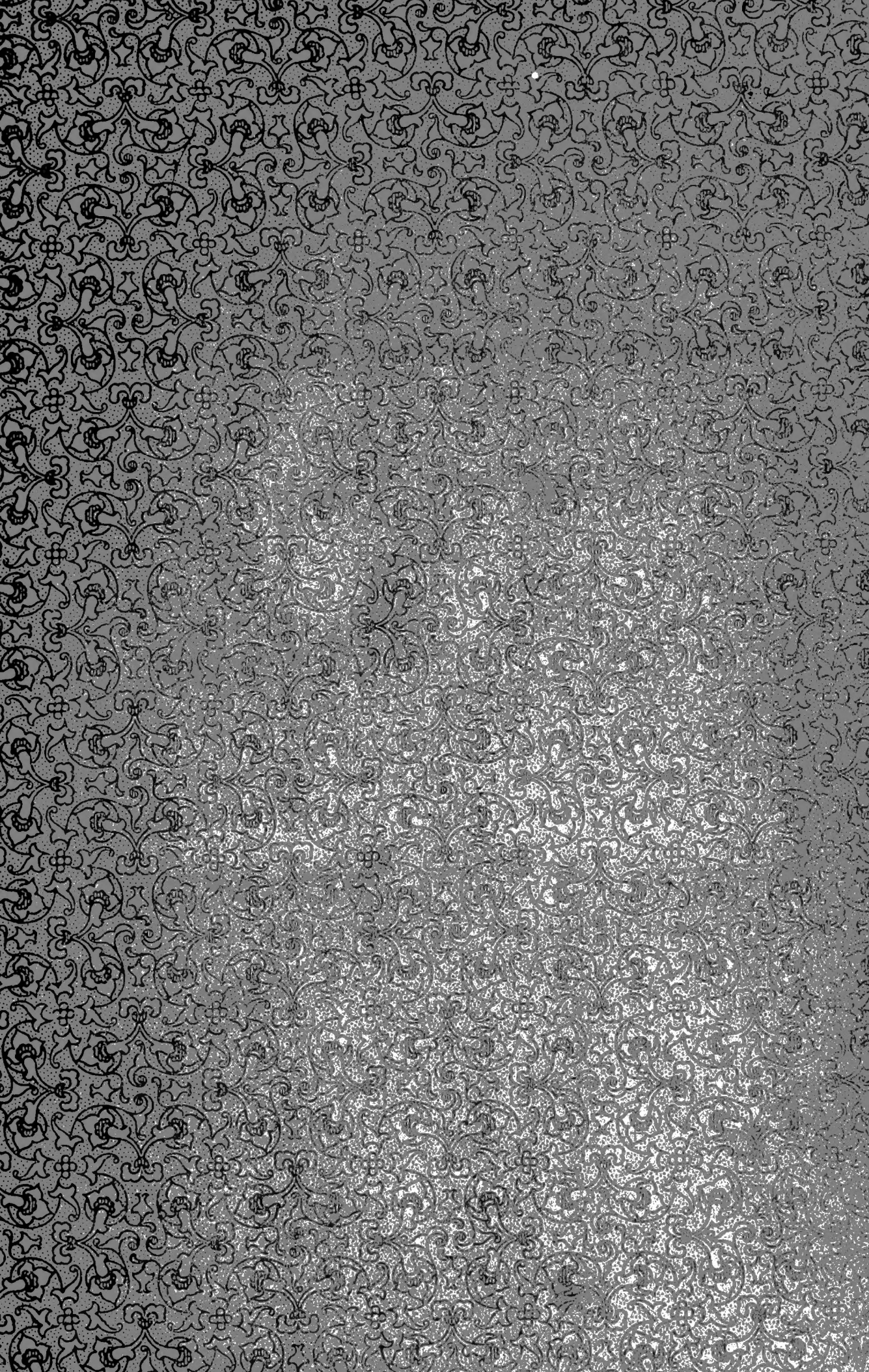
## GLENDOWER EVANS

BORN MARCH 23 1856

DIED MARCH 28 1886

Let knowledge grow from more to more,  
But more of reverence in us dwell;  
That mind and soul, according well,  
May make one music as before,  
But vaster.









# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTHEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE

DER THIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

**PROF. DR. J. W. SPENGLER**

IN GIESSEN.

---

DRITTER BAND.

MIT 38 LITHOGR. TAFELN UND 32 ABBILDUNGEN IM TEXTE.



J E N A

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1889.

NO. 1590

ANATOMIE

DE

DES ANATOMIE UND ONTOGENESE

VON GUSTAV MEYER

LEHRBUCH

FÜR

PHYSIOLOGEN UND ANATOMEN

IN UNIVERSITÄTEN

1590

BRUNNEN

VERLAG VON BRUNNEN, BREITENBURGER STRASSE 1, KÖLN

LEIPZIG

VERLAG VON GUSTAV MEYER

1888



# Inhalt.

## Heft I

(ausgegeben am 19. Mai 1888.)

	Seite
VAN REES, J., Dr., Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von <i>Musca vomitoria</i> . Mit Tafel I und II und 15 Abbildungen im Texte . . . . .	1
PLATE, L., Dr., Studien über Protozoen. Mit Tafeln III—V . . . . .	135

## Heft II

(ausgegeben am 15. Juli 1888).

WILL, LUDWIG, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Mit Tafel VI—X . . . . .	201
LEYDIG, FRANZ, Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Mit Tafel XI—XVII . . . . .	287
DOLLO, LOUIS, Sur le proatlas . . . . .	433

## Heft III

(ausgegeben am 30. November 1888).

KENNEL, J., Prof. Dr., Untersuchungen an neuen Turbellarien. Mit Tafel XVIII und XIX . . . . .	447
PLATE, LUDWIG H., Dr., Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Mit Tafel XX—XXII . . . . .	487
HERZFELD, P., Dr., Ueber das JACOBSON'sche Organ des Menschen und der Säugethiere. Mit Tafel XXIII und XXIV . . . . .	551
WEISMANN und ISCHIKAWA, Weitere Untersuchungen zum Zahlen-gesetz der Richtungskörper. Mit Tafel XXV—XXVIII und 5 Abbildungen im Text . . . . .	575

## Heft IV

(ausgegeben am 20. Mai 1889).

SCHÄFFER, CÄSAR, Dr., Beiträge zur Histologie der Insekten. (Aus dem zoologischen Institut in Freiburg i. B.) Mit Tafel XXIX und XXX . . . . .	611
--	-----

Inhalt.

	Seite
KORSCHULT, EUGEN, Dr., Zur Bildung des mittleren Keimblatts bei den Echinodermen. Nach Beobachtungen an <i>Strongylocentrotus lividus</i> LAM. Mit Tafel XXXI und 6 Abbildungen im Texte . . . . .	653
MÜLLER, G. W., Dr., Die Spermatogenese der Ostracoden. Mit Tafel XXXII und XXXIII . . . . .	677
BEARD, J., Ph. D., B. Sc., Morphological Studies. No. 3. The Nature of the Teeth of the Marsipobranch Fishes. (Aus dem anatomischen Institut zu Freiburg i. B.) Mit Tafel XXXIV—XXXV . . . . .	727
BEARD, J., Ph. D., B. Sc., Morphological Studies. No. 4. The Nose and Jacobson's Organ. (Aus dem anatomischen Institut zu Freiburg i. Br.) Mit Tafel XXXVI—XXXVIII und 6 Abbildungen im Texte . . . . .	753
III	
107	
108	
109	
110	
111	
112	
113	
114	
115	
116	
117	
118	



Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von  
*Musca vomitoria.*

Von

**Dr. J. van Rees,**

Lector für Histiologie an der Universität zu Amsterdam.

---

Mit Tafel I und II und 10 Holzschnitten.

---

**Einleitung.**

Die Untersuchung, deren Hauptresultate ich auf den folgenden Seiten niedergelegt habe, wurde im Frühjahr 1884 im Zoologischen Institute zu Freiburg i. B. angefangen und während  $1\frac{1}{2}$  Jahren mit geringen Unterbrechungen fortgesetzt, sodann nach der Wiederaufnahme meiner hiesigen Thätigkeit weiter ausgearbeitet, wenn auch die wichtigsten Resultate sich bereits im Laufe der technischen Arbeit bis zum Sommer 1885 ergeben hatten. Indem ich den Wunsch hege, später in einer grösseren Publication die vielen interessanten Erscheinungen der Fliegen-Metamorphose ausführlicher darstellen zu können, erlaube ich mir, in gegenwärtiger Mittheilung eine vorläufige Schilderung der Hauptpunkte aus den Ergebnissen zu entwerfen. Durch Hinzufügung von zwei Tafeln hoffe ich, die Darstellung leichter verständlich und überzeugender zu machen.

Der geschichtliche Ueberblick über den Gegenstand dieser Mittheilung braucht an dieser Stelle nur kurz zu sein. Dies lässt sich um so eher erreichen, als nur wenige Forscher sich mit der nachembryonalen Entwicklung der Fliegen beschäftigt haben und auch bei anderen Insecten diese Erscheinungen nur selten erforscht worden sind. Nur in-

sofern ist es durchaus geboten, die Resultate der früheren Forscher zu besprechen, als dies nöthig ist zur Beantwortung der Frage, ob es gerechtfertigt war, die Untersuchung noch einmal aufzunehmen.

Für mich gab auf diese Frage schon die Thatsache eine genügende Antwort, daß es der erste und weitaus eingehendste der früheren Untersucher, Prof. WEISMANN selbst, war, der mir die Bearbeitung dieses Themas vorschlug, als ich mich in der Absicht, eine grössere Untersuchung zu unternehmen, in sein Laboratorium aufnehmen liess. Dass ich es nicht unterlassen kann, ihm, meinem hochverehrten Lehrer und Freund, hier für diese seine Gastfreiheit, sein reges Interesse an dem Gedeihen meiner Arbeit, sowie vor Allem für die von ihm in reichem Maasse erhaltene wissenschaftliche Anregung nach allen Richtungen öffentlich meinen herzlichen Dank auszusprechen, dies möge mir der Lehrer verzeihen, da im täglichen Verkehr der Freund sich diesem Danke stets entzogen hat.

WEISMANN <sup>1)</sup> ist bekanntlich der erste gewesen, der sich dem Studium der inneren Veränderungen in der Puppe der Musciden zugewandt hat und an die schwer zu beantwortende Frage herangetreten ist, wie sich hier der Imagokörper äusserlich sowohl als innerlich aufbaut und gestaltet. Die von SWAMMERDAM bei den Schmetterlingen zuerst entdeckten Anlagen der Gliedmaassen in der Larve hat WEISMANN zuerst bei den Tipuliden, dann auch bei den Fliegen wieder aufgefunden, bei Letzteren allerdings in sehr abweichender Lage, nämlich nicht unter der Haut und in unmittelbarem Zusammenhange mit ihr, also als Fortsetzung derselben, sondern tief im Innern des Körpers, in Verbindung mit Nerven- resp. Tracheen-Stielen. Diesen merkwürdigen Anlagen hat er den Namen „Imaginalscheiben“ gegeben und diesen Namen sodann allgemein auch auf die ähnlichen Bildungen bei Tipuliden und anderen Formen ausgedehnt. Wie aus solchen Imaginalscheiben einerseits die Hypodermis des Kopfes sammt dessen Anhängen und Augen, andererseits diejenige des ganzen Thorax der Imago mit den drei Beinpaaren und den diesen entsprechenden drei Paar Rückenanhängen (vordere Stigmata der Puppe, Flügel und Schwinger) hervowachsen, während gleichzeitig die alte Hypodermis vollständig verdrängt wird und verschwindet; wie ferner die Gliedmaassen innerhalb einer dieselben umhüllenden Membran aus den scheibenförmigen Anlagen sich hervor-

1) WEISMANN, Die Entwicklung der Dipteren. II. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, p. 101; auch in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, p. 165.



bilden und gliedern, dies wurde mit grosser Ausführlichkeit geschildert und abgebildet. Von der Hypodermis des Abdomens meinte WEISMANN feststellen zu können, dass dieselbe zwar eine Umbildung erleidet, aber dennoch als solche für die Imago erhalten bleibt, wie dies ja auch bei den Tipuliden mit der ganzen Hypodermis der Fall sein soll.

War hiermit die Entstehungsweise der Puppe in der tonnenförmigen erhärteten Larvenhaut der äusseren Gestalt nach dargelegt worden, so wurde den während dieser ersten Bildungsperiode stattfindenden inneren Vorgängen nicht weniger Aufmerksamkeit zugewandt. Diese Vorgänge äusserten sich in erster Linie in dem bei keiner der untersuchten Insektenordnungen sonst noch in gleichem Grade vorkommenden Zerfall der meisten Larvenorgane, wie der Muskeln, Speicheldrüsen, peripherischen Nerven (mit Ausnahme des Opticus resp. nervösen Augenstiels), des Oesophagus, Saugmagens, Enddarms, sowie des Fettgewebes und eines grossen Theiles der Tracheen. Diesem allgemeinen Degenerationsprocesse entgingen, abgesehen von den völlig unberührten Geschlechtsanlagen, nur das centrale Nervensystem, das Rückengefäss, der Chylusmagen und Darm nebst den MALPIGHI'schen Gefässen und ein Theil der Tracheen, welche Organe indessen mehr oder weniger bedeutende Umgestaltungen erlitten, was in die zweite Periode, die der Ausbildung oder Entwicklung der Imago hinüberführte, in welcher die völlige Neubildung der zerstörten Organe stattfand. Während nun bei den blos umgebildeten Organen, welche den von WEISMANN mit dem Namen der Histolyse bezeichneten Process durchmachen, die degenerirten und histologisch aufgelösten, aber der Form nach im Ganzen erhaltenen Gewebsmassen selbst das Material für den Wiederaufbau des Organes für die Imago lieferten — theilweise vielleicht unter Erhaltung der Zellkerne, — so meinte WEISMANN in der Neubildung von Muskeln, Nerven, Tracheen und Fettgewebe eine freie Zellbildung erblicken zu müssen, eine Auffassung, welche bei dem damaligen Stande der Wissenschaft nicht nur vollkommen gerechtfertigt war, sondern in den früheren Ergebnissen WEISMANN's hinsichtlich der Bildungsweise des Insecten-Blastoderms eine bedeutende Stütze zu haben schien. Eine grosse Rolle sollten bei dieser Neubildung gewisse eigenthümliche Zerfallsprodukte der Larvenorgane spielen, die Körnchenkugeln, deren Ursprung und Zellnatur von WEISMANN mit den ihm zu Gebote stehenden Hilfsmitteln nicht festgestellt werden konnte.

Ueberhaupt, wo die einfache Präparationsweise und die mangelhaften Reagentien WEISMANN bei der Beantwortung von bestimmten Fragen im Stich liessen, handelte es sich mit wenigen Ausnahmen nur

um das Erkennen von verwickelten histiologischen Processen in Organen und Geweben, deren Form und Lagerung sowie allgemeine Umgestaltungen vollständig erkannt und ausführlich geschildert worden waren. Anatomisch hat WEISMANN den Gang der inneren Metamorphose in seinen Hauptzügen feststellen können und dadurch eine breite Basis geschaffen, auf welcher die späteren Forscher weiter bauen konnten. Auf diese Weise war er auch im Stande, den grossen Gegensatz zwischen der Musciden-Metamorphose und den viel einfacheren Veränderungen bei den Tipuliden klarzulegen und ferner die wichtige Thatsache festzustellen, dass die ganze Erscheinung der eingreifenden Umwandlungen einem Generationswechsel, womit man sie früher gerne verglichen hatte, durchaus ferne stand und nur als eine echte, wenn auch höchst ausgebildete und durchgreifende Metamorphose aufzufassen wäre. Was hierbei in erster Linie als maassgebend galt, war die Thatsache, dass die Geschlechtsanlagen aus dem Ei durch den Larvenkörper hindurch in die Imago übergehen, wodurch die Continuität des Individuums auf das Entschiedenste dargethan wird. Uebrigens galt dasselbe von dem centralen Nervensystem, welches trotz Umlagerung und Ausdehnung gewisser Abschnitte in seiner wesentlichen Zusammensetzung nur wenig umgeändert wurde, sowie von einigen anderen Organen, wie wir oben gesehen haben. Es wird sich im Laufe dieser Abhandlung herausstellen, dass diese directe Continuität der Gewebe auch dort noch vielfach erhalten ist, wo WEISMANN als wichtiges Resultat seiner Forschung wenigstens die Continuität der anatomischen Form hatte constatiren können.

Der erste, welcher sich für das Studium der Veränderungen im Puppenzustand der Insecten neuerer Methoden, speciell der Schnittmethode, bedient hat, war GANIN, welcher die Resultate seiner Untersuchungen <sup>1)</sup> im Jahre 1875 in russischer Sprache bekannt gemacht hat. Diese Publication ist denjenigen Forschern, welche diese Sprache nicht verstehen, grösstentheils blos durch zwei sich ungefähr deckende Auszüge von HOYER <sup>2)</sup> zugänglich, welche den Stoff nur in allgemeinen Zügen wiedergeben, was umsomehr zu bedauern ist, als die Arbeit in ihrem Texte mehr zu bieten scheint, als es die nicht sehr zahlreichen

1) Materialien zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insecten. (Russisch.) Warschau, 1875.

2) In: Jahresbericht von HOFFMANN und SCHWALBE über 1875 und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII, p. 385.

und dabei wenig ins Detail gehenden und nicht prägnanten Zeichnungen erwarten lassen <sup>1)</sup>).

Aus den HOYER'schen Referaten entnehmen wir, dass GANIN die Erscheinungen der postembryonalen Entwicklung ausser bei einer Fliege (*Anthomyia*) auch bei *Formica*, *Myrmica*, *Lithocolletis*, *Chrysomela* und *Tenebrio* untersucht hat. Dass er überdies auch auf *Musca vomitoria* seine Untersuchungen ausgedehnt hat, dies erfahren wir erst aus einer bald näher zu erwähnenden Schrift des französischen Forschers VIALLANES, welcher GANIN's diesbezügliche Befunde grösstentheils eingehend bespricht, teilweise sogar citirt. Aus diesen beiden Quellen habe ich also meine Kenntniss der russischen Arbeit ausschliesslich geschöpft.

Dass die Anwendung der Schnittmethode GANIN gestattete, in mehreren Hinsichten über die Ergebnisse WEISMANN's hinauszugehen, liegt in der Natur der Sache. Dem allgemeinen anatomischen Bilde konnte er nur wenig Neues hinzufügen und auch die anatomischen Details fast ausnahmslos nur bestätigen; dagegen gab es mehrere histologische Einzelheiten, zu deren Erkenntniss es eben neuerer Methoden bedurfte. In dieser Hinsicht hat GANIN am meisten geleistet für das richtige Verständniss der Umbildung des Darmkanals und der Hypodermis des Abdomens. Für den ersten entdeckte er im Mitteldarm zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen der Wand mehrere, von vielen kleinen Epithelzellen gebildete Inselchen, welche während der Abstossung der ersteren durch Wucherung die ganze innere Zellwand des Darmes wiederherstellten. Für die abdominale Hypodermis entdeckte er ähnliche kleinzellige Inseln, und zwar auf jedem der acht Abdominalsegmente deren vier, doch sollten diese nur den Ausgangspunkt bilden für die Neubildung der Haut, woran sich sämtliche Hypodermiszellen durch wiederholte Theilung mitbetheiligten. Auch über die Bildung des Mesoderms hat er sich ausführlich und bestimmt ausgesprochen und zwar soll dieses ausschliesslich aus den kleinzelligen Epithelzellen jener Inseln sowie der sonstigen Imaginalanlagen hervorgehen. Ferner hat er die Entstehung der Muskelsehnen aus dem Ectoderm klargelegt; in vielen und wichtigen Punkten stimmt er übrigens einfach WEISMANN's Auffassung vollständig bei, so bezüglich der Abstammung der Imaginalscheiben sowie in der wichtigen Frage

---

1) Leider ist auch die Tafelerklärung ausschliesslich in russischer Sprache abgefasst, ein Mangel, den wenigstens ein Theil der neueren russischen Abhandlungen zu vermeiden anfängt.



nach dem Bildungsmodus von Thorax und Kopf. Wir werden darauf später ausführlicher zurückkommen.

Schliesslich erschien 1882 die umfangreiche französische Abhandlung von VIALLANES<sup>1)</sup>, welche theilweise die uns hier nicht näher berührende Histologie der Dipteren-Larven, zum grössten Theil aber die postembryonale Entwicklung der Musciden behandelt<sup>2)</sup>. Auch dieser Forscher hat sich der Schnittmethode bedient und auf den Gegenstand seiner Untersuchung viel Fleiss und Geschicklichkeit verwendet; auch sind die der Abhandlung beigefügten zahlreichen Zeichnungen lehrreich und charakteristisch, und legen Zeugnis davon ab, wie vorzüglich recht viele Schnitte gelungen sind. Trotzdem ist VIALLANES in vielen wesentlichen Punkten nicht über GANIN hinaus gekommen und, obgleich er sehr Vieles an seinen Durchschnitten genauer und besser gesehen hat als seine Vorgänger, so ist er leider in seinen Deductionen recht unglücklich gewesen, so dass viele seiner Endresultate als unrichtig zu betrachten sind. Da ich später Veranlassung haben werde, auf mehrere Details einzugehen, will ich hier nur erwähnen, dass er hinsichtlich der Neubildung der Flügelmuskeln sowie des Tracheenepithels sich wieder auf den alten, in gegenwärtiger Zeit sehr gewagten Standpunkt der freien Zellbildung gestellt hat. Dagegen sind die Angaben über die Entwicklung der Augen und des Bulbus opticus, denen ein grosser Theil des Werkes gewidmet ist, sehr wichtig, weil seit WEISMANN auf diesen Gegenstand nicht wieder die Aufmerksamkeit gelenkt war. Auch in der Erkenntnis der Neubildung der abdominalen Hypodermis hat VIALLANES einen Schritt über GANIN hinaus gethan.

Dass der Verfasser bei den vielen von ihm gut beobachteten Details und der vollständigen Beherrschung der Literatur die Hauptfragen „der histologischen Erscheinungen, welche die postembryonale Entwicklung der Insecten begleiten“, nicht richtiger zu beantworten verstanden hat, schreibe ich namentlich dem Umstande zu, dass die

1) VIALLANES, Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux, in: Annales Sciences Natur., Zoolog. (série 6) vol. XIV, 1882, pag. 1.

2) Ferner ist zu erwähnen: KÜNCKEL D'HERCULAIS, Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris, 1875. Ich habe mir diese grosse Monographie leider nicht verschaffen und sie deshalb hier auch nicht besprechen können. Nach den Citaten in VIALLANES' Schrift scheint sie jedoch nur Bruchstücke aus der Entwicklungsgeschichte zu enthalten.

Methoden, deren er sich für die Anfertigung seiner Schnitte bedient hat, nicht ausgereicht haben, um ihm die dazu unbedingt erforderlichen lückenlosen Schnittserien zu liefern. Zur Zeit der Untersuchung GANIN's mögen solche Serien noch kaum zu erhalten gewesen sein, er musste sich begnügen, an seinen besten Schnitten gerade das zu studiren, wozu sie ausreichten. Für seine Nachfolger genügte dies aber nicht mehr. Indem ich selber das Glück hatte, erst im Anfang meiner Untersuchung zu sein, als die überaus wichtigen Fortschritte in der Schneidetechnik, speciell die Färbung der aufgeklebten Schnitte, von Neapel aus den Histiologen als überaus werthvolle Gabe dargeboten wurden, musste VIALLANES sich nach älteren Methoden mit Mühe und Noth durch die ungeheuren Schwierigkeiten, welche das Schneiden von Insecten darbot, hindurcharbeiten; ich gestehe gerne, dass die Geschicklichkeit und Ausdauer, welche er dabei bekundet hat, mir grosse Achtung abzwingt.

Nach genauer Kenntnissnahme von VIALLANES' Arbeit waren es also namentlich die Fortschritte der Technik, worauf ich mich gestützt habe, als ich die Erwartung hegte, durch eine von Grund aus wiederholende Untersuchung der Fliegenpuppe zu befriedigenderen Resultaten zu gelangen. Denn befriedigend konnte man die Summe unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete auch nach VIALLANES' Untersuchungen keineswegs nennen, ganz abgesehen davon, dass er sowohl wie GANIN viele Fragen gar nicht berührt hatte. Denn nicht nur in histiologischer Beziehung hatten Beide noch manche Lücke oder Unsicherheit bestehen lassen, oder waren sie gar in directem Widerspruch mit einander, sondern auch wichtige anatomische Fragen, wie die nach der Bildungsweise von Kopf und Thorax, waren einer Lösung nicht näher gebracht. Die Schnittmethode hatte dafür also bis dahin so gut wie nichts geleistet, und beide Forscher hatten sich WEISMANN's schon erwähnten Auffassungen ganz oder grösstentheils angeschlossen.

Nun schien mir gerade dieser Punkt einer der wichtigsten der ganzen Untersuchung zu sein, weil ja durch die merkwürdige innere Lage der zur Kopf- und Thoraxbildung dienenden Imaginalscheiben der Fliegen und durch die gangbare Vorstellung ihres Zusammenwachsens zur neuen Hypodermis von Kopf und Thorax sammt allen ihren Anhängen die Fliegen unter allen Insecten eine ganz exceptionelle Stellung einnehmen. Dass durch eine noch so sorgfältige Präparation der Theile des sich bildenden Puppenkörpers das Problem nicht vollständig zu lösen war, dies zeigen uns zur Genüge WEISMANN's sorgfältige Bemühungen in dieser Hinsicht.

Hier war also das richtige Arbeitsfeld für die neuesten Methoden, welche die Herstellung von lückenlosen Schnittserien sogar an einem so schwierigen Object möglich machten und damit die Untersuchung von neuem auf die Tagesordnung brachten. Es kam also darauf an, von möglichst vielen Entwicklungsstadien durch die Combination sämtlicher Schnitte ein vollständiges Bild zu erhalten, welches über das betreffende Stadium vollkommen aufzuklären im Stande war. Wäre dies früher eine in Jahrzehnten kaum erreichbare Arbeit gewesen, so war es jetzt, wenn auch keine einfache, so doch eine innerhalb der Grenzen jeder grösseren Untersuchung liegende Aufgabe und zugleich eine Arbeit, von der ich mir versprechen durfte, dass sie die Mühe des Unternehmens wohl lohnen würde.

Ich will hier nicht unerwähnt lassen, dass es, als ich mich auf Grund der obigen Betrachtungen zu dieser Arbeit entschloss, von vornherein in meinem Plane lag, die Untersuchung auch auf andere Gruppen von Insecten auszudehnen und die Erscheinungen der inneren Metamorphose in ihren verschiedensten Formen und Abstufungen kennen zu lernen, weil daraus gewiss die wichtigsten Schlüsse auf die Phylogeneese der Hexapoden und auf deren Verwandtschaft mit anderen Tracheaten und Articulaten zu erwarten sind. Dennoch bin ich gerne dem Rathe Prof. WEISMANN's gefolgt, mich in erster Linie eingehend und ausschliesslich mit der Fliege zu beschäftigen, weil hier nach seinen eigenen Erfahrungen die Veränderungen am eingreifendsten sind und weil ihr Studium daher die Einsicht in die analogen aber einfacheren Erscheinungen der anderen Formen bedeutend erleichtern muss. So gebe ich denn augenblicklich nur die Resultate dieser ersten Untersuchung, ohne mir viele Seitenblicke auf andere Formen oder etwa Schlüsse auf Abstammung oder Verwandtschaft zu erlauben. Indessen hoffe ich später im Stande zu sein, die Resultate weiterer, auch über andere Ordnungen ausgedehnter Untersuchungen vorzulegen.

Es bleibt mir für diesen Abschnitt nur noch übrig, der wenigen Mittheilungen Erwähnung zu thun, welche während des Verlaufes meiner Untersuchung publicirt wurden. Zuerst habe ich selbst September 1884 in einem Artikel über die Erscheinungen der intracellulären Verdauung<sup>1)</sup> meine bis dahin erhaltenen Resultate in Bezug auf die Rolle

---

1) J. VAN REES, Over intra-cellulaire spijsverteering en over de beteekenis der witte bloedlichaampjes, in: Maandblad voor Natuurwetenschappen, 1884, Jaarg. 11, Aug., Oct. und Nov.



der Blutkörperchen bei der Degeneration der Muskeln und Fettzellen beschrieben<sup>1)</sup>. Auf diese Mittheilung werde ich unten zurückkommen.

Dann erschien Febr.—März 1885 ein grösserer Artikel aus der Feder KOWALEVSKY'S im Zoolog. Anzeiger<sup>2)</sup>, worin er unter dem Datum Dec. 1884 die Hauptergebnisse seiner an demselben Objecte gemachten Untersuchungen veröffentlichte. Da ich, als dieser Artikel erschien, viel zu weit mit der eigenen Untersuchung vorgerückt war, um von ihrer Durchführung noch abstehen zu können, auch wenn ein so bewährter Forscher wie KOWALEVSKY sie gleichfalls in die Hand genommen hatte, da weiter meine ersten Mittheilungen, soweit der Gegenstand sich deckte, in KOWALEVSKY'S Darstellung eine vollkommene Bestätigung fanden, andererseits jedoch einige seiner Resultate mit meinen eigenen inzwischen erlangten Ergebnissen nicht übereinstimmten und ich überdies in einigen wichtigen Punkten, worüber KOWALEVSKY gänzlich schwieg, zu befriedigender Erkenntniss gelangt zu sein glaubte, so konnte ich mich an der Thatsache der Gleichzeitigkeit unserer Untersuchungen nur freuen, indem ich erwartete, dass die complicirten Erscheinungen der Metamorphose dadurch besser würden aufgeklärt werden, als wenn nur der Eine von uns Beiden die Untersuchung jetzt in Angriff genommen hätte; denn die grossen Schwierigkeiten hätten in diesem Falle vielleicht für mehrere Jahre von einer Nachuntersuchung abgeschreckt. Auch konnte es als ein günstiger Umstand betrachtet werden, dass wir wenigstens theilweise nach verschiedenen Methoden gearbeitet hatten, KOWALEVSKY wohl namentlich an Isolationspräparaten sowie an dem lebenden, in Eiweisslösung conservirten, aus der Chitintonne herausgeschälten Object, ich dagegen hauptsächlich nach Schnittserien. Wo sich jetzt die Ergebnisse decken, haben sie einen um so grösseren Werth, während andererseits viele Beobachtungen sich gegenseitig ergänzen konnten.

KOWALEVSKY'S Mittheilungen betreffen namentlich die Degeneration der Larvenorgane und die Umwandlung des Darmtractus.

In einer zweiten kurzen Mittheilung in der erwähnten Zeitschrift<sup>3)</sup> legte ich sodann im Jahre 1885 weitere Ergebnisse meiner Untersuchung nieder, welche sich namentlich auf die Bildung von Thorax

1) l. c., Nov., p. 114—116.

2) KOWALEVSKY, Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden, in: Zoolog. Anzeiger, Bd. 8, p. 98—103, 123—128, 153—157.

3) J. VAN REES, Over de post-embryonale ontwikkeling von *Musca vomitoria* in: Maandblad voor Natuurwetenschappen, Juli 1885, p. 67—77.

und Kopf der Puppe beziehen und über welche KOWALEVSKY keine eigenen Resultate mitgetheilt hatte. Endlich theilte ich in der 4. ausserordentlichen Sitzung der Niederländischen Zoologischen Gesellschaft einige weitere Ergebnisse, speciell über die Umbildung des Darmes sowie über das Wachsthum des imaginalen Epithels, mit, welche im Sitzungsberichte Erwähnung <sup>1)</sup> fanden. Alle diese vorläufigen Mittheilungen werden unten gelegentlich zur Besprechung gelangen. Die drei erstgenannten finden sich unmittelbar nach einander in derselben Reihenfolge referirt im Neapeler Jahresbericht über 1885 <sup>2)</sup>, erstere in dem von 1884 bereits erwähnt <sup>3)</sup>.

### Methoden der Untersuchung.

Als Fixirungs- resp. Härtungsmittel habe ich nach vielen Versuchen ausschliesslich heisse Flüssigkeiten gebraucht, und zwar namentlich bis zur Gerinnungstemperatur von Eiweiss erwärmtes Wasser oder Alcohol von verschiedener Stärke (30 % bis absolut), dann auch heisse schwache Chromsäure. Man erzielt dadurch einen dreifachen, nicht zu unterschätzenden Vortheil vor den von VIALLANES angewandten kalten Flüssigkeiten: erstens die momentane Abtödtung des Objectes, zweitens die Fixirung jedes einzelnen auch noch so kleinen Theilchens des Puppeninnern in seiner natürlichen Lage in der geronnenen Körperflüssigkeit, was namentlich während der Stadien des Zerfalls der Larvenorgane von höchster Wichtigkeit ist; schliesslich die angenehmere Consistenz zur späteren Zerlegung in Schnitte, welche der Puppenkörper bei der Gerinnung annimmt, und welche es ermöglicht, bereits nach kurzer Nachhärtung in absolutem Alcohol die Puppen in beliebiger Richtung ohne jede Gefahr vor Substanzverlusten bis über die Mitte des Körpers anzuschneiden, was für das regelmässige Eindringen der Einbettungsflüssigkeit von der grössten Bedeutung ist.

Eingebettet wurde in Paraffin, weil dieses technisch die allergrössten Vortheile bot. Die Einbettung wurde aus Benzin vor-

1) In: Tijdschrift der Ned. Dierk. Vereeniging. (Ser. 2) Bd. I, p. CXLIII.

2) l. c. II. Abth., p. 159—161.

3) l. c. I. Abth., p. 58.

genommen; die Versuche mit dem üblicheren Chloroform hatten mir für dieses Object keinerlei Vorzüge gezeigt; letzteres ist immerhin durch seine geringe specifische Schwere etwas umständlicher zu behandeln. Ebensowenig bot das während der Untersuchung in Mode gerathene Xylol mir einen Vortheil.

Von Paraffin wurde im Sommer die Sorte mit hohem Schmelzpunkt gewählt, an kalten Tagen und im Winter dieses mit etwa  $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{4}$  der weicheren Sorte gemischt. Um ein vollständiges Durchdringen des Objectes zu erreichen, musste dies mindestens  $2 \times 24$  Stunden in dem auf  $52^{\circ}$ — $58^{\circ}$  C erhitzten Paraffinbad belassen werden, manchmal schien dies noch kaum genügend und waren 3—5 Tage erforderlich, was ohne bemerkbaren Schaden für das Object geschehen konnte.

Das zwischen Bleiformen ausgegossene Paraffin sammt Object wurde sofort nach Beginn der Erstarrung unter Wasser getaucht, was bekanntlich zur Erlangung einer gleichmässigen Consistenz bedeutend beiträgt.

Geschnitten wurden die Objecte mit einem mittleren Mikrotom von JUNG in Heidelberg, und zwar mit dem kurzen meistens halbschräg gestellten Messer. Dass von der Herstellung von Schnittbändern nach dem Muster der Engländer auch bei quergestelltem Messer bei diesem schwierigen Objecte keine Rede war, werde ich kaum noch besonders hervorzuheben brauchen. Im Gegentheil, trotz aller Vorsichtsmassregeln, wie genaue Lage des Schnittstreckers, richtige Stellung und absolute Reinheit des Messers u. s. w., trotz grösster Sorgfalt und Aufmerksamkeit beim Schneiden und reichlicher Geduld bleibt die Anfertigung von schönen und tadellosen Schnitten immerhin eine sehr schwierige Aufgabe; bei nicht vollkommen gut erhärteten und eingeschlossenen Objecten ist sie geradezu unerreichbar.

Die Schnitte wurden nach PAUL MAYER's bekannter Vorschrift mittelst des Glycerin-Eiweissgemisches auf die Objectträger geklebt, welche ich bis zu solcher Grösse gewählt hatte, dass sie noch bequem ohne seitliche Stütze in jeder Lage auf dem Objecttisch der gewöhnlichen Mikroskope liegen konnten; dieser Forderung entsprach die grösste im Cataloge von ZEISS abgebildete Form vollständig. Bei sorgfältiger Aneinanderreihung der 300 bis 500 Querschnitte oder der 80 bis 120 Längsschnitte einer Puppe fanden diese auf zwei bis drei derartigen Gläsern immer Platz.

Von den verschiedenen angewandten Färbungsmitteln haben sich am besten RANVIER'sches Picrocarmin und Hämatoxylin nach FLEMMING



bewährt, namentlich wo Beides nach einander angewandt wurde. Wo diese Doppelfärbung blos ein schärferes Hervortreten von Kernen auf anders gefärbtem Hintergrunde bezweckte, da leistete gleich gute Resultate die Combination von Hämatoxylin und Eosin, ebenfalls am besten nach einander anzuwenden. Ausserdem führte aber die erste Combination zur Erkenntniss besonderer Affinitäten bestimmter Elemente zu je einem der beiden Farbstoffe, wodurch in vielen Fällen ein rasches sicheres Erkennen ermöglicht wurde; es wird unten ausführlicher davon die Rede sein. Lithioncarmin verhielt sich in seinen Affinitäten vollständig wie Hämatoxylin. Bei der Doppelfärbung habe ich die Gläser derart gehandhabt, dass die beiden Farbstoffe je nach der einen Seite maximal, nach der anderen minimal eingewirkt hatten, so dass in der Mitte des Glases die Schnitte von beiden ungefähr gleich stark, an den Seiten aber von je einer der Farben am stärksten gefärbt waren, durch welches Verfahren an irgend einer Stelle des Glases die für bestimmte Zwecke günstigste Färbung resp. Doppelfärbung anzutreffen war.

Die Hämatoxylinfärbung wurde, wie man vielfach zu thun pflegt, durch Abspülen in schwach angesäuertem Alcohol 70  $\frac{0}{10}$  verschärft, was ohne Gefahr für ein späteres Verblässen geschehen kann, wenn bis zum Hervortreten der tiefblauen Farbe in ammoniakhaltigem Alcohol nachgespült wird, wie meine nicht im geringsten verblassten 3 $\frac{1}{2}$  Jahr alten Präparate beweisen.

Zur Entfernung des absoluten Alcohols habe ich mich mit Vorliebe des Bergamotöls bedient. Das vielfach empfohlene Xylol eignet sich für die viele Schnitte tragenden grösseren Objectgläser wegen seines schnellen Verdunstens gar nicht.

Wo ich aus der lebenden Puppe die zellenführende Körperflüssigkeit oder auch die mit Nadeln zerzupften macerirten Theile nachträglich zu färben hatte, habe ich öfters mit Vorteil die MAYER'sche Eiweiss-Klebemethode angewandt, um die Färbung leichter vornehmen zu können. Für dickere Theile hat dies indessen keinen Werth.

Zur Färbung des ausgespannten Hautmuskelsystems der Larve und der jungen Puppe hat mir in Nelkenöl gelöstes Eosin vortreffliche Dienste geleistet.

Vermittels der angedeuteten Arbeitsmethoden habe ich nun vorläufig ein Untersuchungsmaterial von 35 Schnittserien erhalten, welche mit wenigen Ausnahmen die ganze Puppe (resp. Larve oder Imago) umfassen und fast alle verschiedenen Entwicklungsstadien angehören, und zwar theils in Querschnitt, theils in sagittalem oder frontalem Längsschnitt. Einige dieser Serien, namentlich die im Beginn der

Untersuchung erhaltenen, sind allerdings nicht lückenlos (theils durch Risse in den Schnitten, theils durch Verluste einiger unvollkommen festgeklebten Schnitte), der bei weitem grösste Theil dagegen kann als durchaus tadellos betrachtet werden und entspricht den oben gestellten Forderungen vollkommen.

Noch muss ich kurz erwähnen, dass der Fixirungsgrad der histologischen Elemente in den fertigen Präparaten ein sehr befriedigender genannt werden muss, wenn es auch nur in wenigen Fällen zur Erhaltung einer Kerntheilungsfigur gekommen ist. Augenblicklich scheint es jedoch keine besseren Fixirungsmittel für die Puppe als Ganzes als die von mir angewandten zu geben.

---

## I. Bildung der Puppe.

### Zerfall der Larvenmuskeln.

Die erste Erscheinung, welche im Puppenkörper den Eintritt der inneren Metamorphose bekundet, ist bekanntlich die bald nach der Einstellung sämmtlicher äusseren Bewegungen eintretende Degeneration der Muskeln oder, genauer gesagt, recht vieler Muskeln. Da nun die dabei entstehenden Zerfallsproducte bald an den verschiedensten Stellen des Körpers anzutreffen sind und den Raum zwischen den Organen allmählich erfüllen, so dass sie bei deren Besprechung erwähnt werden müssen, da ferner die Degenerationserscheinungen dieser Muskeln zu den ersten und interessantesten Vorgängen gehören, welche die Untersuchung an's Licht gebracht hat, so erscheint es mir passend, mit der Schilderung dieser Erscheinung meine Beschreibung anzufangen.

METSCHNIKOFF<sup>1)</sup> hat in den Jahren 1882 und 1883 in seinen epochemachenden Studien über die intracelluläre Verdauung<sup>2)</sup> mehrfach

---

1) METSCHNIKOFF, Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren, in: Arbeiten a. d. zoolog. Institut zu Wien. Bd. V., p. 141, 1883.

2) Ein ausführlicher Bericht über diese Studien findet sich in meinem oben citirten Aufsatz: Over de intra-cellulaire spijsverteering etc.

auch die Resorption von Muskeln durch Vermittlung von Leucocyten erwähnt, zuletzt bei der Beschreibung der Degenerationserscheinungen am Schwanz der Batrachierlarven<sup>1)</sup>, wo allerdings in nur 10 Zeilen die Rolle, welche die Leucocyten dabei spielen, characterisirt wurde. In jener Schrift erwähnt METSCHNIKOFF die schon früher von GANIN ausgesprochene Vermuthung, dass bei der sogenannten Histolyse der Muskelfasern der Fliege amöboide Mesodermzellen eine active Rolle spielen. Auch glaubt er in VIALLANES' diesbezüglichen Zeichnungen entschiedene Andeutungen in dem gleichen Sinne zu entdecken, obgleich dieser Untersucher selbst diese Bilder ganz anders gedeutet hat.

Ich selbst fand alsbald nach Beginn meiner Arbeit diese Vermuthungen GANIN'S und METSCHNIKOFF'S vollkommen bestätigt und gab diesem Befunde in dem erwähnten ersten Aufsatz folgendermassen Ausdruck:

„Was ich selbst gefunden habe, ist in Kurzem Folgendes, und zwar bezieht sich dasselbe auf Puppen von *Musca vomitoria*, welche im März (1884) gezüchtet wurden, zu welcher Zeit die Imago 24—28 Tage zu ihrer Entwicklung braucht. Während des ersten und zweiten Tages nach der Verpuppung waren auf dünnen Querschnitten noch keine Degenerationserscheinungen an den Muskeln zu beobachten. Diese zeigten sich auf solchen mehr oder weniger länglich und ziemlich homogen, mit 2—4 grossen, flachen Kernen, eingebettet in eine Anhäufung der übrigens äusserst spärlichen Protoplasmaschicht, welche sich zwischen Sarcolemma und Muskelsubstanz befindet. Am zweiten Tage erschienen diese Muskelkerne etwas mehr oval gestaltet, wie dies zuerst WEISMANN (1863) beobachtet hat. In der Muskelsubstanz selbst, d. h. zwischen den Fibrillen, aus welchen diese aufgebaut ist, war auf keinem der Schnitte ein einziger Kern zu bemerken. In beiden Stadien befanden sich amöboide Blutkörperchen in grosser Anzahl in unmittelbarer Berührung mit den Muskeln wie mit vielen anderen Organen.

Anders verhielt es sich auf den Querschnitten vom dritten Tage nach der Verpuppung. Hier fiel es mir sofort auf, dass nach der

1) METSCHNIKOFF, Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere, in: Biol. Centralbl. Bd. III, p. 560.

2) J. VAN REES, l. c. Jaarg. 11, p. 104—106. Ich gebe zum Vergleich mit dem später von KOWALEVSKY im Zool. Anzeiger Veröffentlichten die betreffende Stelle hier wörtlich aus dem Holländischen übersetzt und in toto wieder.



Färbung mit Picrocarmin oder mit Hämatoxylin in einer Anzahl von Muskeln kleine, schwach gefärbte Kernchen in der Muskelsubstanz selbst zu bemerken waren. Bei stärkerer Vergrösserung liess sich um jedes von ihnen eine geringe Menge feinkörnigen Protoplasmas erkennen, welches zwischen den auseinander gewichenen Fibrillenbündeln wie eingeklemmt lag und in Folge dessen sehr verschiedene Formen darbot. Eine Vergleichung dieser Zellen mit den amöboiden Blutkörperchen der Umgebung sowie mit den Blutkörperchen der beiden früheren Entwicklungsstadien ergab die Identität dieser drei. Uebrigens zeigte bloss der äussere Kreis von Muskeln die erwähnte Erscheinung, der innere war noch vollkommen normal. WEISMANN hat festgestellt, dass die Histolyse von vorn nach hinten im Körper fortschreitet. In Uebereinstimmung hiermit fand ich in diesem Stadium in den vorderen Körpersegmenten die Blutkörperchen tiefer in die Muskelsubstanz eingedrungen, in den hinteren dagegen mehr oberflächlich gelagert und zwar an der nach aussen gerichteten Oberfläche der Muskeln, welche letztere Beobachtung GANIN'S diesbezügliche Angaben bestätigt. Sobald in der Muskelsubstanz deutliche Spalten zu erkennen waren, fand ich die Blutkörperchen so weit wie nur möglich in dieselben eingedrungen, was mich vermuthen liess, dass sie activ mitwirken, um die Muskeln zum Zerfall zu bringen.

Am vierten und fünften Tage, in einzelnen Muskeln schon am dritten, waren neben den beschriebenen Bildern auch solche zu sehen, wo amöboide Zellen den ganzen Muskel durchsetzten. Von einer Verwechslung mit den Muskelkörperchen selbst konnte bei der bedeutenderen Grösse der letzteren und der verschiedenen Beschaffenheit des Protoplasmas, welches um sie angehäuft war, nicht die Rede sein, auch lag kein Grund vor, an einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden zu denken.

Auch andere Muskeln, welche zwar noch die normale Stelle im Schnitt einnahmen, waren schon dermassen desorganisirt, dass die meisten Muskelfragmente sich abgerundet zeigten und theilweise noch weiter zerfallen waren, so dass sich neben grösseren Stücken bereits eine Anzahl kleinerer Kügelchen befanden; zwischen und neben diesen lagen überall sehr zahlreiche Blutkörperchen. Die Muskelkörperchen befanden sich in solchen Schnitten grösstentheils noch an der alten Stelle, dem ovalen Muskel-Querschnitt angeschmiegt oder aber in dessen Umgebung in der Körperflüssigkeit.

In den vorderen Körpersegmenten sind inzwischen die Muskel-

massen bereits mehr und mehr zerfallen ; grössere und kleinere Muskelballen, stark lichtbrechend und mehr oder weniger deutlich gestreift, sind nun sammt den amöboiden Zellen in die Leibesflüssigkeit gelangt, und beide füllen im Thorax jeden Raum aus, der von den kräftig sich entwickelnden Imaginalscheiben freigelassen wird. Hier nun begegnet man Bildern, welche den weiteren Verlauf der Muskelentartung erkennen lassen. Ein Theil der Blutkörperchen zeigt noch die gewöhnliche Grösse, doch kommen neben diesen solche vor, welche an Grösse zugenommen haben ; ausserdem findet man, und zwar schon am dritten Tage, einige wenige amöboide Zellen, welche einen der kleinsten Muskelballen, von fast gleichen Dimensionen, zu umfassen versuchen oder gar thatsächlich in sich aufgenommen haben. Der Zellkern liegt sodann gänzlich auf die Seite gedrückt und der Muskelballen ist nach der anderen Seite hin von einer nur äusserst dünnen Schicht von Protoplasma umhüllt. Am vierten und fünften Tage sind die Muskelfragmente noch kleiner geworden, während die Anzahl der Blutkörperchen, welche solche in sich eingeschlossen haben, zugenommen hat ; die Zahl der von diesen Blutkörperchen aufgenommenen Muskelballen ist gleichfalls gewachsen und konnte hier bis fünf betragen. Im Abdomen findet man diese Zellen jetzt ebenfalls immer häufiger neben zwar angetasteten, doch noch nicht zerfallenen Muskeln. Nebenbei ist eine grosse Anzahl von freien Muskelballen sowie von Blutkörperchen ohne Muskelfragmente in der Körperflüssigkeit anzutreffen. Theilung habe ich an diesen Zellen ebensowenig beobachtet wie das Vorkommen von zwei Kernen in einer Zelle.“

Hiermit war nun die Thatsache der Muskeldegeneration vermittelt Phagocyten festgestellt und, insofern dies nach den Schnittbildern möglich war, der merkwürdige Process in seinen Hauptzügen characterisirt worden. Sobald ich zur Untersuchung von einigen während des Frühsommers gezüchteten Puppen geschritten war, sah ich indessen, dass bei solchen die Erscheinung schon viel früher, und zwar schon wenige Stunden nach der Bräunung der Puppe auftritt, was mich zu folgender, dem obigen hinzugefügten Bemerkung veranlasste: „die Entwicklung der Imago aus der Puppe geht in wärmeren Tagen bekanntlich viel schneller vor sich, als es im März der Fall ist. Im Mai, Juni und Juli sah ich sie in 13—14 Tagen zu Stande kommen. Alle hier geschilderten Prozesse verlaufen in diesem Falle auch entsprechend rascher.“

Vergleicht man mit obiger Schilderung die Resultate, zu denen

KOWALEVSKY bald darauf ebenfalls gelangte und die er in seinem oben erwähnten Aufsatz veröffentlichte, so findet man darin eine vollkommene Bestätigung meiner Befunde, und der einzige scheinbare Widerspruch, nämlich in Bezug auf die Zeitangabe des ersten Auftretens der Degenerationserscheinungen, erklärt sich laut obiger Bemerkung vollkommen aus der verschiedenen Jahreszeit der Untersuchung. Dagegen werden die auf einander folgenden Phasen der Degeneration theilweise bis in die feinsten Einzelheiten vollkommen übereinstimmend geschildert, so die Umlagerung des Muskels seitens der Leucocyten, das Eindringen und Tieferrücken dieser Letzteren in die verursachten Spalten (Risse), ihre Zerkleinerung der Muskelfragmente und schliesslich die Incorporirung dieser die Querstreifung noch eine Zeit lang aufweisenden Fragmente.

Zur Erläuterung dieser Erscheinungen mögen die nach Querschnitten von Puppen verschiedenen Alters gezeichneten Fig. 17—20 Taf. II dienen. In Fig. 17 ist die eine Hälfte des Muskelquerschnittes noch so gut wie normal, wenigstens noch nicht angetastet. Obige Bemerkung, dass die Blutkörperchen von der Aussenseite in die Muskeln eindringen, ist zwar die Regel, aber auch das Umgekehrte trifft man an; so ist auch hier die angetastete Seite die innere. Hier sieht man nun die Leucocyten sehr verschieden weit, — und je weiter, desto mehr vereinzelt, — in die Muskelsubstanz eingedrungen. Durch die Doppelfärbung mit Picrocarmin und Hämatoxylin heben sich die kleinen Kerne recht scharf von der Umgebung ab, und auch das wenig gefärbte, ziemlich grobkörnige Protoplasma der Leucocyten ist von der leicht roth tingirten, fast homogenen Muskelmasse leicht zu unterscheiden, so dass eine Missdeutung des Bildes nicht möglich ist. Bei *Mk* oben sieht man einen der Muskelkerne, welcher sich zwar verbreitert hat und von der Muskelmasse durch eine deutliche Protoplasmaschicht getrennt ist, dabei nach aussen vorspringt, jedoch von den Leucocyten noch nicht angegriffen ist. Ein Theil der Muskelmasse ist schon so weit zerkleinert, dass er von den Blutkörperchen hat umschlossen werden können, der Haupttheil der angetasteten Muskelmasse unterliegt indessen nur erst einer Zerklüftung. Die tiefsten Spalten reichen bis an den gegenüberliegenden Rand des Muskelquerschnittes.

In einem weiter vorgeschrittenen Grade der Zerbröckelung befindet sich der Muskel von Fig. 18. Hier ist die ganze Muskelmasse wie mit Blutkörperchen durchspickt und dadurch in eine grosse Anzahl mannigfach gestalteter Bruchstücke von sehr verschiedener Grösse zertheilt. Die Zerkleinerung ist auch hier noch im Gange, denn man

sieht hie und da noch Risse, in welche die Leucocyten erst hineintrücken. Uebrigens ist nicht nur die Lage, sondern auch die Form des Muskels noch unverändert geblieben, bis auf einige kleine Defecte an den Rändern, wo Leucocyten kleine Muskelfragmente mögen weggefressen haben. Von dem Sarcolemma ist hier keine Spur mehr zu finden; ich vermuthe, wie KOWALEVSKY, dass es sich nach der allseitigen Durchlöcherung einfach auflöst. Muskelkerne sind noch an der Oberfläche zu finden, wenn auch etwas mehr in lockerer Verbindung mit den Muskeltrümmern, doch noch nicht von Leucocyten umschlossen. Ebenso wenig ist letzteres in dem nächsten Stadium der Fall, welches in Fig. 19 veranschaulicht wird. Die runden Contouren sämtlicher Muskelfragmente sind hier wohl nicht nur durch weitere Zerbröckelung allein, sondern auch durch die beginnende Verdauung verursacht worden, und es mögen viele, namentlich von den kleineren Fragmenten durch ein und dasselbe Blutkörperchen vollständig umschlossen sein, so dass der degenerirte Muskel jetzt grösstentheils nur noch aus einem Conglomerat von mit verschiedenen grossen Muskelballen befrachteten Leucocyten besteht, das sich bei der geringsten Berührung, z. B. bei der Präparation in frischem Zustande, sofort in seine einzelnen Bestandtheile auflösen würde. Aber auch in der Fliegenpuppe selbst dauert es jetzt nicht lange mehr, bis sich diese Auflösung thatsächlich einstellt. Das Resultat davon sieht man an solchen Stellen des Schnittes, die sich namentlich durch die Abwesenheit jeder an den früheren Muskel erinnernden Form von dem vorigen Bilde unterscheiden. Hier findet man die Muskelballen in verschiedenster Grösse und Zahl von je einem Leucocyten umschlossen, und darin haben wir hier die schon von WEISMANN beobachteten und in der Einleitung erwähnten eigenthümlichen Gebilde vor uns, die alsbald den ganzen Körper durchsetzen und für welche KOWALEVSKY passend den von WEISMANN stammenden und vollkommen eingebürgerten Namen „Körnchenkugeln“ beibehalten hat. In Fig. 20 sieht man einige der unendlich vielgestaltigen Formen wiedergegeben. Dass auch freie Muskelballen neben ihnen vorkommen, welche indessen bald ebenfalls von Leucocyten incorporirt werden, die noch keine oder erst wenige Ballen in sich aufgenommen haben, ist früher schon erwähnt worden.

Auf Längsschnitten sieht man, wie in dem ersten Stadium die Leucocyten den Muskel zuerst in Fibrillenbündel zerlegt haben, indem diese durch unregelmässige Reihen von Leucocyten getrennt werden. Die Vielecke zwischen den Spalten in Fig. 17 sind also Querschnitte dieser Fibrillenbündel. Bald werden indessen diese Bündel auch in



die Quere zerkleinert, und dann zeigt ein Längsschnitt ein ähnliches Bild wie der Querschnitt in Fig. 18 und 19.

Mit dem Zerfall des Muskels sind nun auch sämtliche Muskelkerne in die Körperflüssigkeit gelangt, und zwar als feste, kuglige Gebilde mit sehr stark färbbarem compacten Kern, welche längere Zeit den Angriffen der Leucocyten zu widerstehen scheinen. Wenigstens sieht man sie noch Tage lang zwischen den Körnchenkugeln liegen, wenn freie Muskelfragmente schon längst nicht mehr zu finden sind. Als ich die erste Mittheilung niederschrieb, glaubte ich, dass sie vielleicht vor einer vollkommenen Auflösung verschont blieben, indessen muss ich nach späteren Erfahrungen KOWALEVSKY beipflichten, dass auch sie, wenigstens theilweise, den Leucocyten anheimfallen, wenn vielleicht auch ein Theil von ihnen spontan zu Grunde geht, wofür ich indessen keinen directen Beweis anführen kann. Eigenthümlich erschien es mir nur, dass man in dem Stadium unmittelbar vor dem Angriff der Leucocyten auf die nicht mehr functionirenden Muskeln oft die Kerne sämmtlich mit dem Protoplasma abgehoben sieht, namentlich auf Längsschnitten manchmal höchst charakteristisch, als wollten diese Muskelkörperchen, mit Rücksicht auf eine spätere Rolle, von der bedrohten Muskelmasse wegflehen, um so der allgemeinen Vernichtung zu entgehen. Gewiss verlassen in dem Zeitpunkt auch schon viele Kerne die Muskeln, aber nicht alle, wie wir oben sahen. Eine spätere Verwendung der frühzeitig frei gewordenen Muskelkörperchen habe ich indessen nicht nachweisen können.

Die hier geschilderten Degenerationserscheinungen treten nicht an allen Muskeln zu gleicher Zeit auf. Zu allererst, und zwar bald, nachdem die Ausstülpbarkeit des ersten Segments sich eingestellt hat, werden dessen mächtige Retractoren angegriffen. Die aus diesem Stadium erhaltenen Schnittbilder weichen von der oben gegebenen Darstellung einigermaassen ab, indem hier die Muskelkerne nicht unmittelbar unter dem Sarcolemma liegen, sondern in mehreren Reihen in der Muskelmasse zwischen den Fibrillenbündeln eingebettet sind; übrigens erfolgt die Degeneration auch dort mit Hülfe der Blutkörperchen und in der Hauptsache in gleicher Weise. Erst einige Zeit darauf werden die Muskeln des Thorax und dann auch die des Abdomens mit Erfolg von den Blutkörperchen angetastet. Indessen zeigt sich ein noch grösserer Unterschied in dem Zeitpunkt, wann dies erfolgt, zwischen den verschiedenen Muskeln desselben Abschnittes. Zuerst sind es immer nur bestimmte Muskeln, welche dem ersten Anfall unterliegen, und man geht wohl nicht irre, wenn man dies mit dem nicht für alle

Muskeln zu gleicher Zeit eintretenden Moment, in dem die normale Function ihr Ende erreicht, in Verbindung bringt. So bin ich vollkommen mit KOWALEVSKY einverstanden, dass nur die nicht mehr functionirenden Organe von den Leucocyten überwältigt werden, wenn ich auch später Gelegenheit haben werde, über die Ursache des Angriffs selber einige nicht unwichtige weiter zielende Andeutungen zu machen.

Was nun also den Grund betrifft, warum nicht alle Muskeln zugleich erliegen, so muss dieser darin gelegen sein, dass die unangetasteten Muskeln noch eine Rolle zu erfüllen haben, und wir werden bald sehen, worin diese für die Thoraxmuskeln sowie andererseits für die Abdominalmuskeln besteht.

Ohne hier schon auf das weitere Schicksal der Körnchenkugeln einzugehen, welches erst in einer späteren Periode der Imaginalentwicklung liegt, will ich doch kurz die Bedeutung hervorheben, welche die Art der Muskeldegeneration für die jetzige Bildungsstufe besitzt. Wir haben es in diesem Zeitpunkt noch mit dem Larvenkörper zu thun; der Puppenleib muss erst gebildet werden; die Imaginalscheiben, aus denen der Puppen-Thorax entstehen soll, müssen sich noch bedeutend vergrössern und brauchen dazu Raum; dieser wird durch die Beseitigung der degenerirten Muskelmassen vermittels der Leucocyten sehr viel rascher frei, als wenn diese Muskeln an Ort und Stelle durch die Körperflüssigkeit aufgelöst werden würden, wenn solches überhaupt möglich wäre. Dazu bekommen die übrig gebliebenen Muskeln einen freieren Spielraum für die eigenthümliche Rolle, welche sie bald spielen werden. Und schliesslich bildet sich durch das Einwandern der Körnchenkugeln in alle Spalten und Höhlungen des Thorax und Abdomens, welche vorher blos von der Körperflüssigkeit und deren Blutkörperchen eingenommen waren, ein festeres Polster, das die rasch sich entfaltenden imaginalen Theile im Thorax bei ihrer Entwicklung in bestimmten Richtungen unterstützen wird, wie sich dies unten bei der Beschreibung dieser Verhältnisse zeigen wird.

Noch andere Organe als die Muskeln kommen unter Mitwirkung der Leucocyten ganz oder theilweise zum Zerfall. Es zeigen sich jedoch hier einerseits erhebliche Differenzen in den Einzelheiten, andererseits fallen diese Erscheinungen erst in die Zeit nach der Bildung des Puppenthorax oder gar des Kopfes, so dass es mir passender erscheint, ihre Besprechung in ein späteres Capitel zu verlegen.

## Bildung des Puppenkörpers als Ganzes.

## A. Bildung des Thorax.

Dass nach WEISMANN'S Erfahrungen über die Thoraxbildung bei *Simulia*, *Chironomus* und *Corethra* die Entstehungsweise des imaginalen Körpers bei den so nahverwandten Fliegen sich ihm so völlig verschieden zeigte, konnte in der That nur Erstaunen erregen, und auch bis jetzt kann man keinen Grund angeben, warum innerhalb einer kleinen Thiergruppe dasselbe Ziel nur auf zwei fundamental verschiedenen Wegen sollte erreicht werden können. Während bei *Corethra* der alte Thorax sich einfach in den neuen umwandelt und die Gliedmaassen sich wie bei den ametabolen Insecten als directe Fortsätze der Thoraxwand bilden durch locales Auswachsen desselben, wenn auch zeitweise in einer Hauttasche unter der Oberfläche geborgen, so entsteht bei der Fliege der Thorax sammt seinen Anhängen aus schon im Ei angelegten oder differenzirten Bildungen, welche zuerst getrennt im Inneren des Körpers heranwachsen und sich erst nach halb erlangter Reife zum neuen Thorax vereinigen. Obgleich nun nach WEISMANN'S Untersuchungen kaum irgend welche Erscheinungen an anderen Insecten beobachtet sind, welche geeignet wären, die beiden sehr abweichenden Bildungsweisen der Tipuliden und der Fliegen zu vermitteln, so glaube ich dennoch in der Lage zu sein, durch Aufdeckung ganz besonderer Vorgänge bei der Bildung des Thorax der letztgenannten selbst den Weg zeigen zu können, auf welchem man einen tieferen Blick in diese scheinbar gänzlich isolirt dastehenden Erscheinungen gewinnen könnte.

War vor mehr als zwanzig Jahren, als WEISMANN seine Untersuchungen anstellte, dem Histiologen noch vollkommene Freiheit gelassen, mit der Möglichkeit, ja mit der Wahrscheinlichkeit von freier Zellbildung zu rechnen, so konnte auch die Annahme, dass der neue Thorax sich aus eigenen Keimen entwickele, damals wohl kaum Bedenken erregen, um so weniger, als diese Keime sich aus Geweben herausbilden sollten, welche ohne Frage ectodermalen Ursprungs waren, nämlich theils aus dem Epithel bestimmter Tracheen, theils aus peripheren Nervenfasern. Diese Art der Abstammung ist später auch von GANIN vertheidigt worden auf Grund eigener, speciell auf diesen Punkt gerichteter Beobachtungen, bei welchen er WEISMANN'S Angaben im Wesentlichen bestätigen konnte. Nun hat aber die seitherige Entwicklung der Wissenschaft den Untersuchern mit den neuen Errungenschaften und Hilfsmitteln auch die

Nothwendigkeit einer Lösung der Probleme in engerem Rahmen aufgelegt; von diesem Gesichtspunkte aus kann man den Standpunkt, auf dem VIALLANES sich an die Lösung der verschiedenen Fragen heranwagte, nicht anders denn als einen um etwa ein Jahrzehnt verspäteten bezeichnen, weil er der Möglichkeit einer freien Zell- und Kernbildung einen ungenügend controlirten Raum gewährt. Daher auch, trotz seiner sorgfältigen Untersuchungen, das durchaus Verfehlte so vieler von ihm erhaltener Resultate.

Es schien mir, dass es bei den jetzigen Erfordernissen nur in einem Falle möglich sein würde, zu einer befriedigenden Lösung zu gelangen, wenn man es nämlich wahrscheinlich machen könnte, dass die Imaginalscheiben nicht nur aus ectodermalem Gewebe sich entwickelten, sondern in letzter Instanz vom Ectoderm selbst herzuleiten sind, wenn auch Anpassungs halber auf bedeutendem Umwege. Ob hier in erster Linie von der Embryonalentwicklung leicht eine Aufklärung zu erwarten sein würde, konnte schwer festgestellt werden, doch liessen mich WEISMANN's und GANIN's Resultate dies kaum hoffen<sup>1)</sup>, auch lag es nicht in meiner Absicht, diesen Weg einzuschlagen. Dagegen setzte ich von vornherein grosse Hoffnung auf das Studium des feineren anatomischen Verhaltens der Imaginalscheiben der Larven-Hypodermis gegenüber. Ich konnte mir die Erscheinung nur in der Weise vorstellen, dass bei weit zurückliegenden Vorfahren der Fliegen die Imaginalscheiben wie bei den Tipuliden in unmittelbarer Verbindung mit der alten Hypodermis gelegen waren, dass sie dann in späteren Generationen unter Beibehaltung einer Verbindung mit dieser Hypodermis immer tiefer und tiefer gerückt wären, bis sie so tief zu liegen kamen, wie es jetzt während ihrer Entwicklung der Fall ist. Da nun bei *Corethra* jede Imaginalscheibe einen Nerven<sup>2)</sup> und eine Trachee erhält, so konnte man sich denken, wie das allmähliche Hineinrücken der Imaginalanlage an einem dieser beiden entlang stattgefunden hat, so dass anfänglich die sich an der Trachee oder dem Nerven entwickelnde Imaginalanlage bei ihrem Wachsthum sich bald bis an die Hypodermis erstreckt haben muss und bei der Häutung leicht an die Oberfläche gelangen konnte, während später die Lage aus bestimmten, nicht ohne Weiteres zu ermittelnden Gründen sich

1) Diese Meinung stellte sich als richtig heraus, als KOWALEVSKY im Biol. Centralblatt, VI. Bd., No. 2, 15. März 1886, als Resultat seiner speciellen Aufmerksamkeit auf die embryologische Entstehung der Imaginalscheiben hinstellen musste, „er habe die Sache nicht ganz aufklären können.“

2) WEISMANN, Die Metam. d. Cor. plumic., Z. f. w. Z. Bd. XVI, p. 34.



immer mehr von der Hypodermis entfernte. Sollte dabei indessen nur eine Verschiedenheit dem Grade und nicht dem Wesen nach eingetreten sein, so dürfte auch bei der jetzigen tiefen Lage erstens die directe Verbindung mit derjenigen Stelle der Hypodermis, wo bei den Vorfahren die Imaginalscheibe gelegen haben sollte, nicht verloren gegangen sein; und zweitens müsste auch jetzt noch diese Verbindung mit der Hypodermis den Weg angeben, an dem entlang die Imaginalscheibe und damit der in dieser gebildete Körperanhang an die Oberfläche gelangen konnte. Wäre dagegen das Eine wie das Andere nicht mehr der Fall, so schien mir damit jede Möglichkeit einer einheitlichen Auffassung der beiden Bildungsweisen ausgeschlossen, wenigstens insofern dies das anatomische Zustandekommen des Thorax betrifft; für die homologe Abstammung der Imaginalscheiben in beiden Gruppen wäre dann nur von dem Studium der frühesten Entwicklungsstadien noch etwas zu hoffen; immerhin blieben die späteren Entwicklungsweisen unüberbrückt.

So war es denn zunächst meine Aufgabe, nach den postulirten Verbindungen der Imaginalscheiben mit der Hypodermis zu suchen; und ich will hier gleich erwähnen, dass ich so glücklich war, ein positives Resultat zu erhalten, indem ich sowohl für die drei Paar Brustscheiben wie für die Flügel- und die Schwingerscheibe, bei der halb wie bei der ganz erwachsenen Larve und der jungen Puppe die Verbindung in vollkommen befriedigender Weise auffand.

War es mir schon bei den ersten, noch nicht ganz lückenlosen Schnittserien durch ganz junge Puppen aufgefallen, dass an allen genannten Imaginalscheiben eine Fortsetzung nach vorne weit über ihren eigentlichen Bezirk hinaus und bis in die Nähe der Hypodermis zu bemerken war, so gab mir doch erst eine sehr gut gelungene Serie von Längsschnitten durch eine vollkommen ausgewachsene noch nicht zusammengezogene Larve von  $16\frac{1}{2}$  mm Länge das Material, um die gestellte Frage beantworten zu können, während das Resultat später an gleichfalls höchst befriedigenden Schnittserien durch junge Puppen controlirt und bestätigt werden konnte. In den Figuren 1 bis 4 sind einige hierauf bezügliche Bilder wiedergegeben, welche geeignet sein dürften, die Sache klarzulegen; sie beziehen sich auf die beiden vorderen Paare der Bauchscheiben. Es wäre gewiss überflüssig, den anatomischen Bau der Imaginalscheiben selbst hier in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen ausführlich zu schildern, und es wird da der

Hinweis auf die Darstellung in WEISMANN'S sowie in GANIN'S Arbeit genügen. Nur dies eine will ich in Erinnerung bringen, dass die Imaginalscheibe bei der erwachsenen Larve eine Blase darstellt, deren Wand nach der Peripherie des Körpers äusserst dünn, nach der Körperachse dagegen sehr verdickt ist, und dass von dieser verdickten Wand aus in die Höhlung der Blase hinein die künftige Extremität sich erstreckt, von der serösen Flüssigkeit, welche die Blase enthält, umspült; dabei geht das Epithel der Wand unmittelbar und ohne den Character zu ändern in dasjenige der Extremität über, und letztere ist also eine directe Ausstülpung der Wand. Man sieht danach, dass diese Imaginalscheiben sich keineswegs durch eigenthümliche anatomische Verhältnisse, sondern einzig durch die tiefe Lage von denjenigen bei *Corethra* unterscheiden, bei welchen die eingestülpte Hauttasche, die das künftige Glied umgiebt, der Blasenwand entspricht. Fig. 1—3 stellen Theile von dem 56., 62. und 65. Längsschnitt durch die erwachsene Larve dar. In Fig. 1 sind die fünf vorderen Segmente im Ganzen wiedergegeben, von den Einzelheiten ist nur ein Theil eingezeichnet. Die Grenzen der Segmente sind an den feinen Chitinhaken zu erkennen, welche sich am Vorderrande jedes Segmentes befinden. Ausser den Imaginalscheiben und der Hypodermis sind mehr oder weniger ausgeführt: das centrale Nervensystem, der Schlund und der Oesophagus, nur im Umriss wiedergegeben der Saugmagen. Die beiden Letzteren sind durch den vordersten Theil der Augenblase (*Aub*) getrennt; ihre Verbindung liegt um einige Schnitte früher. Auch der Oesophagus selbst ist unterbrochen, indem die fehlende Strecke mehr nach rechts im Körper gelegen und auf den folgenden Schnitten anzutreffen war. Das untere Stück des Oesophagus zeigt sich gerade bei seiner Durchbohrung des centralen Nervensystems. Von dem Zusammenhang von Augenblase und Schlund wird weiter unten die Rede sein.

Von den Imaginalscheiben sieht man die rechte untere Prothoracalscheibe und Mesothoracalscheibe, d. h. diejenigen, welche das erste und zweite rechte Bein bilden werden,  $B_1r$  und  $B_2r$ . Beide sind so getroffen, dass man die Beinanlage im Längsschnitt sieht, wobei man bemerkt, dass die Gliederung sich ungefähr wie die Ringe eines einschiebbaren Reisebechers darstellt; bekanntlich ist diese Gliederung lange da, bevor sich das Glied in die Länge dehnt<sup>1)</sup>. Für den mit Flüssigkeit gefüllten Raum der Scheibe möchte ich den Namen „peri-

1) WEISMANN, l. c., p. 143 d. Sep.-Abdr.

podaler Raum“ vorschlagen; ebenso für die nach aussen liegende dünne Wand der Scheibe die Bezeichnung „peripodale Membran“. Letztere deckt sich also mit WEISMANN'S „Hüllmembran“ (deren Continuität mit der an der Neubildung sich beteiligenden „Rinde“ ihm nicht klar geworden war) und mit GANIN'S auch von VIALLANES adoptirter „provisorischer Membran“.

Betrachten wir nun zuerst die untere Mesothoracalscheibe  $B_2 r$ , so sehen wir ihre nach vorn gerichtete Spitze in einen Stiel übergehen, der sich bis an die Hypodermis verfolgen lässt; er setzt sich an den unteren Rand des dritten Segmentes an. Es hatte sich hier beim Schneiden der Stiel im Präparat von dem Chitin ein wenig zurückgeschoben, was ich in der Zeichnung wiedergegeben habe. Der breite Anfangstheil des Stieles ist hohl, indem der peripodale Raum sich einfach in denselben fortsetzt. Auch ferner zeigt der Stiel ein feines Lumen, welches im Durchmesser  $\frac{1}{5}$  bis  $\frac{1}{7}$  des Stieles beträgt und von einer äusserst zarten Cuticula ausgekleidet ist, die sich deutlicher präsentirt als die noch viel zartere cuticulare Auskleidung des peripodalen Raumes selbst. Querstreifen habe ich an der erstgenannten Cuticula nicht beobachten können. Es ist mir nicht gelungen, die feine Höhlung des Stieles mit dem erwähnten spitzen vorderen Ende des peripodalen Raumes in directer Verbindung zu sehen, vielmehr schien es mir, als ob erstere sich in die feine Tracheenschlinge fortsetzte, welche sich bis an die Mitte der Beinanlage unmittelbar unter dem Epithel verfolgen liess. Das Epithel des Stieles jedoch zeigt keinen grösseren Unterschied von demjenigen der Scheibenwand als zwischen verschiedenen Stellen dieser letzteren selbst zu bemerken sind; die Zellkerne ähneln den grössten ovalen Kernen der Wand und liegen mit der Längsachse parallel der Achse des Stieles.

Genau dieselben Verhältnisse zeigt die linke untere Mesothoracalscheibe, welche in der Fig. 3,  $B_2 l$  wiedergegeben ist. — Bei den unteren Prothoracalscheiben hingegen sind die Verhältnisse etwas complicirter und erfordern eine besondere Besprechung.

Schon in WEISMANN'S Arbeit werden wir sehr ausführlich orientirt über drei verschiedene Ausläufer, welche sich schon in den jüngsten Stadien der Larvenentwicklung von den in der Mittellinie verwachsenen vorderen Bauchscheiben nach vorne erstrecken. Durch die ganze weitere Ausbildung der Scheiben hat WEISMANN diese Ausläufer verfolgt, und er erkannte die theils nervöse, theils tracheale Natur der beiden seitlich gelegenen, glaubte dagegen den unpaarigen medianen als ein blosses fixirendes Band betrachten zu müssen. WEISMANN be-

schreibt an diesem Band eine „feine, structurlose Hülle, längsstreifigen, „blassen Inhalt, zwischen beiden spärliche, ovale, 0,010–0,012 mm lange Kerne“. „Es gelang mehrmals, den Strang bis zu seiner Anheftungstelle zu verfolgen. Sie liegt am vordern Rande des zweiten Segmentes in der Mittellinie des Bauches, und zwar setzt sich der Strang, ohne sich zu verästeln, an die Hypodermis fest“<sup>1)</sup>. Dieser Strang ist es, den man in Fig. 2 in Verbindung mit den Imaginalscheiben wiedergegeben sieht. Letztere lagen nicht vollkommen symmetrisch, sodass der Schnitt sie halb über einander gelagert zeigt. Der unpaare Strang entspringt der Rückseite des gemeinsamen medianen Theiles der Scheiben. Er war in einem einzigen Schnitt nicht in der ganzen Länge zu verfolgen, sondern theilweise in die zwei nächsten Schnitte abgebogen; ich habe diese Theile in das Bild mit eingetragen<sup>2)</sup>.

Auch in diesem Strang sehe ich zwei feine Längslinien, die Contouren des äusserst feinen Lumens, welches sich durch den ganzen Strang verfolgen lässt. Nach hinten wird der Strang breiter und reicher an Kernen, letztere hier bedeutend grösser als in der Mitte und vorn. Die Ansatzstelle ist hier mehr in oder etwas hinter der Mitte des zweiten Segmentes; auch sah ich den Strang nicht an der Hypodermis, sondern vielmehr unmittelbar an dem Chitin befestigt; letztere Thatsache konnte ich an einer Serie von Querschnitten durch eine ganz junge Puppe bestätigen.

Auch die beiden von WEISMANN erwähnten seitlich gelegenen Stränge waren in den Längsschnitten der Larve zu beobachten. Man sieht deren Anfangstheile in Fig. 1 und Fig. 3 als Fortsetzungen der Imaginalscheiben bei  $B_{1r}$  und  $B_{1l}$  abgebildet. Ich konnte diese Stränge bis in die Nähe der Hypodermis verfolgen, wo sie nach den Seiten umbiegen und sich zwischen Haut und Muskeln ausbreiten. Sie erregen nur insofern die Aufmerksamkeit, als man sie leicht mit dem unpaarigen Stiel verwechselt. An Querschnitten fällt in der Beziehung übrigens jede Möglichkeit einer Täuschung weg. Deshalb habe ich in Fig. 4 eine Anzahl Querschnitte durch den vorderen Theil der betreffenden Imaginalscheiben und ihrer Fortsetzungen abgebildet, welche hierüber die nöthige Auskunft geben. Die einzelnen Figuren a, b, c u. s. w. folgen von hinten nach vorn auf einander, jedoch mit be-

1) WEISMANN, l. c., p. 139.

2) Mit Ausnahme von diesem einen Punkt sind die Figuren vollkommen naturgetreu und frei von irgend welcher Schematisirung.

deutenden Intervallen (siehe Tafel-Erklärung). Man sieht, wie die beiden Imaginalscheiben nach hinten ganz getrennt sind; allmählich findet nach der Mitte zu die Verschmelzung statt, indem man die peripodalen Membranen sich an einander legen und bald als trennende Fläche in der Mittellinie aufhören sieht; die Beinanlagen bleiben dagegen vollkommen selbständig und getrennt. Noch weiter nach vorn findet nun der Uebergang in die drei Stränge statt. Zuerst zeigt sich hier der linke Seitenstrang isolirt (f), dann trennt sich auch der rechte ab, in der Mitte bleibt der zarte Stiel zurück, dessen Lumen sich direct aus dem peripodalen Raum fortsetzt.

Die jetzt besprochenen Imaginalscheiben sind diejenigen, welche von allen am nächsten an der Hypodermis gelegen sind. Hier können also die Stiele, welche sie mit letzterer in Verbindung setzen, möglichst kurz und dabei nahezu gerade sein, indem keine anderen Organe als die gestreckten Hautmuskeln die beiden trennen. Anders dagegen verhält sich die Sache bei den Scheiben des dritten Beinpaars, den Flügelscheiben und den Schwingerscheiben. Diese liegen tiefer im Körper, und zwar findet man sie ungefähr gleich weit von der Medianfläche entfernt, sodass sie auf wenigen Längsschnitten zu überblicken sind. Die untere Metathoracalscheibe liegt unmittelbar ventral von der Flügelscheibe im 4. Segmente, die Schwingerscheibe hinter den beiden im 5. Segment und ein wenig mehr nach der Seite. Von der Haut sind sie alle durch vielerlei Organe getrennt, doch haben auch diese Imaginalscheiben eine nach vorn und ventral gerichtete Spitze, und auch hier setzt sich diese Spitze je in einen Strang fort, der sich bis an die Hypodermis verfolgen lässt, wobei er sich erst ein wenig nach aussen, dann aber nach innen wendet, um auf der

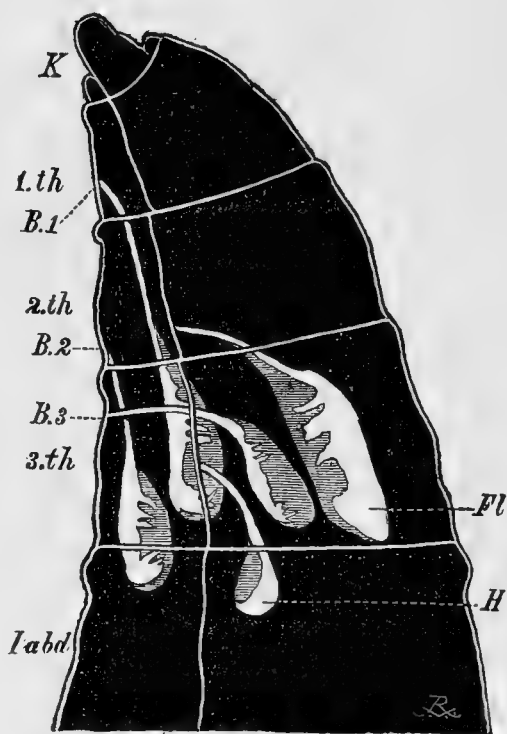


Fig. I.

**Fig. I.** Vorderer Abschnitt einer ausgewachsenen Larve. Die drei Beinscheiben, deren Stielanfang mit *B. 1*, *B. 2* und *B. 3* angegeben sind, sowie die Flügelscheibe (*Fl*) und die Schwingerscheibe (*H*) sind in natürlicher Lage eingetragen. *1. th*, *2. th* und *3. th*: *I.*, *II.* und *III.* Thoraxsegment.



ventralen Seite des Körpers zu enden: der Flügelscheibenstiel am unteren Rande des dritten Segmentes, die beiden andern etwas über die Mitte des vierten Segmentes, der Schwingerscheibenstiel bedeutend mehr seitlich als der Stiel der Beinscheibe (siehe Fig. I).

In diesen Stielen ist nun eine unverkennbare Trachee enthalten, welche ein relativ weites Lumen und eine aus eng anschliessenden Epithelzellen bestehende Wand aufweist, insofern sich immerhin von den feinen Tracheenästen bedeutend unterscheidend. Neben dieser Trachee aber verläuft auch hier ein Strang, welcher die unmittelbare Fortsetzung der Scheibenwand ist, und in welche der peripodale Raum sich als feine Röhre mehr oder weniger weit verfolgen lässt; in einigen Präparaten schien es mir sogar, als ob diese Röhre sich durch den ganzen Strang fortsetzte. Die Kerne dieses Stranges zeigen denselben allmählichen Uebergang der grösseren Form in der Nähe der Scheibe in die kleinere Form des weiteren Verlaufes, wie dies bei den oben besprochenen Stielen der Fall ist.

Nun musste vor Allem die Thatsache die Aufmerksamkeit erregen, dass in jedem einzelnen Falle die Imaginalscheibe mit demjenigen Segmente in Verbindung steht, welches sie in der Puppe zu ersetzen haben würde, denn das 2., 3. und 4. Segment der Larve entsprechen dem 1., 2. und 3. Thoraxsegment der Puppe und der Imago. Folglich steht die Anlage des 1., 2. und 3. Beinpaares durch einen Stiel mit dem 1., 2. und 3. Brustsegment in Verbindung, desgleichen je die Anlagen des 1. (Stigma), 2. (Flügel) und 3. (Schwinger) Paares der oberen Imaginalscheiben<sup>1)</sup>.

Damit wäre also die erste Forderung zur besseren Einsicht in das Wesen der Imaginalscheiben erfüllt. Es bliebe nur die Frage zu stellen, als was man die Stiele zu betrachten hätte. Ohne es versuchen zu wollen, hierauf eine definitive Antwort zu geben, will ich doch die Resultate erwähnen, die mir in allerjüngster Zeit die nochmalige Untersuchung einer halbwüchsigen Larve auf Längsschnitten ergeben hat, da ich glaube, dass diese Befunde uns einer späteren Beantwortung um ein Geringes näher bringen können.

Ich fand bei dieser Larve, in Uebereinstimmung mit WEISMANN'S Angaben, alle Scheiben bereits anwesend, mit Ausnahme der oberen

---

1) Die obere Prothoracalscheibe ist hier nicht früher erwähnt, weil ihre Verbindung mit der Haut des 1. Thoraxsegmentes vermittels des Längstracheenstammes längst bekannt ist.

Rückenscheibe, die erst später sich herausbildet. Auch zeigten alle ihre Stiele und zwar in noch viel unzweideutigerer und übersichtlicher Weise als bei der erwachsenen Larve; namentlich war der charakteristische Unterschied zwischen denjenigen der beiden vorderen Beinscheiben einerseits und denjenigen der Flügel- und Schwingerscheiben andererseits hier viel schärfer und augenfälliger. Bei ersteren zeigte sich ein dünner, fast gerader Strang von der Haut bis an das Bauchmark, der auf  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$  der Länge von der Hypodermis entfernt (siehe Fig. II B) die Imaginalscheibe als eine längliche Verdickung aufwies (es gilt dies natürlich wörtlich nur von dem zweiten Paar, da das erste Paar, ausser den seitlichen anders gebildeten, nach vorn nur einen einzigen gemeinsamen Strang besass, wie im erwachsenen Zustande). Centralwärts ist der sehr lange Strang ausgesprochen nervöser Natur; peripheriewärts dagegen zeigt er ein sehr feines Lumen, umschlossen von relativ dicker Wand, welche spärlich grosse ovale Kerne führte. Einer dieser Kerne lag sogar im Niveau der Hypodermis. Der Stielcanal stand beim ersten Paar unverkennbar mit der gemeinsamen, eben angelegten Scheibenhöhle in Continuität.

Bei der Flügelscheibe war wieder die Trachee sammt begleitendem Epithelstrang bis an die Hypodermis zu verfolgen. Die Imaginal-Scheibe selbst zeigte auf einem der Schnitte ein Bild, das täuschend der Figur 32 aus WEISMANN'S Abhandlung ähnlich sah, nur dass die Anlage oben im Winkel anstatt unten lag, also die ganze Figur umgekehrt. Die dort mit *p* bezeichnete Trachee ist es, welche den Stiel im Präparat begleitete. Sie besass

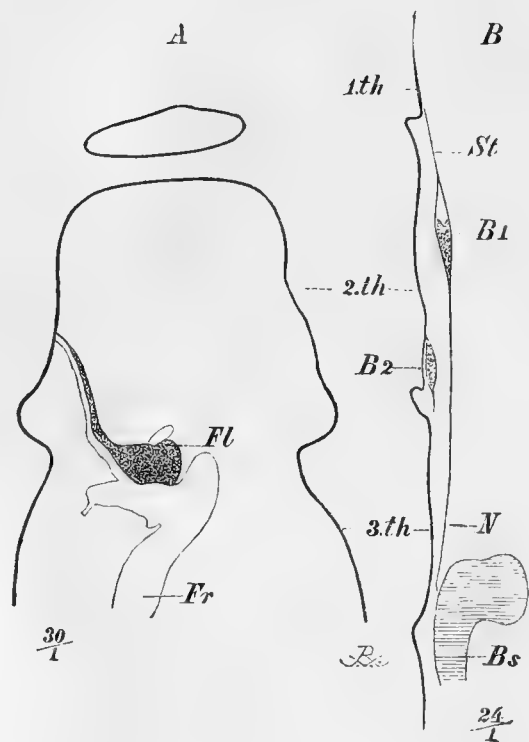


Fig. II.

**Fig. II.** Theile zweier Längsschnitte durch eine halbwüchsige Larve. *A* Imaginalscheibe des Flügels (*Fl*) mittels feiner Trachee bis an die Hypodermis zu verfolgen. *B* Imaginalscheibe des 1. Beines sammt Nervenstiel (*N*) und Hypodermisstiel. *Bs* Bauchstrang.

noch vollkommen den ächten Character der feineren Tracheen mit sehr plattem Epithel und hervorragenden spärlichen Kernen und relativ sehr weitem Lumen.

Die Schwingerscheibe zeigt in kleinerem Maassstabe genau dieselben Erscheinungen, bis auf einen Punkt, der nicht ohne Bedeutung ist. Es erstreckte sich hier nämlich der begleitende Epithelstrang nicht bis an die Hypodermis, sondern nur bis auf etwa  $\frac{1}{6}$  der Länge der betreffenden Trachee; im peripheren Theil war letztere von anderen Tracheen in der Umgebung nur durch ihren Verlauf zu unterscheiden. Ich habe diese Erscheinung an beiden betreffenden Scheiben mit vollkommener Deutlichkeit beobachten können. Es scheint mir, dass das zuletzt Erwähnte in hohem Grade die von WEISMANN angenommene Entstehungsweise der Flügel- und Schwingerscheibe aus dem trachealen Epithel unterstützt; für die drei oberen Imaginalscheiben wäre danach diese Entstehungsweise eine einheitliche. Für die unteren Scheiben hingegen möchte ich einen anderen Bildungsmodus vermuthen, wenigstens was die beiden vorderen Paare betrifft; das dritte Paar nimmt durch seine tiefere Lage gewissermaassen eine eigene Stellung ein; die betreffenden Hautstiele zeigten bei der halbwüchsigen Larve grosse Aehnlichkeit mit einer feinen Trachee, doch konnte ich dieselben nicht bis an die Hypodermis verfolgen, weil die Schnitte an der Stelle nicht ganz fehlerfrei waren.

Bei den vorderen Beinpaaren nun halte ich es für höchst wahrscheinlich, dass die Scheiben sammt ihren Verbindungsstielen mit der Hypodermis ectodermale Bildungen sind, deren Anlage sich an der Stelle entwickelt hat, wo der embryonale Hautnerv die Hypodermis berührt (wie bei *Corethra*), die aber dann in der Richtung des Nervenverlaufes — als ob der sich verkürzende Nerv einen Zug ausübte — in die Tiefe rücken, dabei einen kurzen Strang bildend, dessen tiefster Abschnitt, also an der Ansatzstelle des Nerven, sich alsbald zur künftigen Imaginalscheibe differenzirt, während sich zu gleicher Zeit in dem Strang ein feines Lumen bildet. In diesem Stadium würde der Strang also eine feine Röhre darstellen, welche nichts anderes wäre als der stark verlängerte Halstheil einer in das Innere des Körpers eingestülpten, wenn auch anfänglich soliden Hauttasche. Damit würden dann in der That diese Imaginalscheiben sich nur durch die Länge dieses Taschenhalses und durch ihre eigene tiefe Lage von den oberflächlichen Imaginalscheiben von *Corethra* unterscheiden. Für das vordere Paar käme noch die Complication hinzu, dass, indem die beiden Hautnerven sich an naheliegenden Hautstellen inserirten, es

zwar zur Bildung zweier getrennten Imaginalanlagen gekommen war, welche jedoch bei dem Tiefer-Rücken nur einen einzigen Stiel bekamen. Inwiefern die beiden seitlichen Stränge des vorderen Paares mit einer solchen Bildung in genetischem Verband stehen, oder ob sie, wie die später anwesenden feinen Tracheen, eine secundäre Bildung sind, darüber kann ich auf Grund meiner Präparate kein Urtheil abgeben.

Ich möchte hier eine von KOWALEVSKY <sup>1)</sup> gemachte embryologische Bemerkung nicht unerwähnt lassen, welche sich mit meiner Ansicht wohl verträgt, ja meine Vermuthung zu stützen scheint. KOWALEVSKY gelangte „zu dem Resultat, dass (die Imaginalscheiben) nicht aus der Zellwand der Tracheen entstehen, sondern dass die schon gebildeten jungen Imaginalscheiben mit den Tracheen und Nerven verschmelzen.“ Es würde mich — Angesichts der eigenen Bemerkung des Verfassers, dass er die Entstehungsweise der Imaginalscheiben nicht feststellen konnte — keineswegs wundern, wenn er das soeben mitgetheilte Resultat nur an einigen der Imaginalscheiben erhalten hätte, und sogar wahrscheinlich nur an den am nächsten der Oberfläche gelagerten, was nach der obigen Darstellung die beiden vorderen unteren Paare sind, für die ich die Entstehung direct aus dem Ectoderm für wahrscheinlich halten muss. Der in der Anlage gewiss sehr zarte Nerv könnte sich anfänglich wohl ganz der Beobachtung entzogen haben oder als solcher nicht zu erkennen gewesen sein, namentlich an Zupf- oder Transparentpräparaten; dass aber KOWALEVSKY diese seine Resultate an Schnitten gewonnen hätte, kann ich aus keiner Bemerkung in seiner Mittheilung schliessen.

Bestimmt für meine Auffassung scheint das Resultat zu sprechen, welches KÜNCKEL D'HERCULAIS in seiner oben erwähnten Arbeit über die Anatomie und Entwicklung einer anderen Dipteregruppe, der Volucellen, erhalten hat. Da ich nicht in der Lage gewesen bin, das Werk selbst kennen zu lernen, so musste ich mich mit dem Wenigen begnügen, was VIALLANES darüber mittheilt. Hinsichtlich der Frage, die uns augenblicklich beschäftigt, ist dies übrigens interessant genug. VIALLANES sagt nämlich Folgendes <sup>2)</sup>: „ayant remarqué que sur de jeunes larves de Volucelle les disques se montraient chacun comme une petite ampoule reliée à la peau par un pédicule, il pensa que ces organes se constituent par suite d'un refoulement de l'hypoderme

---

1) Biol. Centralblatt Bd. VI, p. 54.

2) l. c., p. 202 oben.

larvaire. Généralisant les résultats qu'il avait obtenus chez les Volucelles, il pensa que les disques ne pouvaient point dériver de la membrane pérित्रachéenne ou de la gaine nerveuse, comme l'avait admis M. WEISMANN pour la Mouche.“ Ich bin auf diese Stelle bei VIALLANES erst aufmerksam geworden, als ich die Stiele bei der erwachsenen Larve schon gefunden hatte; die Verhältnisse scheinen danach bei den Volucellen bedeutend einfacher zu liegen, wenigstens wenn es richtig sein sollte, dass KÜNCKEL D'HERCULAIS die Sache bei allen Imaginalscheiben so gefunden hätte. Sollte der Verfasser nicht gerade hierin verallgemeinert haben, so würden wir allerdings in *Volucella* eine sehr interessante Zwischenstufe zwischen *Corethra* und *Musca* besitzen, welche nur zu Gunsten meiner Vermuthung sprechen könnte. Doch auch wenn KÜNCKEL D'HERCULAIS' Angaben sich nur auf bestimmte Scheiben beziehen, so zeigen sie wenigstens, dass auch er deutliche Stiele gesehen hat, und unterstützen auch dadurch schon meine eigenen Befunde.

Wir gelangen jetzt zum zweiten Punkte, nämlich der Frage, inwiefern die Scheibenstiele eine Rolle spielen bei dem Hervortreten der Gliedmaassen, mit welchem Punkte zugleich die ganze Frage nach dem Modus der Thoraxbildung nahe berührt wird. Schon in der Einleitung habe ich erwähnt, wie WEISMANN sich den Aufbau des neuen Thorax durch seitliches Zusammenwachsen der zu je einem Segment gehörenden und bis zur Berührung herangewachsenen Imaginalscheiben vorstellte, wobei die Hüllmembran der Scheiben und auch die alte Hypodermis zu Grunde gehen würde, letztere, indem sie einfach abgestossen wird. Dieser Vorstellung hat sich auch GANIN angeschlossen, wenigstens nach dem, was VIALLANES darüber berichtet; daher auch seine Benennung „provisorische Membran“ und „provisorische Höhlung“. (Wie GANIN die Hypodermis des Larventhorax zu Grunde gehen lässt, kann man bei VIALLANES nicht erfahren.) Nach dieser Vorstellung bekommt man von dem werdenden Puppenkörper das bekannte Schema, welches GRABER<sup>1)</sup> davon bei der Besprechung der damaligen Resultate der Forschung gegeben hat: eine Puppe mit einfachem abdominalen Hypodermis Schlauch und mit doppeltem in einander geschachtelten Thoraxschlauch, aussen die abfallende Larvenhypodermis, innen die Puppenhypodermis als Neubildung. Ich muss hier indessen ausdrücklich hervorheben, dass WEISMANN die Bemerkung gemacht hat, man treffe

---

1) VITUS GRABER, Die Insecten, II. Th., Fig. 163 und 178.



nach dem Zusammenwachsen der Imaginalscheiben niemals mehr Theile der alten Hypodermis ausserhalb der neuen an <sup>1)</sup>).

Die von VIALLANES gegebene Schilderung konnte in vielen Hinsichten schon mehr in die Einzelheiten gehen, weil er über die hier so viel günstigere Schnittmethode verfügte. So war er schon ganz auf dem Wege, die Art, wie die Gliedmaassen an die Oberfläche treten, zu erkennen, doch scheint in seinen Schnitten die Hypodermis durch ungenügende Fixirung bei dem Abtöden der Puppen zerbröckelt zu sein, so dass er dadurch wohl auf eine falsche Fährte gekommen ist. Vollkommen bestätigen kann ich es, wenn er beschreibt, wie die Scheibe „der Antenne“ <sup>2)</sup> sich immer näher an die Hypodermis anschmiegt, während die dickeren Theile der Scheibenwand auf Kosten der „provisorischen“ Membran Terrain gewinnen, bis letztere mit der Hypodermis in Berührung kommt, während die verdickten (ectodermalen) Theile der Scheibenwand bis an diese letzte heranreichen. Nun aber lässt er die aus der alten Hypodermis und der provisorischen Membran zusammengesetzte Epithelschicht, welche die „provisorische“ Höhlung der Scheibe nach aussen einzig verschliesst, zerreißen, wobei die Höhlung der Scheibe mit der Aussenwelt in Verbindung geräth. Dann hebt auch nach ihm die Hypodermis sich ab, und zwar: „en grandes écailles qui sont détachées du corps de l'animal bien au delà des points qu'atteint le bord de l'exoderm“. Es bleibt an den Stellen nur die Basalmembran als zeitweiliger Schutz des Körperinhaltes übrig. Wir werden jetzt bald sehen, dass letzteres vollkommen unrichtig ist, dass weder die alte Hypodermis abgehoben wird, noch auch die „provisorische“ Membran zu Grunde geht, dass jedoch die Schilderung VIALLANES' von der Weise, wie die Imaginalscheibe an die Oberfläche tritt, mit meinen eigenen Resultaten in der Hauptsache vollkommen übereinstimmt:

Betrachten wir dazu einige Skizzen nach Querschnitten durch eine Puppe von 10 bis 20 Stunden, Fig. 5, 6 und 7, welche deshalb unser Interesse beanspruchen, weil die Puppe so zu sagen in der Bildung des Thorax und in dem Freilegen der Gliedmaassen ertappt worden ist. In allen drei Figuren sind mit dunkler Farbe nur die imaginalen Theile wiedergegeben, ausgenommen den Hakenapparat, welcher der Wirk-

1) l. c. p. 165.

2) Diese Bezeichnung muss wohl ein Irrthum sein, denn, was er beschreibt und abbildet, kann er nur an einer der Beinscheiben oder an der Schwingerscheibe gesehen haben.

lichkeit entsprechend theilweise ganz schwarz dargestellt ist. Von Zellbildungen sind nur die grössten Hypodermiszellen angegeben; im Innern sieht man den Schlund sammt Augenblasen, ferner den Oesophagus und eine Anzahl Tracheen. Mehrere Imaginalscheiben sind in verschiedener Weise getroffen, worüber gleich Auskunft gegeben werden wird. Was in erster Linie an den Figuren auffällt, ist, dass die Hypodermis nicht mehr dem Chitin anliegt, sondern sich in Fig. 5 und Fig. 6 im ganzen Umfang, in Fig. 7 theilweise von letzterem zurückgezogen hat, wodurch ein beträchtlicher Raum entstanden ist, in welchem sich Serum angesammelt hat. Dieser Process schreitet im Thorax von vorn nach hinten fort und äussert sich also zuerst an der Imaginalscheibe des Stigmas, welches dadurch vollkommen frei wird, indem bei dem Zurückziehen der Hypodermis das Epithel der Längstrachee, welche sich oben am ersten Thoraxsegment öffnet, gewissermaassen umgestülpt wird<sup>1)</sup>. Die Intima des Tracheenstammes bleibt nun nackt durch den Raum zwischen Chitin und Hypodermis ausgespannt; nur ganz nahe am Chitin sah ich einige abgerissene Epithelzellen an ihr haften.

In der Umgebung des neuen Stigmas ist jetzt Alles aus imaginalem Epithel gebildet, und man hat es hier schon vollends mit der neuen Thoraxwand zu thun. Dasselbe gilt von den seitlichen Theilen des Thorax, abgebildet in Fig. 5; hier sieht man bereits Theile von Imaginalscheiben, und zwar von den Flügelscheiben, an der Oberfläche liegen und zwar in vollkommener Continuität mit der ganz geschlossenen Hypodermis. In den Schnitten durch den hinteren Theil des Thorax, wie in Fig. 7 und noch weiter nach hinten, bekommt man dagegen ein Bild, das noch grösstentheils oder vollständig in Uebereinstimmung ist mit solchen aus entsprechenden Schnitten von jüngeren Puppen von wenigen Stunden oder von der erwachsenen Larve selbst: die Hypodermis liegt noch dem Chitin unmittelbar angeschmiegt (in Fig. 7 nur stellenweise), und die Imaginalscheiben vom 3. Beinpaar und den Halteren liegen ganz tief im Körper. Es geht hieraus hervor, dass von einem einfachen Zusammenwachsen der Imaginalscheiben an ihren Seitenrändern weder im älteren Sinne, noch nach der VIALLANES'schen

---

1) Ich meine sogar an einer Stelle beobachtet zu haben, dass auf diese Weise tracheales Epithel dauernd an die Oberfläche gelangte, um künftig als Hypodermis zu functioniren, was immerhin interessant wäre, wenn wir auch längst wissen, dass das Epithel dieses Tracheenstammes selbst einer Einstülpung des Ektoderms sein Entstehen verdankt.

Auffassung die Rede sein kann. Die Lösung aber des Problemes werden wir in den mittleren Schnitten des Thorax zu suchen haben.

Vorerst muss ich bemerken, dass es keine einzige Stelle am ganzen Thorax giebt, die nicht von Epithel bekleidet ist, sei es nun das neue Epithel der Imaginalscheiben, sei es dasjenige der alten Hypodermis; denn diese beiden liegen an vielen Stellen unmittelbar neben einander, ohne irgend welche Lücke oder Spalte zwischen sich zu lassen. So ist in Fig. 5 die ganze obere Seite zwischen den beiden Flügeltheilen (*Fl*) vollständig aus alter Hypodermis gebildet, ebenso alle Stellen der Hypodermis in den Fig. 5—7, welche die grossen Kerne zeigen.

Verfolgen wir nun die auf einander folgenden Schnitte durch die jungen Flügelanlagen von Fig. 5 an nach hinten, so sehen wir, dass nach mehreren Schnitten vom Rücken her sich eine von der Leibeshöhle, — grösstentheils Körnchenkugeln — gefüllte Hautfalte entwickelt, welche von hinten her den freien Theil der Flügelanlage (eigentlich des Flügelansatzes) zu umfassen strebt, immer mehr und mehr nach vorne herüberreicht, bis dies in der That erreicht ist und die Flügelanlage sich somit als echte im Körperinnern gelegene Imaginalscheibe darstellt. Man sieht in Fig. 6 rechts diesen Zustand erreicht, während links der letzte Schnitt durch die Flügelanlage vorliegt, bevor auch hier der peripodale Raum nach aussen vollständig abgeschlossen erscheint, wie dies in dem auf Fig. 6 folgenden Schnitt wirklich der Fall ist. In Fig. 6 sieht man, wie die innere Bekleidung des scheinbaren Hautwulstes nichts anderes ist als ein Theil der peripodalen Membran, wie sie ähnlich, aber in diesem Schnitt in sich abgeschlossen, rechts ebenfalls zu sehen ist. Es grenzen also an dieser instructiven Stelle links unmittelbar an einander: alte Hypodermis und peripodale Membran, nach unten ferner neue Hypodermis und alte Hypodermis. Auf letztere folgt bald ein anderer imaginaler Theil, das thoracale oder das Ansatzstück des rechten zweiten Beines ( $B_2r$ ) mit davor liegendem angeschnittenem Femoraltheil<sup>1)</sup>, der bekanntlich in diesem Zeitpunkt nach oben gewandt ist, während die Spitze des Beines in der Tiefe resp. nach hinten liegt. Einerseits ist indessen auch dies Bein so gut wie das linke 2. Bein ( $B_2l$ ) von der peripodalen Membran halb umgeben, und um 7 Schnitte weiter nach hinten,

---

1) Für die anatomischen Verhältnisse der Gliedmaassen während ihrer Bildung sowie für ihre Lage bei der sich bildenden Puppe verweise ich auf WEISMANN'S Arbeit (z. B. Fig. 38 bis 44), wo dieser Gegenstand erschöpfend behandelt worden ist.

nämlich in Fig. 7, ist auch um diese Extremität bei ( $B_2l$ ) der peripodale Raum wieder allseitig da; bei ( $B_2r$ ) ist nur noch eine kleine Communication mit der Aussenwelt vorhanden.

Ein vollkommen gleiches Verhalten beobachten wir am ersten Beinpaare; vorn in seinen thoracalen Theilen frei an der Oberfläche liegend, stecken die Spitzen nach hinten noch in dem peripodalen Raume, der in dieser Höhe für das 1. Beinpaar ein gemeinsamer ist, wie es bei dessen oben besprochener Verwachsung natürlich nicht anders sein kann (Fig. 5). Auch das dritte Paar Beinanlagen zeigt dasselbe; in Fig. 7 sieht man beim rechten Bein den thoracalen Theil der Imaginalscheibe, darunter wieder das angeschnittene Femur; in den weiteren Schnitten auch hier der Haupttheil des Gliedes in den peripodalen Raum gebettet, und an allen Gliedmassen (inclusive Flügel und Schwinger) reichen also die Spitzen bis in die hintersten Schnitte durch die Imaginalscheiben; so in Fig. 7 für die Flügel bei  $Fl$ . In der aus den Schnitten reconstruirten Puppe sieht man diese Verhältnisse sowohl in der Vorder- (Fig. III) wie in der Seitenansicht (Fig. IV) übersichtlich wiedergegeben.

Wir müssen uns nun Rechenschaft zu geben versuchen, wie sich, in

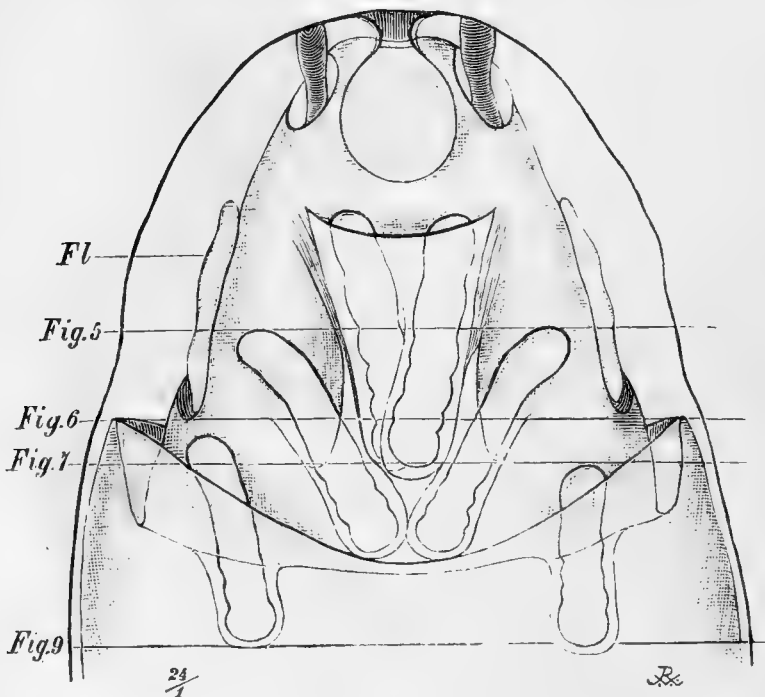


Fig. III.

**Fig. III.** Vorderansicht der aus den Querschnitten reconstruirten Puppe vom Ende des 1. Tages. Die Beine stecken noch halb in den Imaginaltaschen (peripodaler Raum). Die Hypodermis des Abdomen bildet eine Duplicatur.

Zusammenhang mit dem Zurückweichen der Hypodermis von dem Chitinskelet, dieser soeben betrachtete Zustand aus demjenigen bei der erwachsenen Larve entwickelt hat.

Von den hier in Betracht kommenden Zwischenstufen besitze ich leider nur drei grösstentheils vollkommen gelungene Schnittserien, alle vom ersten halben Tag

nach der Verpuppung. In dem ersten Stadium zeigen sich noch keine Veränderungen in der Lage der Imaginalscheiben; das zweite Stadium und besonders das dritte lassen dagegen sehr bedeutende Abweichungen erkennen; es scheint also zu der Zeit die Entwicklung sehr rasch vor sich zu gehen. Im zweiten Stadium zeigen sich namentlich wichtige Veränderungen an den Stielen, welche ein weites Lumen erhalten haben und sich nur durch ihre bedeutend grösseren Epithelzellen von der Scheibenwand unterscheiden. Der peripodale Raum setzt sich aber ohne plötzliche Verjüngung in den Stiel fort. Der Stielcanal reicht indessen nicht ganz bis an die Hypodermis oder gar zwischen deren Zellen, sondern ist von ihnen durch Haufen von Zellen getrennt, von denen ich nicht feststellen konnte, ob sie dem Stiel selbst oder einer geringen Verdickung der Hypodermis entstammen. Somit ist der hohle Stiel nach aussen blind geschlossen, obschon mit der Hypodermis in Continuität. Ferner sind die Stiele bedeutend verkürzt, wenigstens ist die Anlage der Gliedmaassen in der Scheibe der Oberfläche beträchtlich näher gerückt. Ich konnte diese Erscheinungen mit vollkommener Deutlichkeit sowohl an der Flügel- und der Schwingerscheibe als an den Scheiben des dritten und zweiten Beinpaars feststellen: bei den drei ersten waren die Stiele schräg getroffen, bei dem zweiten Beinpaar sehr übersichtlich der Länge nach — es waren nämlich frontale Längsschnitte. — Nur am ersten Beinpaar war der Stiel wegen eines Fehlers in der Schnittserie nicht zu verfolgen.

In dem dritten Stadium konnte eigentlich von Stielen gar nicht die Rede sein; die Imaginalscheiben zeigten nach vorne allerdings eine bestimmte Verschmälerung,

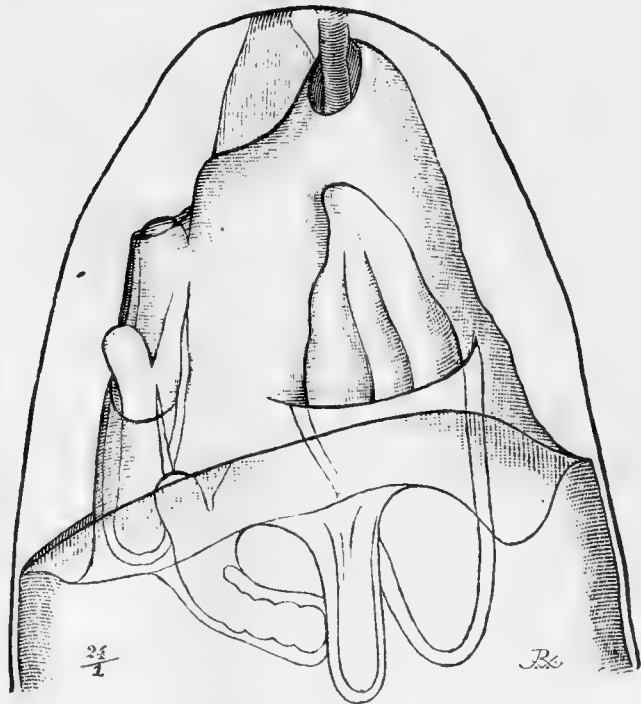


Fig. IV.

**Fig. IV.** Seitenansicht derselben Puppe, auch die halbgeöffneten Imaginalscheiben von Flügel und Schwinger zeigend. Letztere und die dritte Beinscheibe öffnen sich in der Hypodermistasche innerhalb der abdominalen Duplicatur.



die also gebildete sehr stumpfe Spitze lag indessen in Berührung mit der Hypodermis selbst und war, wie im vorigen Stadium die Spitze des Stieles, aus ziemlich grossen Epithelzellen zusammengesetzt; nach innen fand sehr bald der Uebergang in peripodale Membran und verdickte kleinzellige Scheibenwand statt.

Wir treffen hier also auf das von VIALLANES beschriebene Stadium, wo die Imaginalscheibe hart an der Hypodermis liegt, die diese letztere „direct berührende provisorische Membran nicht mehr zu erkennen ist“ (weil sie an der Stelle überhaupt nicht da ist) und das Exoderm (die Thoraxanlage der Scheibe) bis an die Hypodermis heranreicht. Wie diese Lage indessen zu Stande gekommen ist, darüber hat er sich nicht ausgesprochen.

Ich glaube, dass die Erweiterung und gleichzeitige Verkürzung der Stiele durch zwei Ursachen bedingt ist. Erstens scheint der peripodale Raum, wahrscheinlich durch Anhäufung des serösen Inhaltes, immer mehr und mehr vergrössert zu werden, indem zu gleicher Zeit die Glieder sich strecken und auch an Volumen zu gewinnen scheinen. Dadurch muss natürlich erstens die peripodale Membran stets dünner und dünner ausgespannt werden, wie dies in der That der Fall ist, zweitens aber muss der Raum sich nach vorne immer weiter in den soliden oder bloss von dem ganz feinen Lumen durchsetzten Stiel hinein erstrecken, so dass an dem breiten und schon erweiterten Theil des Stieles, welchen wir schon in der Larve kennen lernten, das Epithel an der Vergrösserung der peripodalen Membran Antheil nimmt; dadurch verkürzt sich aber dieser Stiel ganz bedeutend.

Der zweite Grund ist mehr speciell wirksam für das Freilegen der Imaginalanlagen, wie wir gleich sehen werden, doch auch an der Verkürzung der Stiele mag er immerhin mit bethätigt sein; er besteht nämlich darin, dass die bis dahin von den Leucocyten unberührt gebliebenen Thoraxmuskeln sich kräftig zusammenziehen, wodurch die Hypodermis, an welcher sie befestigt sind, an verschiedenen Stellen von dem Chitin abgezogen, stellenweise als stets tiefer werdende Falten in das Innere des Körpers und nach hinten gezogen wird, wobei die drei Thoraxsegmente sich scharf markiren, und dabei gewiss auf die Ansatzstellen der Stiele einen Zug ausüben, der zur Verkürzung der Letzteren mitwirken dürfte. Die Stellen, wo diese Muskeln angreifen, sind der untere Rand der drei Thoraxsegmente. Die Verschiebung ist so bedeutend, dass nicht nur der ganze Thorax sich schliesslich vollständig vom Chitin gelöst und beträchtlich davon entfernt hat, sondern er wird auch theilweise in das Abdomen wie versenkt, so dass

der umgeschlagene Rand der Hypodermis des ersten Abdominalsegmentes wie ein weiter Kragen den unteren Theil des Thorax umgiebt. Wir können uns davon eine Vorstellung machen, wenn wir Fig. 7 betrachten, wo die mit  $h^x$  bezeichnete Hautduplicatur nichts anderes ist als dieser Kragen der abdominalen Hypodermis, welcher an der ventralen Seite sich kaum erhebt, dagegen am Rücken und namentlich an den Seiten desselben mächtig entwickelt ist. An letzteren Stellen ist er (bei  $h^l$ ) noch auf dem in Fig. 6 wiedergegebenen Schnitt zu beobachten. In Fig. III und IV ist dies an der reconstruirten Puppe wiedergegeben.

Der mächtige Muskelzug, der diese Faltenbildung zu Stande gebracht hat, ist es nun auch gewesen, der das Einzige, was noch nöthig war, um die Imaginalscheiben an die Oberfläche zu bringen, vollführt hat, nämlich das Zerreißen derjenigen Epithelinseln, welche noch den Verschluss des peripodalen Raumes bildeten. Natürlich wird man an den Schnitten diese Erscheinung selbst wohl nie beobachten können; dafür scheint der Process zu schnell zu verlaufen. Ich stelle mir die Sache so vor, dass nach dem Zerreißen der Verschlussstelle die Oeffnung sich bald sehr erweitert, indem auf das Epithel anhaltend in mehreren Richtungen ein Zug ausgeübt wird. Ob nun auch die peripodale Membran dabei als solche an die Oberfläche geräth, vermag ich nicht zu sagen, obschon ich es einige Male in der That zu beobachten meinte; sie muss dann jedenfalls bald den Character des imaginalen Thorax annehmen. In Fig. 6 (bei  $F^l$ ) in den davor gelegenen Schnitten sieht man die alte Hypodermis so weit reichen, wie die Haut an der Oberfläche liegt; erst als Bekleidung des geöffneten peripodalen Raumes sieht man die peripodale Membran sich erstrecken. Am wahrscheinlichsten erscheint es mir, dass letztere sich seitlich zusammenzieht und dabei verdickt und ihren früheren Character verliert, je nachdem die den peripodalen Raum nach aussen noch abschliessende Hautduplicatur sich zurückzieht. Dies letztere findet bald in dem Maasse statt, dass auch die Extremitäten selbst nebst den Thoracalanlagen, in welche sie an ihrer Basis übergehen, frei zu Tage treten und in das Niveau der Oberfläche zu liegen kommen. Damit wären wir nun an dem Stadium angelangt, dem Fig. 5, 6 und 7 entnommen sind. Dass dieses Freilegen der Gliedmaassen sich zuerst am vorderen Abschnitt verwirklicht, haben wir bei der Besprechung dieser Figuren schon gesehen. Es setzt sich aber bei fortwährendem Zug an der alten Hypodermis und dem stetigen Ausgleich der noch übrig gebliebenen imaginalen Hauttaschen so lange fort, bis alle Gliedmaassen

auch mit den Spitzen frei an der Oberfläche liegen und jede Falte an der Hypodermis ausgeglättet ist. Damit ist die merkwürdige Bildung des Puppenthorax zu Ende geführt.

Inzwischen sind die neuen Thoraxtheile immer noch eine Zeit lang durch Reste der alten Hypodermis von einander getrennt, und zwar sowohl was die verschiedenen Segmente unter einander, als auch was die verschiedenen Constituenten eines und desselben Segmentes betrifft. So ist namentlich am Rücken zwischen den weit aus einander liegenden Flügelbasen ein mächtiges Stück alter Hypodermis noch ziemlich lange aufzufinden, wie in Fig. 5—7 und in der später zu besprechenden Fig. 12 Taf. II zu beobachten ist. Es wird durch diese Thatsache auf das entschiedenste dargethan, dass die alte Hypodermis nicht abgehoben wird, weder im Ganzen noch in Schuppen, und zweitens, dass der Epithelverschluss in Widerspruch mit VIALLANES' Angaben niemals an irgend welcher Stelle unterbrochen wird; im Gegen-

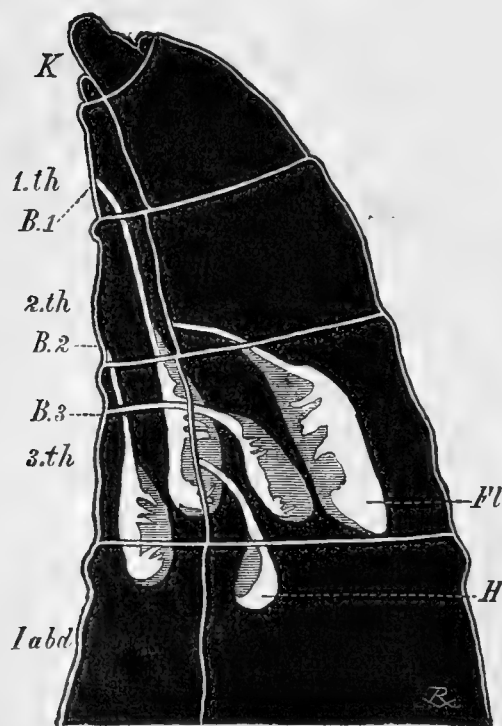


Fig. I (wiederholt).

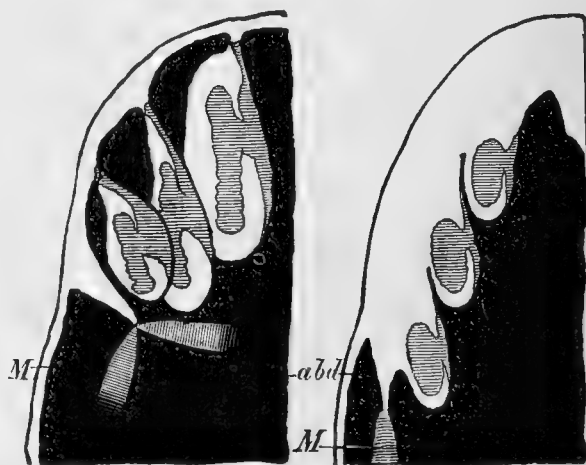


Fig. V.

Fig. VI.

**Fig. I (wiederholt).** Vorderer Abschnitt einer ausgewachsenen Larve. Die drei Beinscheiben, deren Stielfanfang mit *B. 1*, *B. 2* und *B. 3* angegeben sind, sowie die Flügelscheibe (*Fl*) und die Schwingerscheibe (*H*) sind in natürlicher Lage eingetragen. *1. th*, *2. th* und *3. th*: *I.*, *II.* und *III.* Thoraxsegment.

**Fig. V.** Ventrale Hälfte des vorderen Drittels einer Puppe von der Mitte des 1. Tages. Die drei Beinscheiben sind an die Oberfläche gerückt bei gleichzeitiger Verkürzung und Erweiterung des Stieles. (Die dritte Beinscheibe liegt thatsächlich mehr nach der Seite, was hier nicht wiederzugeben war.)

**Fig. VI.** Idealer Schrägschnitt durch eine Puppe vom Ende des 2. Tages, geführt durch die Ansatzstellen der drei halbausgestülpten Beine. Vergl. Fig. III und IV.

theil ist auch bei der genauesten Betrachtung stets eine innige Berührung von alter und neuer Hypodermis zu constatiren.

In meiner vor zwei Jahren erschienenen Mittheilung, in welcher die jetzt beschriebenen Erscheinungen in ihren Hauptzügen bereits vollständig wiedergegeben sind, habe ich die Ansicht ausgesprochen, dass die larvale Hypodermis auch des Thorax <sup>1)</sup> gar nicht zu Grunde ginge, sondern Antheil nehme an der Bildung des Imago-Thorax, indem die grossen Hypodermiszellen sich durch wiederholte Theilung in kleinzelliges Epithel umwandelten, wobei ich durch Bilder, welche einer Zelltheilung ähnelten, irreführt war. Diese Ansicht nehme ich jetzt als unrichtig zurück. Antheil an der Thoraxbildung nimmt allerdings die alte Hypodermis, wie wir gesehen haben, aber nur vorübergehend, Antheil also an der Bildung des Puppenthorax, wenn man will; der Thorax der Imago dagegen enthält in seiner Epithelbekleidung keine anderen Elemente als die, welche von den Imaginalanlagen abstammen. Die alte Hypodermis wird also doch entfernt; wie dies indessen geschieht, werden wir in einem der nächsten Capitel sehen.

Bevor ich diesen Gegenstand verlasse, möchte ich noch mit wenigen Worten erwähnen, wie WEISMANN'S Beschreibung des neu gebildeten Puppenthorax <sup>2)</sup> eigentlich noch vollkommene Geltung hat, nur mit der einzigen Ergänzung, dass die dünnere verbindende Zellenlage, welche als schmaler Streif zwischen den Segmenten angetroffen wurde, nicht erst secundär entstanden, sondern nichts weiter als die noch nicht ersetzte alte Hypodermis ist.

## B. Bildung des Kopfes.

WEISMANN ist der einzige Untersucher, welcher die Frage zu beantworten versucht hat, wie aus der jungen Puppe der Kopf hervorst wächst. Die Form und Lage derjenigen Theile, aus welchen der Kopf sich entwickeln wird, der Augen- und Stirnscheiben, sind an den verschiedenen Larvenstadien sehr genau von ihm erforscht worden <sup>3)</sup>; ich will von seinen Resultaten nur dies in Erinnerung bringen, dass beide vom Hirn, mit welchem die Augenscheiben durch je einen Stiel in

---

1) Für die Hypodermis des Abdomens war dies ja von allen früheren Untersuchern bis auf VIALLANES angenommen worden, worüber unten des weiteren zu berichten sein wird.

2) l. c. p. 166 unten, Fig. 38—40.

3) l. c. p. 157 flg.

Verbindung stehen, bis an den Schlund reichen; dass die Augenscheibe sich in der erwachsenen Larve wie ein Pilzhut über die vordere Seite der Hemisphäre erstreckt, ohne an dieser Stelle mit ihr verwachsen zu sein; während die Stirnscheibe, in welche die erstere sich unmittelbar und unter Bildung von Falten fortsetzt, mehr eine Röhren-, später Kegelform besitzt, sich nach vorne zuspitzt und „durch Ausstülpung einen Anhang aus sich hervorgehen lässt“, die Antenne, deren „Bildungsmodus im Wesentlichen mit dem der Beine genau zusammenfällt“. Dies Alles trifft vollkommen zu, wie viele andere hier nicht zu erwähnende Einzelheiten, worüber an der angegebenen Stelle nachzuschlagen ist. Um nun zur Bildung des künftigen Kopfes zu gelangen, sollten die bis dahin völlig getrennten Stirnscheiben mittelst ihrer medianen Ränder in der Mittellinie mit einander verwachsen, während auch die Augenscheiben auf der Rückseite desgleichen thun, wodurch also eine einzige, faltige, weite Blase entsteht, die Kopfblase, deren Scheitel aus den nach vorn gerichteten Spitzen der Stirnscheiben hervorgeht, und deren ventraler Wandung die Antennen angehören. Diese Kopfblase wird nun später als Kopf aus dem Thorax geschoben werden, „um mit seinen hinteren Rändern auch sogleich mit jenem (nämlich dem Thorax) zu verwachsen“. Auf dieses letztere kommen wir bald ausführlicher zu sprechen.

GANIN hat nach seiner Entdeckung des Mesoderms in den Imaginalanlagen für die Kopfscheiben eine vollkommen identische Zusammensetzung wie bei den Thoraxscheiben angenommen, und VIALLANES ist ihm auf diesem Irrwege, wenigstens theilweise, gefolgt. Es hat dies nur dazu geführt, dass Letzterer zu einer absolut unrichtigen Auffassung der Augenscheiben gelangt ist, wie dies in seiner Fig. 5 Pl. 15 an den Tag tritt; ich kann mir diese nach seinem Studium an Querschnitten kaum erklären, es müssten denn die Schnitte sehr unvollkommen und zerrissen ausgefallen sein. Man wird mir hierin beipflichten, sobald ich die Figuren 8 und 9 werde besprochen haben, welche uns zeigen werden, wie einfach die Verhältnisse sich an einem Querschnitt durch die Kopfscheiben darstellen:

Vorher muss ich noch kurz auf das Bild hinweisen, welches wir in Fig. 3 sehen, wo bei der erwachsenen Larve die Augenscheibe und Stirnscheibe sammt Antenne sich in ihrem Zusammenhange zeigen. Von ersterer ist eine Falte derart getroffen, dass sie in diesem Schnitt mit dem Haupttheil der Scheibe nicht mehr in Verbindung steht. Das verdickte Epithel der Scheibe ist das künftige Augenepithel. Die Antenne ist nicht durch ihre Achse getroffen, sondern der Schnitt geht



lediglich durch das gleichfalls sehr dicke Epithel. In dieser Figur reicht die Stirnblase nicht weit nach vorne, dagegen sieht man in Fig. 1 ihren schon erwähnten Zusammenhang mit dem Schlunde; die sehr schmale Stelle zwischen oberer und mittlerer Partie der Stirnscheibe rührt von der seitlichen Verschiebung dieses Theiles durch den breiten Halstheil des Saugmagens (*Sm*) her, der links an den beiden Stirnscheiben vorbeigeht. Das Lumen dieser Stelle ist im nächsten Schnitte gelegen. Nur an der allervordersten Spitze, wo die Stirnscheiben den Schlund berühren, stehen die beiden auch mit einander in Verbindung, wobei indessen, soviel ich wenigstens habe ermitteln können, weder ihre beiden Lumina unter einander, noch auch diese mit dem Schlundlumen in offener Communication stehen. Dasselbe gilt auch von dem Verhalten in der halb erwachsenen Larve, bei welcher Augen- und Stirnscheiben schon recht characteristisch hervortreten. Nicht ohne Interesse scheint mir die Thatsache, dass bei dieser jungen Larve der Saugmagen nicht links, sondern rechts von den beiden Hirnanhängen vorbeiläuft. Diese Lage muss also rein zufällig sein, nur deutet dieses auf eine frühzeitige Anlage dieser Hirnanhänge sammt „Augenstielen“, d. h. also derjenigen Theile, welche das Hirn mit dem Schlund in Verbindung bringen. Beim Auswachsen aus dem Oesophagus findet der Saugmagen sodann seinen Weg beliebig rechts oder links von diesem doppelten Verbindungsstrang.

Betrachten wir nun eine Schnittserie durch eine Puppe von 4 bis 6 Stunden, so sehen wir eine weite Communication hergestellt zwischen dem Vorderende der Stirnscheiben mit dem Hinterende je einer der beiden Schlundspalten, so dass man jetzt vom vorderen unpaaren Theil des Schlundes aus in zwei lange Säcke gelangt, welche in ihrem vorderen Abschnitte von je einem der beiden hinteren Zacken des Hakenapparates eingenommen werden, und genau bis so weit dem Schlund angehören, deren hinterer Theil von den sich allmählich dorsoventral verbreiternden Hirnanhängen gebildet wird. Für diese letzteren werde ich künftig einfach den Namen Augenblase gebrauchen, der also jetzt die in keiner Weise mehr zu trennende Stirnscheibe und Augenscheibe zusammen umfasst.

Noch anders gestaltet sich die Sache in dem nächsten Puppenstadium (etwa 8 bis 12 Stunden). Hier reicht der unpaare Abschnitt des Schlundes ganz bedeutend weiter nach hinten, und zwar in dem Maasse, dass nur noch die hinteren Abschnitte der Augenblasen von einander getrennt sind, während davor diese Blasen sammt dem Schlund über die ganze Breite zusammenhängen. Die Grenze zwischen Schlund-

wand und Augenblasenwand ist hier an der Rückseite noch genau wie in der Larve durch die beiden Spitzen der Hakenzacken angedeutet. Man vergleiche hiermit die Figuren VII und IX unten.

Auch im nächsten Stadium, von der Mitte des ersten Tages (Fig. 5 bis 7), sind die hintersten Theile der Augenblasen noch seitlich getrennt (siehe Fig. 9); erst kurz bevor der Kopf hervortritt, sind auch diese Vertiefungen verschwunden, und kann in dieser Beziehung nur

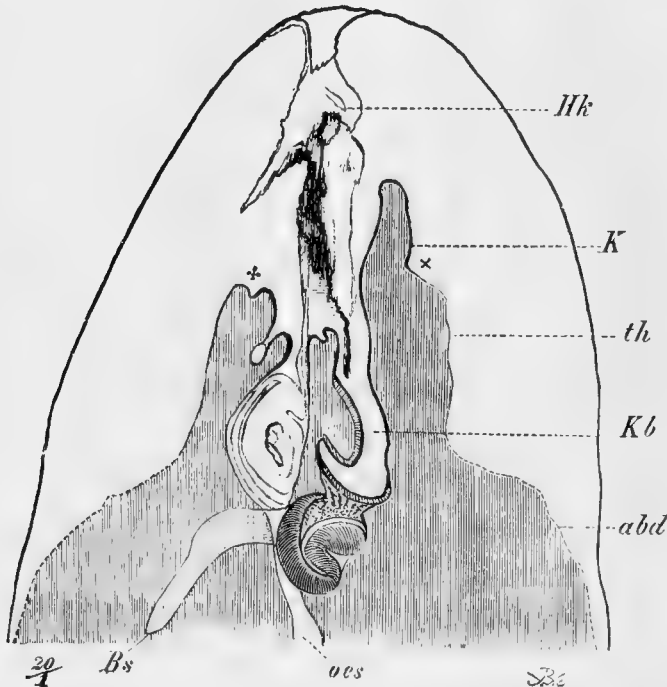


Fig. VII.

**Fig. VII.** Sagittaler Längsschnitt durch die Mitte einer Puppe von der Mitte des 2. Tages. Kopf noch nicht ausgestülpt. Von der Augenblase, sowie vom Gangl. opticum ist einer der lateralen Schnitte in die Figur eingetragen, um den Augenstiel einzeichnen zu können. Abdomen durch eine Punktlinie, Thorax durch eine feinere, Kopfpithel durch eine gröbere Linie angedeutet.

links erstrecken sich die etwas abgeflachten, faltigen Augenblasen, welche nach der Mitte zu durch eine ziemlich enge Spalte mit dem Schlund in Verbindung stehen. Letzterer zeigt sich auf dem Querschnitt halbmondförmig und ist durch die in ihm befindlichen Hakenzacken erkennbar. Mehr nach vorn in der Puppe (siehe auch Fig. 6 und 7), namentlich aber nach hinten zu, ist die Verbindung mit dem Schlund sehr viel breiter, so dass dort die verschiedenen Abschnitte der Kopf-

noch von einer einzigen, wenn auch dorso-ventral gefalteten Blase, der Kopfblase, gesprochen werden. Diese Kopfblase lässt sich nun in Fig. 8, welche von einer Puppe von der Mitte des zweiten Tages stammt, leicht im Querschnitt überblicken, und sie ist nichts Anderes als die Kopfwand, die sich bloss nach aussen umzustülpen braucht, um den Kopf selbst äusserlich darzustellen. Dies müssen wir nun zunächst klarlegen.

Fig. 8 stellt den ganzen inneren Theil eines Querschnittes dar, wie man durch Vergleichung mit den entsprechenden Theilen in Fig. 6 und 7 sehen kann, auf die ich zur leichteren Orientirung verweise. Rechts und

blase nicht so in die Augen fallen. Unten in der Mitte der Figur befindet sich der Oesophagus (*Oes*), hier vollständig vom Schlunde getrennt; doch nur 5 Schnitte mehr nach vorn findet man beide mit ihren in unserer Figur sich am meisten nähernden Seitentheilen communiciren. Der in dieser Figur im Centrum zwischen beiden gelegene, aus Muskeln bestehende Theil bildet nach vorn einen Zapfen, der durch mehrere Schnitte hindurch als eine Insel mitten in dem Schlund liegt. — Auch der

Oesophagus zeigt Chitintheile in seinem Lumen. Das Ganze ist umgeben von zerfallenden Muskelmassen, und Körnchenkugeln sowie Leucocyten und einigen zerstreuten imaginalen Mesodermzellen. Zu äusserst findet man rechts und links einen Querschnitt durch die zwei Hauptstämme des Tracheensystems, während kleinere Tracheen oben und im Innern zu sehen sind.

Betrachten wir nun die Wand der Augenblasen etwas näher, so zeigt sich

an vier Stellen eine bedeutende Verdickung, nämlich da, wo der Schnitt durch die Anlage der Augen oder durch die der Antenne gegangen ist. Erstere (*Auep*) ist in ihrem vordersten Theil getroffen, der hier nur geringe Ausdehnung besitzt. In mehreren Reihen liegen die Kerne mit grosser Regelmässigkeit über einander, namentlich in der rechten Augenanlage. Weniger regelmässig zeigt sich dagegen das Epithel der Antennen, was von der schiefen Richtung herrühren mag, in welcher

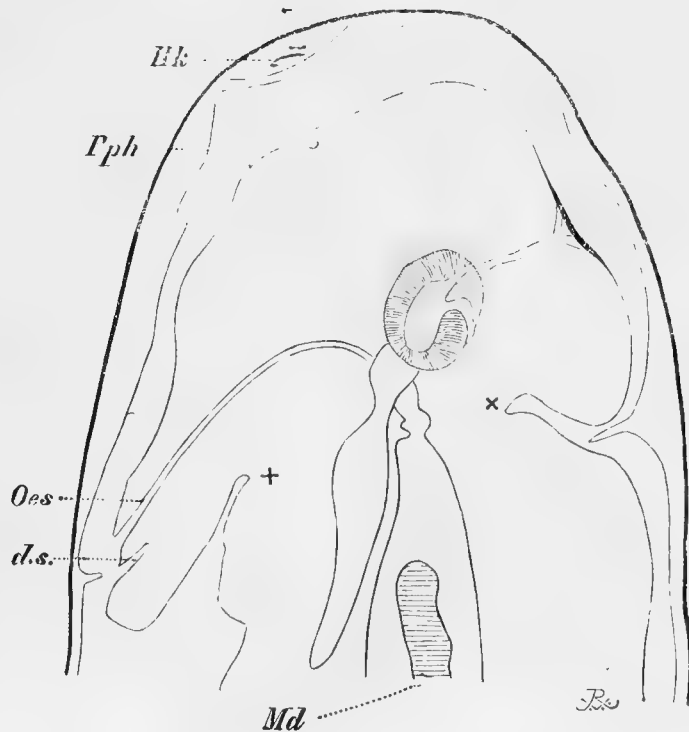


Fig. VIII.

**Fig. VIII.** Sagittaler (etwas schräger) combinirter Längsschnitt theilweise durch die Mitte einer Puppe vom Ende des 2. Tages. Kopf ausgestülpt. Eingetragen ist der Oesophagus (*Oes*) mit Ausnahme des vorderen Theiles, sowie der Chylusmagen und der Bauchstrang. Die Zeichen + und x deuten wie in Fig. VII die Grenze von Thorax und Kopf an. d. s. einer der Speichelgänge, deren Drüsen zerfallen sind. *Hk* Hakenapparat. *Pph* Pupphaut.

diese getroffen sind. Das Epithel der Wand neben diesen Anlagen ist nur von einer Reihe von Zellen gebildet, und wo es anders zu sein scheint, haben wir es gleichfalls mit einem Schnitt schräg zur Oberfläche zu thun.

Das Epithel des Schlundabschnittes zeigt ebenfalls eine Zusammensetzung aus jungen, kleinen Zellen. Bei dem Oesophagus jedoch ist dies nur stellenweise der Fall, nämlich an den beiden Seiten, also an

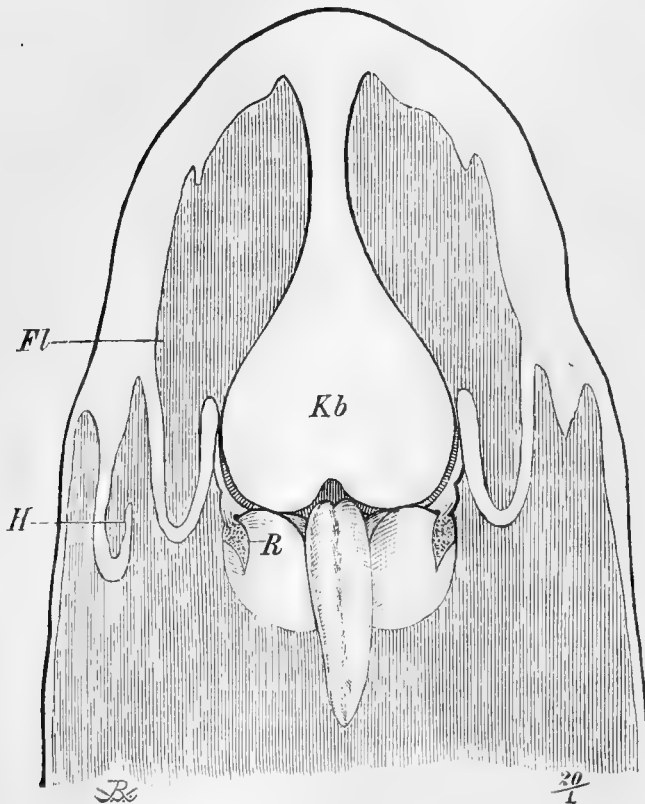


Fig. IX.

**Fig. IX.** Idealer frontaler Längsschnitt durch die rekonstruierte Puppe der Fig. III und IV. Dorsale Ansicht (Kopf noch nicht ausgestülpt). Eingetragen wurden das centrale Nervensystem und die Augenstiele. Die Kopfblase in ihrer grössten Breite wiedergegeben. *FL* Flügel, *H* Schwinger (nur links getroffen).

den Stellen, wo, wie wir oben sahen, in vorhergehenden Schnitten die Verbindung mit der kleinzelligen Schlundwand vorlag. Vorn und hinten sind die Zellen und Kerne sehr beträchtlich grösser: wir haben es dort noch mit den alten Larvenzellen zu thun; es kommen jedoch auch Uebergangsstufen zwischen den beiden vor, und obschon ich an dieser Stelle keine einzige Kerntheilungsfigur aufgefunden habe, so bin ich dennoch überzeugt, dass die grossen Zellen hier durch Theilung in die kleineren übergehen. Bei der Besprechung des Darmcanals muss ich auf diesen Punkt specieller die Aufmerksamkeit lenken.

Neben der rechten Augenanlage (*Auep*) liegt der Schrägschnitt durch einen nervösen Theil (*pNpl*), WEISMANN'S Augenstiel, die nervöse Verbindung der Augenanlage mit dem Hirn. An dieser Stelle sind die beiden nicht mit Sicherheit mit einander in Verbindung zu sehen, verfolgen wir aber die Schnittserie mehr nach hinten, so ändert sich das Bild bedeutend; die Augenanlage und mit ihr die nervöse Ausbreitung gewinnen mehr und mehr an Breite, bis

der ganze Querschnitt jeder Augenblase bis auf das kleine mittlere Stückchen, welches dem tiefsten Rückentheil des Schlundes angehört, aus lauter Augenepithel besteht, während die nervöse Ausbreitung sich von der Stelle, die sie in der Fig. 8 einnimmt, um die Seitenwand bis genau so weit erstreckt, wie das Augenepithel selbst reicht. Dabei zeigt diese Ausbreitung durchweg denselben Character wie in Fig. 8, so dass sie sich wie der Schnitt durch eine ziemlich zarte, kleine

Kerne besitzende und das imaginale Epithel von aussen vollkommen einhüllende Membran darstellt. Ich halte es für durchaus wahrscheinlich, dass VIALLANES ein solches Bild, jedoch aus einem in der Mitte beschädigten Schnitt, vor sich gehabt hat, als er seine Fig. 5, Pl. 15 zeichnete und beschrieb. Bis auf die grössere Zartheit der scheinbaren Membran und ihren directen Uebergang an den Rändern in das Augenepithel selbst, welche unschwer vorge-  
täuscht gewesen sein können, ist solch ein Bild seiner Zeichnung ausser-

ordentlich ähnlich. Auch in meiner Schnittserie sind einige Schnitte an dieser Stelle in geringem Grade zerrissen, und ich kann mir sehr gut denken, wie man, wenn man einmal an der völligen Identität der Kopfscheiben mit den Thoraxscheiben, namentlich in Bezug auf die „provisorische“ Membran, festhält, die betreffenden Bilder so auffassen kann, wie dies in VIALLANES' erwähnter Figur zur Darstellung gelangt ist. Dass seine Auffassung jedoch unrichtig ist, dies ist sofort aus VIALLANES' Schilderung und Abbildung des Mesoderms zu folgern. Denn während er dies Mesoderm, in das er den nervösen Augenstiel übergehen lässt, nach seiner Auffassung selbstverständlich von der inneren Seite der Imaginalscheibe an diese muss herantreten lassen

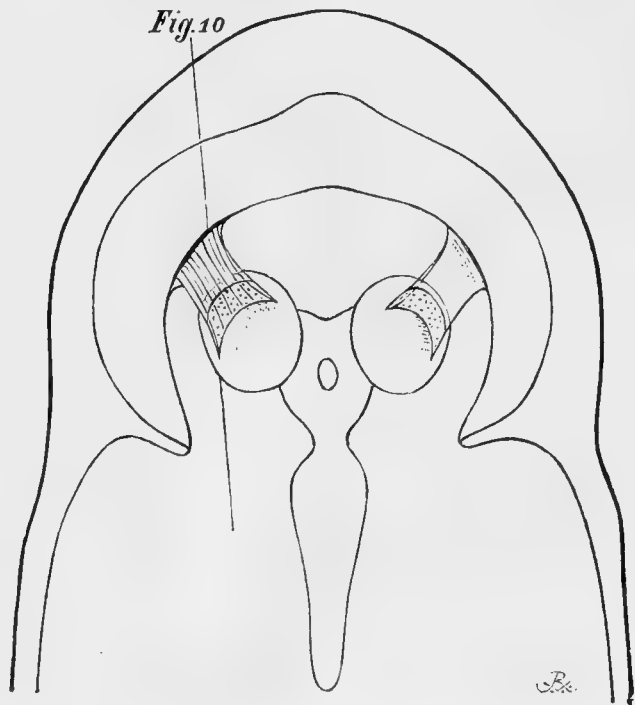


Fig. X.

Fig. X. Ideale, dorsale Ansicht des centralen Nervensystem und der Augenstiele einer Puppe vom Ende des 2. Tages. Vergl. Fig. VIII. Kopf ausgestülpt.



und es in der That auch so abbildet, breitet thatsächlich, wie wir gesehen haben, dieser nervöse Augentiel sich von aussen über das imaginale Epithel aus, während im Innern nur der seröse Inhalt der Augenblase anzutreffen ist.

Um dies überzeugend darzuthun, möchte ich die Aufmerksamkeit auf Fig. 9 lenken, in welcher ein Theil eines Schnittes aus derselben Puppe, welcher Fig. 5 bis 7 angehören, abgebildet ist, und welche ausser der einen Augenblase in ihrem hinteren, noch sackartig isolirten Abschnitt auch einen Theil des Ganglion opticum nebst der Verbindung beider durch den schon erwähnten Augentiel darstellt. Zur Orientirung an dem Bilde diene Folgendes. Ausser durch die schon genannten Organe sieht man den Schnitt durch das obere und das untere Schlundganglion geführt (*gso* und *gio*), ersteres mit schönen grossen Ganglienzellen; daneben liegt der Oesophagus, durch zerfallende Muskelmassen vom Herzen getrennt, welches letztere gerade auf der Höhe einer Klappe getroffen ist. Oben und rechts befinden sich einige Fettzellen, während zwischen und neben diesen sich die Querschnitte durch zwei Imaginalscheiben befinden: oben durch die Scheibe des Flügels, dessen äusserste Spitze gerade getroffen wurde, mitten in dem peripodalen Raum gelegen, dessen Membran sich innig an die umgebenden Theile anschmiegt, ohne indessen ihre Selbständigkeit zu verlieren; unten durch die Scheibe des dritten Beines, und zwar gleichfalls einer von dessen letzten Querschnitten. (Daneben liegt im Präparat noch der, der Raumersparniss wegen nicht mitgezeichnete Längsschnitt durch den Schwinger.) Endlich sieht man unten zwischen Bein und unterem Schlundganglion noch ein Stück von einer der Speichelröhren.

In dieser Figur sehen wir nun die oben besprochene nervöse Ausbreitung in grosser Ausdehnung sich an dem Augenepithel entlang erstrecken. Obschon nur in geringem Maasse und in der Zeichnung auch kaum angedeutet, sieht man doch an mehreren Stellen feinste Fäserchen von der Ausbreitung auf das Epithel herübergehen, so dass ich nach einigem Schwanken jetzt überzeugt bin, dass Nerv und Epithel hier in der ganzen Länge mit einander in Verbindung stehen. Da dasselbe Bild sich auf einer grossen Anzahl von Schnitten mit geringen Abänderungen wiederholt, erkennt man, dass die nervöse Bildung eine in einer krummen Fläche ausgebreitete Membran darstellt, welche centralwärts mittels eines breiten nervösen Bandes dem Ganglion opticum entspringt. In beiden Theilen der nervösen Bildung erkennt man leicht die feine Streifung und die kleinen Kerne, spärlich von grösseren begleitet, wie man dies an dem peripheren Nervensystem

gewohnt ist. Ich möchte weiterhin die alte Bezeichnung Augenstiel nur für den bandartigen Theil, für den mit dem Epithel in directer Verbindung stehenden dagegen den Namen „peripherer Nervenplexus“ gebrauchen.

Auch über das Epithel der Augenblase selbst werden wir in diesem Schnitt eines weiteren belehrt; es besteht in seinem ganzen Umfang bis auf den linken Theil aus Augenepithel. Man erkennt hier un schwer, dass diejenigen Theile dieses Epithels, welche sich zu den specifischen empfindenden Elementen, den Ommatidia, entwickeln werden, wie man nach der Lage des Nervenplexus jetzt auch erwarten sollte, nach innen liegen; man sieht da nämlich grössere Kerne, und zwar regelmässiger in Reihe und Glied geordnet, als nach aussen. Das, was in der Zeichnung als grössere Kerne wiedergegeben ist, entspricht bei stärkerer Vergrösserung zwei hart an einander gelagerten, länglichen Kernen, welche sich bei der für die Zeichnung benutzten schwächeren Vergrösserung nicht auflösen. In einigen dafür günstigeren dem jetzt besprochenen Bilde entsprechenden Schnitten der älteren Puppe, welcher die Fig. 8 angehört, lässt sich schon eine noch grössere Zahl der je zu einer bestimmten Einheit gehörenden Kerne erkennen, welche sich indessen bei schwacher Vergrösserung und nicht vollkommen gelungener Differenzirung als ein grösseres Element darstellen, als welches VIALLANES sie auch beschrieben und abgebildet hat<sup>1)</sup>. Diese Zusammensetzung ist übrigens schon von WEISMANN beschrieben worden.

Hat man nun bis so weit die Entwicklung der Augenblasen verfolgt, d. h. bis zur Ausbildung der einheitlichen, noch im Innern des Körpers gelegenen Kopfblase, so findet man im nächsten Stadium plötzlich den Kopf vollständig fertig vor dem Thorax, der zuvor die Puppe nach vorn abgeschlossen hatte, und von diesem sogleich durch einen ringförmigen Einschnitt scharf getrennt, während vom Schlund sowie dessen Nachbartheilen im Körper keine Spur mehr vorhanden ist und der Oesophagus mit starker Biegung in dem proximalen Abschnitt nach hinten und unten zurückgebogen ist. Es hat sich also, wie schon oben gesagt, die ganze Kopfblase als solche einfach nach aussen umgestülpt und sich dabei vor den Thorax gelegt, während die frühere Ausmündung des Schlundes zum Hals geworden ist, durch welchen Kopf und Thorax verbunden sind; oder vielmehr dies Alles ist durch Druck von innen zu Stande gekommen. Es kann über diesen Vorgang nach der obigen Schilderung wohl kein Zweifel mehr

1) l. c. Pl. 15, Fig. 4 und 9.

aufkommen, um so weniger, als schon WEISMANN einmal eine Puppe bei der Ausstülpung des Kopfes so zu sagen ertappt hat. Ich gebe der Wichtigkeit halber eine kurze Schilderung seiner Beobachtung. Die ausgeschälte kopflose Puppe war während einer halben Stunde dem geringen Druck des Deckglases ausgesetzt gewesen, als WEISMANN den Kopf an dem inzwischen abgestorbenen Thiere zur Hälfte hervorgetreten sah, und es glückte ihm, zwar nicht ohne Zerrei-  
 Zerreissung der

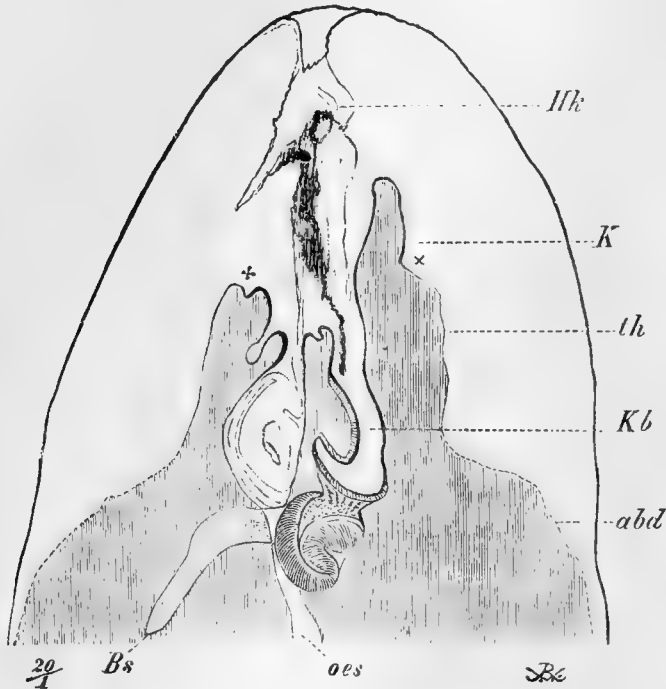


Fig. XI.

**Fig. XI.** Sagittaler Längsschnitt durch die Mitte einer Puppe von der Mitte des 2. Tages. Kopf noch nicht ausgestülpt. Von der Augenblase, sowie vom Gangl. opticum ist einer der lateralen Schnitte in die Figur eingetragen, um den Augenstiel einzeichnen zu können. Abdomen durch eine Punktlinie, Thorax durch eine feinere, Kopfepithel durch eine gröbere Linie angedeutet.

des hinteren Körperabschnittes verringert, den zum grössten Theil verflüssigten Inhalt der Leibeshöhle vorwärtstreibt und dadurch aller Wahrscheinlichkeit nach auch den Kopf aus dem Innern des Thorax hinausdrängt.“ Ich brauche dieser Darstellung nichts hinzuzufügen, nur will ich betonen, dass aus diesem Citat zur Genüge erhellt, dass WEISMANN, obschon er mit seinen einfachen Methoden über das Wesentliche bei der Bildung der Kopfblase nicht ins Klare kommen

Gewebe, durch weiteren Druck den Kopf ganz herauszupressen. „Ich glaube“, sagt WEISMANN, „dass sich die Natur desselben Mittels bedient, welches hier im Experiment angewandt wurde: des Druckes, und zwar scheinen es mir die Muskeln des Hinterleibs zu sein, welche diesen Druck hervorbringen.“ WEISMANN fand nämlich das Abdomen vor der Kopfbildung bedeutend länger als hernach, während durch dessen Verkürzung und entsprechendes Zurückweichen des Thorax der Raum frei wird, der für das Hervortreten des Kopfes nöthig ist. „Es ist also die Zusammenziehung der Bauchmuskeln, welche das Volumen

konnte, doch die Mechanik der Ausstülpung vollkommen richtig erkannt hat.

Um nun diesen wichtigen Act noch etwas näher kennen zu lernen, habe ich in Fig. 10 den Theil eines Schnittes durch den fertigen Kopf abgebildet, den ich so gewählt habe, dass wir so viel wie möglich die entsprechenden Theile wieder finden, die wir in Fig. 8 getroffen haben. Es war dies dadurch zu erreichen, dass die jetzt zu besprechende Figur

nach einem Längsschnitt angefertigt wurde, in welchem, wie im vorigen Stadium im Querschnitt, Augenepithel und Ganglion opticum in derselben Fläche anzutreffen waren. Wir sehen also diese Beiden, Ersteres diesmal an der Oberfläche, Letzteres in geringer Entfernung davon, also bedeutend durch den Act nach vorne gezogen; Beide verbindend zieht sich

der Augenstiel schräg durch die Figur; nach aussen geht derselbe in den peripheren Plexus über, der sich hier

deutlicher als im vorigen Stadium mittels feiner Fäserchen mit dem Epithel in Verbindung setzt. Zwischen diesen Fasern sieht man sowohl einzelne freie Leucocyten als auch in verschiedenem Grade mit Fremdkörpern angefüllte Körnchenkugeln liegen; dass sie hier dazu dienen, durch Abgabe ihrer Verdauungsproducte oder gar durch ihren Zerfall zur raschen Ernährung des nun bald kräftig sich vergrößernden

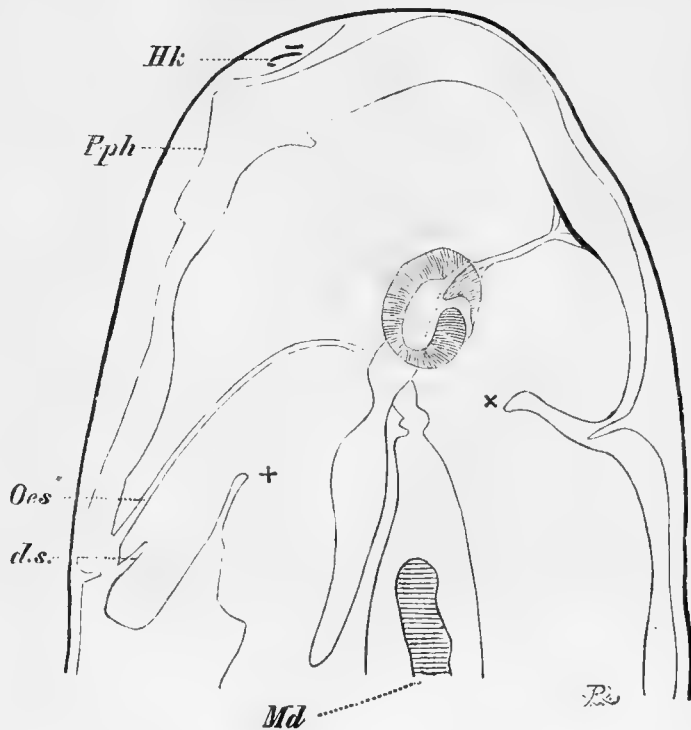


Fig. XII.

**Fig. XII.** Sagittaler (etwas schräger) combinirter Längsschnitt theilweise durch die Mitte einer Puppe vom Ende des 2. Tages. Kopf ausgestülpt. Eingezeichnet ist der Oesophagus (*Oes*) mit Ausnahme des vorderen Theiles, sowie der Chylusmagen und der Bauchstrang. Die Zeichen + und × deuten wie in Fig. XI die Grenze von Thorax und Kopf an. *d.s.* einer der Speichelgänge, deren Drüsen zerfallen sind. *Hk* Hakenapparat. *Pph* Puppenhaut. *Md* Mitteldarm = Chylusmagen.

Augenepithels mitzuwirken, unterliegt keinem Zweifel; wir werden dieser Erscheinung weiterhin öfters begegnen.

Man sieht ferner an der Figur, dass der Kopf in Ermangelung anderer Organe prall angefüllt ist mit Fettzellen und Körnchenkugeln. Es zeigt sich also durch die Schnittmethode, dass die Fettzellen nicht so rasch zu Grunde gehen, als man früher glaubte, und dass eine grössere Zahl, als man meinte, ihre Selbständigkeit noch lange erhält,

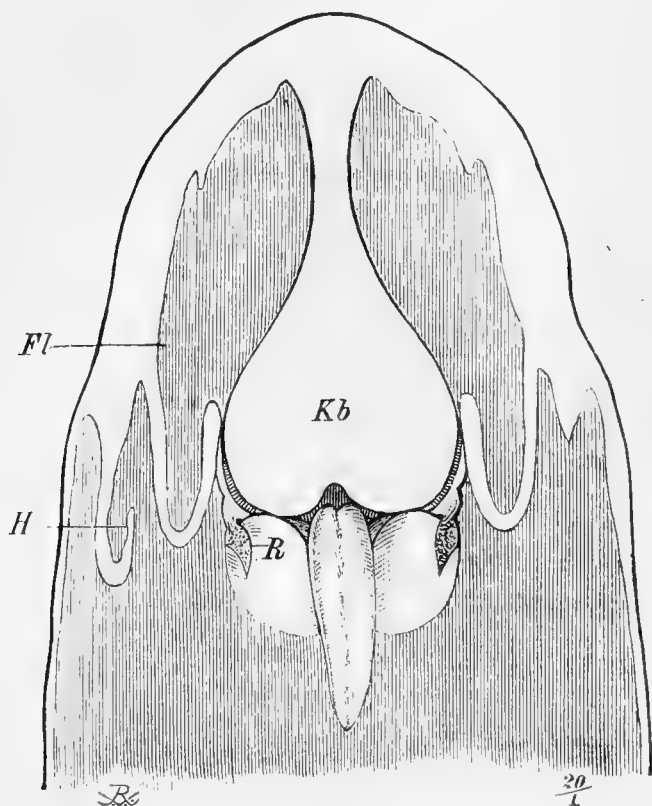


Fig. XIII.

**Fig. XIII.** Idealer frontaler Langsschnitt durch die reconstruirte Puppe der Fig. III und IV. Ventrale Ansicht (Kopf noch nicht ausgestülpt). Eingezeichnet wurden das centrale Nervensystem und die Augenstiele. Die Kopfblase in ihrer grössten Breite wiedergegeben. *Fl* Flügel, *H* Schwinger (nur links getroffen).

wenn sie auch bei der Präparation des lebenden Gewebes leicht in Fettkügelchen auseinanderfallen mögen, wie WEISMANN dies immer beobachtete. Die Figur giebt von der scheinbaren Ordnungslosigkeit dieser Gebilde, sowie von ihrer mannigfaltigen Beschaffenheit ein getreues Abbild. Schliesslich sieht man in ihr deutlicher als in Fig. 9 den Ursprung des Augenstieles aus dem Ganglion opticum; man kann Ersteren als eine anfänglich breiter werdende Fibrillenmasse verfolgen, die alsbald in einen kernreichen Abschnitt übergeht, welcher seiner-

seits unter der epithelartigen Rinne des Ganglion opticum verschwindet. Auf diese Verhält-

nisse werde ich in dem Kapitel über das Nervensystem ausführlicher zurückkommen.

Es bleibt jetzt noch kurz das Augenepithel zu erwähnen; wir sehen dessen Grenzen nach oben und unten scharf gezogen, nicht nur an der Verschiedenheit seiner Mächtigkeit, sondern auch an derjenigen des Baues selbst. Die je zusammen ein Ommatidium bildenden



Zellen sind jetzt noch inniger mit einander verbunden und von der Umgebung abgehoben, doch erkennt man mit starken Linsen, wenn auch schwierig, ihre Zusammensetzung aus mehreren Elementen; ich habe ihnen den Ton gegeben, welchen sie in dem tingirten Präparate mit den mittleren Vergrößerungen zeigen, und nur an einer einzigen die kleinen Kerne, welche sie aufweisen, hineingezeichnet. Die Kerne der tieferen Schicht, welche zu dem umhüllenden Elemente der Ommatidien werden, sind deutlicher von einander zu unterscheiden.

Um die genaue Lage des Augenepithels in diesem Schnitt der übrigen Kopfwand gegenüber sowie diejenige des Ganglion opticum zu verdeutlichen, habe ich in der Fig. 11 bei geringerer Vergrößerung den ganzen vorderen Theil dieses Schnittes skizzirt, wodurch zu gleicher Zeit das Verhältniss von Kopf und Thorax zu einander wiedergegeben wird. Weil der Schnitt neben der Medianebene verläuft, sind ferner eine der beiden Antennen, sowie auch von den Beinen die Anfangsstücke zu erkennen. (Vergl. ferner Holzschnitt Fig. XII).

Vergleichen wir jetzt noch einmal Fig. 9 und 10 mit einander, so sehen wir, wie während der Umstülpung des Kopfes der Augenzestiel sich von dem Ganglion opticum wie abgewunden hat<sup>1)</sup>, was schon WEISMANN bekannt war. Es geht dies jedoch ohne Zerreißen dieser Theile vor sich; dass auch die anderen peripheren Nerven,

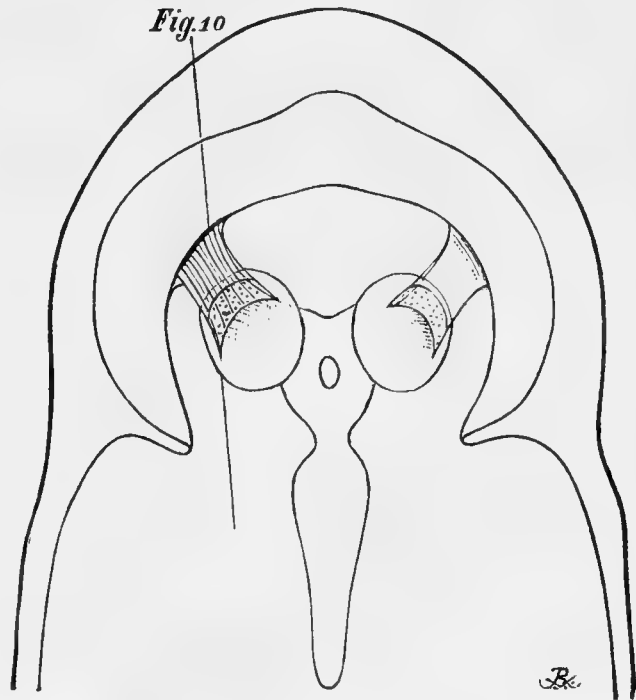


Fig. XIV.

Fig. XIV. Ideale, dorsale Ansicht des centralen Nervensystems und der Augenzestiele einer Puppe vom Ende des 2. Tages. Vergl. Fig. VIII. Kopf ausgestülpt.

1) In der holländischen Mittheilung vom Jahre 1885 ist durch ein Versehen anstatt „von dem Gangl. opticum“ „von der Augenblase“ gedruckt worden. Uebrigens ist die ganze Schilderung dort ähnlich wie hier, wenn auch viel kürzer.

wenigstens zum grössten Theil, dabei unverletzt bleiben, werden wir später sehen; nur will ich hier noch bemerken, dass ein Organ bei der Kopfbildung vollständig zerrissen wird, nämlich die Speicheldrüsen. Die Schilderung hiervon, sowie die der verschiedenen Vorgänge, welche die Ausbildung der Schlundwand zur Kopfhaut begleiten, werden wir in einem der späteren Capitel finden.

Es sei mir gestattet, am Ende dieses Capitel's noch die Bedeutung kurz zu besprechen, welche die mitgetheilten Resultate der Untersuchung für die Frage nach dem Ursprung der Kopfscheiben besitzen.

Nun wir gesehen haben, dass während der ersten Tage der Puppenentwicklung Schlund und Augenblasen, welche bis dahin nur mit einander in directer Verbindung waren, nunmehr in die innigsten Beziehungen zu einander treten, welche sich namentlich in der stets wachsenden Communication ihrer beiden Höhlungen äussern und welche zu der gemeinsamen Bildung des Kopfes führen, kann der Gedanke nicht fern bleiben, dass die Augenblasen überhaupt zum Schlunde in genetischer Beziehung gestanden haben, ja dass sie aus demselben hervorgegangen sind. Es findet dies eine bedeutende Stütze in einer Beobachtung, welche WEISMANN bei seiner Untersuchung über die embryonale Entwicklung der Fliege gemacht hat. Er fand nämlich, dass zwei Körpersegmente, welche noch vor dem Kopfsegment selbst gelegen sind, und die er Vorderkopf und Mandibularsegment genannt hat, sich später einstülpen, um sodann sich zum Schlundkopf weiter umzugestalten<sup>1)</sup>. Es kommt mir danach nun sehr wahrscheinlich vor, dass die Anlagen der Augenblasen aus einer Umwandlung dieses am tiefsten in den Körper versenkten Vorderkopfes entstanden sind. Jedenfalls aber stammen sie von Theilen ab, die früher zur Hypodermis gehörten, und somit kann die Bildung des Kopfes der Imago durch Ausstülpung der inzwischen ausgebildeten Theile nichts überraschendes haben.

### C. Bildung des Abdomens und Zerfall der larvalen Hypodermis.

Wenn bald nach einander Thorax und Kopf der Puppe vollständig zur Entfaltung gelangt sind und sich bereits auf dem Wege befinden, theils durch Verdrängung der in der Thoraxwand noch zurückgebliebenen Larventheile, theils durch Vergrösserung und Vermehrung der Elemente

2) l. c. p. 67.

sowie durch Auswachsen der gesammten Theile sich zu Thorax und Kopf der Imago umzugestalten, so haben sich in der Wand des Abdomens noch keine bedeutenden Processe kundgethan, und seine Hypodermis zeigt, abgesehen von einigen sehr geringen bald zu besprechenden Aenderungen, vollkommen denselben Character wie diejenige der reifen Larve. Es besteht also die Puppe in diesem Zeitpunkt äusserlich in ihren drei Hauptabschnitten aus sehr ungleich weit vorgerückten Theilen, indem der Thorax und bald auch der Kopf nur imaginales, kleinzelliges Epithel aufweist, das Abdomen dagegen noch vollständig die larvale Zusammensetzung behalten hat. Damit soll indessen nicht gesagt sein, dass die abdominale Hypodermis zu dieser Periode gar keine Spuren imaginalen Gewebes enthält, denn in der That sind solche da, wie dies zuerst von GANIN <sup>1)</sup> beschrieben wurde; sie stellten nach ihm für jedes der acht Segmente je vier kleinzellige Inselchen dar, welche als die Ausgangspunkte der Hypodermis-Umwandlung am Ende des zweiten Tages seitlich in der Puppe angetroffen wurden, und zwar je zwei in jeder Segmenthälfte. Für das letzte Segment muss jedoch von dieser Regel nach KÜNCKEL D'HERCULAIS' <sup>2)</sup> Entdeckung der zwei Paar imaginalen Genitalanlagen, welche eine eigene Lage haben, eine Ausnahme gemacht werden. Auch von VIALLANES <sup>3)</sup> sind sie beobachtet und als embryonale Verdickungen des Epithels beschrieben worden; sie wurden von ihm als Imaginalscheiben des Abdomens bezeichnet. Dass man sie schon bei der reifen Larve vorfindet, hat auch dieser Forscher nicht erwähnt; ich sah sie dort indessen sehr deutlich ausgeprägt als gewölbt hervorragende, aus sehr vielen winzigen Epithelzellen aufgebaute Gebilde, welche manchmal die grossen Hypodermiszellen der Umgebung kaum an Länge übertrafen. Meist waren ein oder mehrere nicht ganz so grosse Hypodermiszellen seitlich an die Inseln angelagert, doch immer an der Innenseite, nie zwischen den Inseln und dem Chitin; ein allmählicher Uebergang zwischen beiden Zellarten, wie VIALLANES diesen beschreibt <sup>4)</sup>, wobei die äussersten Zellen der Inseln weiter auseinander und in dem Protoplasma der Nachbarzellen eingebettet sein sollten, habe ich nie beobachten können; im Gegentheil sah ich stets eine vollkommen scharfe Grenze zwischen den beiden Epithelarten. Ausser den vier schon beschriebenen ima-

1) l. c., p. 32.

2) Siehe VIALLANES, l. c., p. 201.

3) l. c., p. 217.

4) l. c., p. 219.

ginalen Inseln habe ich übrigens noch zwei andere in jedem Segment angetroffen, welche jedoch bedeutend kleiner sind; sie gehören, wie zwei der grösseren Inseln, der Rückenwand an und liegen hart hinter jenen, durch wenige grössere Hypodermiszellen von ihnen getrennt. Die genaue Lage der vier grossen Inseln ist medianwärts von den Stellen, wo der vorderste und längste der seitlich gelegenen dorsoventralen Muskeln sich an das Integument inserirt; die kleineren liegen unmittelbar hinter dieser Insertion auf dem Rücken, vom mittleren dorsoventralen Seitenmuskel (welcher auf halber Länge auch an der Haut befestigt ist) überdeckt. Ob hinsichtlich dieser zwei noch nicht beobachteten Inselchen individuelle Unterschiede vorliegen, kann ich nicht entscheiden, doch habe ich sie im Anfang der Verpuppung stets angetroffen. Später schienen sie sich bei der Verflachung und Ausbreitung der Inseln mit den davor gelegenen vereinigt zu haben, doch habe ich dies nicht bestimmt feststellen können.

Wie nun die imaginale Hypodermis der thoracalen Imaginalscheiben bei der Bildung des Thorax die Rolle der Larvenhypodermis übernimmt, indem sie sich rasch entwickelt und sich dabei über die ganze Oberfläche des Körpers ausdehnt, so stellen auch die abdominalen Epithelkeime die Anlagen zur Neubildung der ganzen Hypodermis des Abdomens dar, und mit vollem Recht kann man mit VIALLANES die 4 (resp. 6) Inseln jedes abdominalen Segmentes als die Analoga der 4 Imaginalscheiben der Thoraxsegmente betrachten, von denen sie sich wesentlich nur durch den Mangel der Extremitäten und den dadurch bedingten Bau unterscheiden.

Es zeigt sich diese Analogie noch besonders deutlich in der Art und Weise, wie aus den imaginalen Anlagen die neue Hypodermis zu Stande kommt, und welche für das Abdomen im Wesen genau dieselbe ist wie für den Thorax, wie ich dies jetzt mit Bestimmtheit zu behaupten wage. Bis jetzt liefen darüber die Meinungen nicht weniger auseinander als über so manchen andern Punkt. Während WEISMANN bloss von einer Umgestaltung der Hypodermis spricht, ohne sich über die histologischen Details weiter auszusprechen, meint GANIN in seinen Imaginalinseln die Stellen entdeckt zu haben, in welchen vor allen anderen eine Umbildung der larvalen Hypodermis in die imaginale vermittels Zelltheilung stattfindet, welcher Process alsdann von diesen vier Stellen aus sich über das ganze Segment ausbreitet; die neue Hypodermis des Abdomens sollte danach also keine Neubildung sein, wie diejenige des Thorax, sondern bloss eine Umbildung der alten. Dem ist nun VIALLANES mit der Behauptung entgegengetreten, dass

die neue Hypodermis bloss durch Wucherung der vier segmentalen Inseln zu Stande komme, während die grossen Hypodermiszellen des Abdomens sich nicht weiter theilen, sondern sämmtlich zu Grunde gehen. Er schildert diesen Process ausführlich, geht aber seinerseits zu weit, indem er den Untergang dieser Larvenhypodermis früher zu Stande kommen lässt, als es thatsächlich der Fall ist, nämlich zu einer Zeit, wo die Inseln noch nicht angefangen haben, sich zu vergrössern, so dass er gezwungen ist, den Abschluss fast der ganzen Oberfläche des Abdomens, in Ermanglung der durch „Abschuppung“ verloren gegangenen Hypodermiszellen, durch die kurz vorher von ihnen abgeschiedene zarte Cuticula zu Stande kommen zu lassen. Es beruht dies auf einem Irrthum, den ich mir als durch Bilder von ungenügend erhärteten Puppen entstanden sehr gut vorstellen kann. Es ist nämlich auch in meinen Präparaten die abdominale Hypodermis in diesem Stadium äusserst brüchig, namentlich zeigen sich die einzelnen Zellen sowohl auf Flächenansichten als ganz besonders im Längs- oder Querschnitt scharf von einander abgegrenzt, oft ziemlich weit von einander entfernt, was natürlich grösstentheils auf Rechnung der Härtungsmittel etc. zu setzen ist. Es mag dabei immerhin darauf hindeuten, dass die Zellen nicht mehr normal sind und die bald sich unzweideutig offenbarende Degeneration bereits angefangen hat. Wo nun die Schnitte nicht ganz tadellos gelungen sind, ereignet es sich mitunter, dass einige dieser nur locker mit den Nachbartheilen verbundenen Zellen einzeln oder zu mehreren fehlen, indem sie von dem Messer mitgenommen worden oder sonst wo im Schnitt verloren gegangen sind; dabei kann die festere Cuticula sehr wohl vollkommen intact an ihrer Stelle geblieben sein. Auf solche Bilder glaube ich VIALLANES' Auffassung zurückführen zu müssen. Das thatsächliche Verschwinden der alten Hypodermiszellen findet nämlich in einer ganz anderen Weise statt, und diesen interessanten Process, welcher, wie bemerkt, für Thorax und Abdomen identisch ist, wollen wir nun etwas näher ins Auge fassen.

Von vornherein muss ich da als Resultat meiner Untersuchung den Satz aufstellen, dass zu keinem Zeitpunkt der Entwicklung zwischen alter und neuer Hypodermis eine Lücke oder ein Defect zu bemerken ist, dass also der Körper stets von einer vollkommen geschlossenen Hypodermis bekleidet ist, indem der Zerfall der larvalen Theile derselben nicht rascher fortschreitet als das Wachsthum der imaginalen, sondern beide durchaus Hand in Hand gehen. Zweitens ist die Thatsache hervorzuheben, dass an der Grenze der beiden Hypodermis-

Arten diese einigermaassen über einander greifen, — wie dies an den meisten Stellen in geringem Grade und an einigen wenigen besonders deutlich zu beobachten ist — die imaginale Hypodermis immer ausserhalb, die larvale nach innen gelegen ist, was in öconomischer Hinsicht von Wichtigkeit ist. Es hält also die absterbende und bereits zum Zerfall hinneigende alte Hypodermis sich noch aufrecht, bis sie von der wachsenden und in kräftiger Lebensenergie stehenden neuen Hypodermis überwuchert ist und diese ihre schützende Rolle vollständig übernommen hat, um dann sofort oder doch sehr bald die deutlichsten Zeichen der Degeneration aufzuweisen und als zusammenhängende Schicht zu verschwinden.

Da ich in dem Capitel über die Bildung des Thorax die Schilderung in dem Moment abgebrochen habe, wo wir durch das Hervortreten der Gliedmaassen den Puppenthorax gebildet sahen, ohne mich weiter über das Verhalten der zweierlei Epithelarten auszusprechen, weil dies wohl zur weiteren Entwicklungsgeschichte des Thorax, nicht aber zu dessen Bildungsgeschichte gehörte, so möge jetzt bei der Besprechung der Degeneration der Hypodermis zuerst des Thorax gedacht werden.

So rasch die Entwicklung des imaginalen Epithels auch vor sich gehen mag, so habe ich es doch bei zwei Puppen in verschiedenen Stadien fixirt gefunden. Die erste ist eben die Puppe der Figuren 5—7, bei welcher der Antheil der Imaginalanlagen an der Hypodermis noch nicht besonders gross ist. Dem in Fig. 5 wiedergegebenen Schnitt sind die beiden Figuren 12 und 16 entnommen <sup>1)</sup>, welche das Verhältniss der beiden Epithelarten zu illustriren geeignet sein dürften. In Fig. 12 ist ein Theil der Rückenhypodermis zu sehen, aus den beiden Zellarten aufgebaut. Das imaginale Epithel stammt von der verdickten Hypodermis der Flügelbasis, welche zum Theil mit abgebildet ist. Es erstreckt sich von dort gegen die Mitte des Rückens, ohne diese schon erreicht zu haben; wo es aufhört, findet sich die larvale Hypodermis als Fortsetzung. Die Stelle, wo beide zusammenstossen, ist durch eine Verdickung angedeutet, welche dadurch entsteht, dass das junge Epithel das alte überwuchert hat. Hier finden sich die beiden oben ausgesprochenen Sätze verwirklicht, indem sich nicht nur zeigt, wie diese Ueberwucherung äusserlich stattfindet, sondern auch, dass als deren unmittelbare Folge, aber auch keinen Moment früher, die Degeneration der grossen Zellen eintritt, welche sich zuerst

---

1) Siehe die Tafelerklärung.



kundgiebt in einer Verkleinerung des Kernes und einer Zusammenballung der chromatischen Substanz desselben; manchmal erscheint auch die ganze Zelle bedeutend geschrumpft.

Genau so wie hier zeigt sich das Verhalten der alten Hypodermis dem überwuchernden jungen Epithel gegenüber an allen anderen betreffenden Stellen. So pünktlich zeigt sich das erste Kennzeichen der eingetretenen Entartung, dass man den Eindruck bekommen muss, als stehe die unmittelbare Nähe des kräftig wachsenden Gewebes und namentlich der Einfluss der Stoffwechselproducte desselben damit in directem Zusammenhang, indem die durch sonstige Einflüsse (Untergang der Hautnerven sowie Verzerrungen verschiedener Art) bereits abgeschwächten Zellen jenem neuen Einfluss vollends unterliegen. Auch die Fig. 16 mag als Beleg für dieses momentane Auftreten der Degeneration und zur Befestigung obiger Erklärung davon dienen. Sie giebt einen Theil der schmalen Körperzone, welche eine der Beinanlagen von der Oberfläche trennt, auf dem Querschnitt wieder (vgl. Fig. 5 bei 1*b*); *p. M.* ist die peripodale Membran dieser Beinanlage, *Hl.* und *Hi.* die larvale und imaginale Hypodermis. Die erste noch normale grosse Hypodermiszelle ist diejenige, welche erst im nächsten Augenblicke von dem nach rechts vorschreitendem jungen Epithel überdeckt werden wird; die nächste grosse Zelle links zeigt mit der Ueberwucherung auch schon die eingetretene Degeneration. Noch mehr links ist sogar der Verband der alten Larvenzellen bereits gelockert, und sie sind im Begriff, einzeln den Leucocyten anheimzufallen. Dasselbe Verhältniss zeigt auch die Fig. 12.

Dass im jungen Epithel ein kräftiger Stoffwechsel sich vollzieht, beweist, abgesehen von der rasch erfolgenden Ausdehnung über die ganze Oberfläche, auch noch das Verhalten desselben an dem vorwärtsrückenden Rand. In beiden hier gegebenen Figuren ist die Epithelverdickung an diesem Rand nicht sehr stark; auch scheint der Umstand, dass die äussersten Zellen die seitlichen an Grösse überragen, darauf hinzudeuten, dass hier mehr ein durch seitlichen Nachschub bewirktes Fortkriechen der Epithelzellen über die Larvenhypodermis stattfindet, dass wenigstens die rascheste Zellvermehrung nicht am Rande selbst zu suchen ist. An einigen anderen Stellen indessen, namentlich an einer um wenig weiter entwickelten Puppe, wo nur noch am Rücken ein kleiner Rest der alten Thoraxhypodermis zu finden ist, zeigt sich dieses Wachsthum hart am Rande und in dem Grade, dass die äussersten Zellen dafür nicht rasch genug vorwärtsrücken können, sodann die mächtig verdickte Epithelmasse medial über die

Grenze wie herüberquillt und an dieser Stelle der alte Hypodermisstreifen breiter ist als die Entfernung der von rechts und links auf einander zufließenden Epithelmassen.

Auch darin kann man ferner einen Beweis für die rasche Entwicklung des jungen Epithels erblicken, dass die den Leucocyten (wie alle anderen zerfallenden Gewebstheile) zur Beute fallenden Hypodermiszellen noch als äusserste Schicht, wenn auch mit anderen Körnchenkugeln vermischt, eine kleine Strecke weit unter der fertigen imaginalen Hypodermis aufgefunden werden, also noch keine Zeit hatten, von den Leucocyten weitergetragen zu werden. Sie sind in der Lage noch an den grossen Chromatinklumpen von den andern Körnchenkugeln zu unterscheiden, ausser von den sparsamer vertheilten, welche Muskelkerne in sich aufgenommen haben. Bald jedoch, nämlich kurz nach der vollständigen Verdrängung der Larvenhypodermis haben, die sie einschliessenden Leucocyten die allgemeine Wanderung angetreten.

Mag nun auch in Bezug auf das Abdomen das Erkennen dieser Vorgänge nicht so leicht sein — mir wenigstens hat sich dies ergeben — so kann mir jetzt doch kein Zweifel darüber aufkommen, dass sie hier nicht vollkommen identisch verlaufen. Die imaginalen Inseln haben sich am zweiten Tage bedeutend abgeplattet, wie VIALLANES dies schon erwähnt und auch in seiner Abbildung<sup>1)</sup> klar wiedergegeben hat. Der Beginn ihrer Wucherung fällt in meinen Präparaten erst nach der Bildung des Kopfes, also nachdem die abdominalen Muskeln durch ihre letzte Contraction den Umfang des Abdomens — bei gleichzeitigem Auspressen eines Theiles seines beweglichen Inhalts — bedeutend reducirt, dabei den Rest ihrer eigenen Energie eingebüsst haben und nun ihrerseits gleichfalls der Degeneration entgegengehen. Es scheint die erzielte Aenderung im Umfang des Abdomens nun auch für die Hypodermiszellen verhängnissvoll geworden zu sein. An dem Längsschnitt aus diesem Stadium sehe ich die imaginalen Inseln bereits in der Ausbreitung begriffen und dabei, getreu dem obigen Satze, ausserhalb der von ihnen um ein Weniges überragten grossen Hypodermiszellen gelegen.

Von Letzteren sieht man manchmal Theile, welche in relativ grosser Ausdehnung keinen Kern aufweisen. Hier nun könnte es leicht den Anschein haben, als wäre die alte Hypodermis schon geschwunden; noch mehr bestärkt wird man in dieser Meinung, wenn an solchen

---

1) l. c., Taf. 14, Fig. 5.

Stellen Leucocyten thatsächlich sich schon daran gemacht haben, Theile der alten Hypodermiszellen anzugreifen, bevor noch der Saum des neuen Epithels letztere umhüllt hat. Dennoch kam ich bei sorgfältiger Untersuchung solcher Stellen in meinen Präparaten stets zur Ueberzeugung, dass wenigstens ein Theil des alten Zellenleibes die Begrenzung des Körperinnern bis zu diesem Augenblick festhält. Der soeben erwähnte verfrühte Angriff seitens der Leucocyten macht jedoch einen Punkt aus, in welchem der Process am Abdomen sich von demjenigen am Thorax in den von mir beobachteten Fällen unterscheidet: denn dort trat ohne jede Ausnahme der Angriff erst nach der Umhüllung seitens der wuchernden neuen Epithelzellen auf, während am Abdomen manchmal sogar in bedeutender Entfernung vom neuen Epithel die Leucocyten sich in die zarten Larvenzellen einbetten. Ich schreibe dies dem Umstand zu, dass die Abdominalzellen bei dem hier später auftretenden Process weniger resistenzfähig geworden sind, als es am ersten Tage die Thoraxzellen noch waren.

Von nun an geht das Wachsthum der neuen Hypodermis ungemein rasch vor sich, so dass sie in kürzester Frist die Rolle der larvalen Epithelzellen vollständig übernimmt und durch Zusammentreten der Ränder aller einzelnen Bezirke zur vollständigen Umhüllung des Abdomens gelangt, die von der Oberfläche verdrängten Epithelzellen einer raschen Besiegung seitens der Leucocyten anheimgebend. Wie in der Brust, so ist auch hier die Lage der dabei gebildeten Körnchenkugeln noch eine Zeit lang sehr peripherisch, bald aber zerstreuen letztere sich so dass nichts mehr an den beendigten Kampf an der Oberfläche erinnert.

In der neugebildeten Hypodermis tritt nun alsbald eine eigenthümliche Differenzirung ein, welche wohl geeignet wäre, den Untersucher bei einer nahe liegenden Frage irrezuführen, nämlich bei der Frage, ob von den larvalen Hypodermiszellen nichts aufgespart bleibt. Kaum ist nämlich die imaginale Hypodermis zu einem vollständig geschlossenen Ganzen geworden, so erkennt man, dass sie aus Zellen von sehr verschiedener Grösse zusammengesetzt ist, und zwar mit einer grossen Regelmässigkeit, indem inmitten der schon beschriebenen kleinen Zellen in gleichmässiger Entfernung von einander eine sehr grosse Anzahl kleiner, scharf umschriebener Inseln gelagert sind, welche die in einzelner Lage ausgebreiteten kleinen Zellen stellenweise ersetzen und selbst aus nur wenigen Zellen aufgebaut erscheinen. Eine davon ist immer bedeutend grösser als die zwei oder drei anderen und kann bis 0,025 mm Durchmesser erreichen, während derjenige

des nahezu sphärischen Kernes bis 0,014 mm betragen kann. Dieser grössten Zelle liegen in abnehmendem Umfang eine zweite und eine dritte Zelle angeschmiegt, zuweilen auch noch mehr, doch steigt deren Umfang nie vollständig zu demjenigen der umgebenden Hypodermiszellen herunter; auch die kleinsten Kerne der Inselchen sind immer noch doppelt so gross wie die des gewöhnlichen Epithels. Ich bin nun durch diese Bilder in der That zuerst irreführt worden, indem ich die grosse Zelle für eine unveränderte larvale Hypodermiszelle hielt, welche bei der allgemeinen Umbildung der abdominalen Hypodermis ungetheilt geblieben war, während die nächstliegenden einige wenige Theilungen, die umgebenden aber deren viele durchgemacht hatten. Danach meinte ich in dem betreffenden besprochenen Bilde eine Stütze zu finden für die GANIN'sche Auffassung, wonach die alten Hypodermiszellen durch Theilung die neuen aus sich hervorgehen lassen; in der zweiten vorläufigen Mittheilung hatte ich auch an dieser Auffassung festgehalten. Eine genaue Untersuchung der Larvenzellen bei ihrem Verhalten den Leucocyten gegenüber hat mich jedoch bald eines Besseren belehrt.

Dass auch die grossen Zellen in der imaginalen Hypodermis nicht etwa Larvenzellen waren, welche ausnahmsweise dem Angriff der Leucocyten widerstanden hatten, davon konnte ich mich bei einer genauen Durchmusterung der ganzen Oberfläche des Abdomens der betreffenden Puppe vollständig überzeugen. Ich fand nämlich, dass die grössten der erwähnten Inselchen namentlich in der hinteren Hälfte des Abdomens vorzufinden waren, während nach dem Thorax zu ihre Grösse abnimmt, ihre Zahl und Nähe gleichzeitig bedeutend zunimmt. Die am allermeisten nach vorn gelegenen sind zwar noch deutlich von der Umgebung zu unterscheiden, dennoch ist der Unterschied in der Grösse nicht mehr bedeutend; neben einander fand ich 0,0045 mm breite kleine Epithelzellen und 0,0065 mm breite kleinste Inselzellen. Letztere liegen in dieser Gegend noch nicht an Stelle der ersteren, sondern in einer zweiten Schicht, und zwar ausserhalb des gewöhnlichen Epithels. Solche aussen gelegene Epithelzellen fanden sich bei nachträglichem Suchen schon in den flach ausgebreiteten imaginalen Inseln des vorhergehenden Stadiums. Damit war denn endgültig die Frage nach ihrer Herkunft beantwortet. Die Differenzirung dieser so besonders mächtigen Hypodermiszellen schreitet also von hinten nach vorn und war in dem vorderen Drittel des Abdomens der erwähnten Puppe noch nicht im Gang. Dass sie auch hier bald zu Stande kommen muss, dies zeigen die späteren Stadien, wo die Inselchen ziemlich gleichmässig über die ganze Oberfläche des Abdomens zerstreut erscheinen. Wir werden in einem

späteren Capitel, bei der Besprechung der weiteren Ausbildung der Hypodermis, auch die Rolle dieser Epithelinselchen als Bildungsstätten der schönen gereiften, grossen Haare des Abdomens kennen lernen. Bis hier interessirten sie uns bloss in Bezug auf die Frage nach der Bildungsweise der bleibenden Hypodermis des Abdomens.

### Bildung des Mesenchyms.

Seit GANIN's Untersuchungen wissen wir, dass für Thorax und Kopf das Mesenchym (Mesoderm) seinen Ursprung aus den Imaginalscheiben nimmt und in gleichem Sinne für das Abdomen aus den oben besprochenen imaginalen Inseln der Hypodermis, und zwar durch Abspaltung und Differenzirung der Zellen aus den innersten Schichten<sup>1)</sup>. Dieser Auffassung hat sich VIALLANES zwar nur theilweise angeschlossen, indem er die Ueberzeugung erhielt, „dass in einigen bestimmten Fällen das Mesoderm der Scheiben sich auf Kosten von im Innern des Körpers zerstreuten embryonalen Zellen (Blutkörperchen oder anderen) entwickle“<sup>2)</sup>. Letztere Ansicht erscheint mir jedoch sehr schwach begründet und ihre Richtigkeit in der von VIALLANES gewählten sehr unbestimmten Form höchst unwahrscheinlich. Auch scheint KOWALEVSKY sich ohne weiteres der älteren GANIN'schen Auffassung anzuschliessen, wenigstens acceptirt er dessen Angaben bezüglich ihrer weiteren Verwendung im Körper<sup>3)</sup>, ohne eine eigene Meinung hinsichtlich ihres Ursprungs zu äussern.

Da ich selber die Entwicklung der Larve nicht zum Gegenstand meiner Untersuchung gemacht habe, und in der einen Schnittserie durch eine halbwüchsige Larve noch keine Spur von Trennung der Imaginalanlagen in Epithel und Mesenchym zu beobachten ist, in der vollwüchsigen Larve dagegen diese Trennung im Thorax schon vollständig zu Ende geführt zu sein scheint, so bin ich nicht im Stande, nach eigenen Erfahrungen darüber zu urtheilen, wie das Mesenchym zu allererst auftritt. Nur über die Frage, ob es sich in der jungen Puppe im Thorax noch nachträglich aus anderen Elementen bildet, kann ich mich aussprechen, und da kann ich VIALLANES unmöglich beipflichten.

1) GANIN, l. c., p. 32 fig.

2) VIALLANES, l. c., p. 214, Concl. 2. Im vorhergehenden Text ist für diese Rolle besonders die Rede von sich zerstreuenden trachealen Epithelzellen (p. 209 fig.).

3) KOWALEVSKY, l. c. p. 99.

Im Gegentheil, bei einer genauen Durchmusterung der mesenchymartigen Anhäufungen der Imaginalscheiben bin ich nie auf andere als in ihrem Character vollkommen erkennbare Elemente gestossen, und zwar einerseits auf die sehr verschieden gestalteten, mehr oder weniger abgerundeten, spindelförmigen Elemente des Mesenchyms selbst oder auf zwischen diesen eingelagerte vollständig scharf erkennbare Leucocyten oder gar Körnchenkugeln. Ich erhielt also die Ueberzeugung, dass, falls in der That Leucocyten sich an diesen Stellen in die Elemente des Mesenchymkeimes umwandeln sollten, dieser Process von unsern jetzigen Hilfsmitteln noch nicht erkannt werden kann.

Andrerseits bin ich ebensowenig auf unverkennbare Theilungsstadien von Mesenchymzellen gestossen, doch kann diese Thatsache nicht als Beweis gegen die Vermehrung dieser Elemente durch Theilung verwandt werden, da ja an vielen anderen Stellen des Körpers, wo eine recht bedeutende Zelltheilung wohl von Niemand in Abrede gestellt wird — wie am (imaginalen) Epithel der Thoraxscheiben und der sich entwickelnden Thoraxwand — ebensowenig Bilder von directer oder indirecter Zelltheilung weder von Andern noch von mir selbst beobachtet worden sind.

Wie die Sache jetzt steht, muss ich mich für die GANIN'sche Auffassung einer Entstehung des besprochenen Gewebes durch Abspaltung von den Zellen des Epithels der Imaginalanlagen erklären. Darin liegt auch der Grund, weshalb ich für dieses Gewebe den Namen „Mesenchym“ der älteren Bezeichnung „Mesoderm“ vorziehe, welche letztere nicht nur unbestimmter, sondern, seitdem die in der HERTWIG'schen Cölomtheorie niedergelegten Auffassungen allgemeiner Eingang gefunden haben, direct unrichtig genannt werden muss; dies hier genauer auszuführen, halte ich Jedem gegenüber, der diese Theorie kennen gelernt hat, für vollkommen überflüssig.

In dem Abdomen wird das Mesenchym bekanntlich viel später, nämlich erst am 2. (?) oder 3. Tage der Puppenentwicklung angelegt. Hier lag also das Verfolgen dieses Processes innerhalb meines Untersuchungsgebietes, und ich glaube in der That auch eine interessante Entwicklungsstufe in einer der Schnittserien fixirt zu haben. Es betrifft dies die Puppe vom 3. Tage, bei welcher das imaginale Epithel sich schon über die ganze Oberfläche des Abdomens ausgedehnt hat und die oben (p. 61) erwähnte Differenzirung der Epithelzellen eingetreten ist. Die Puppe stellt das jüngste Stadium dar, in welchem ich das Mesenchym des Abdomens beobachtet habe. Es beschränkt sich hier noch hauptsächlich auf die Stellen, wo in einem früheren



Stadium die imaginalen Inseln gelegen waren, und hat sich also zuerst — wenn nicht ausschliesslich — aus diesen Inseln selbst oder doch aus den centralen Theilen der aus den Inseln hervortretenden Bezirke, also aus den ältesten Zellen der imaginalen Hypodermis entwickelt. Die Mesenchymzellen liegen an den genannten Stellen — wie namentlich deutlich am Rücken zu beobachten ist — in nur wenigen Schichten unmittelbar der Membrana propria der Hypodermis an, nach vorn und hinten (auf dem Längsschnitt) wird die lockere Masse bald sehr spärlich und nur einschichtig, um dann rasch ganz aufzuhören, während man bei weiterem Verfolgen der Membrana propria nun bald auf den äussersten Bezirk der nächsten Mesenchymanhäufung gelangt. Im Centrum ist die Membrana propria in geringem Grade von dem Epithel abgehoben und letzteres selbst merkbar verdickt. Letzterer Umstand rührt nicht nur von der etwas grösseren Länge der einzelnen Epithelzellen her, sondern auch daher, dass diese hier in doppelter bis dreifacher Schicht anwesend sind; in diesem Punkte bin ich vollkommen sicher, nicht etwa durch Schrägschnittsbilder durch einschichtiges Epithel getäuscht zu sein; dafür ist die Höhe des Epithels zu unbedeutend, die Zellen sind nahezu cubisch.

Nun zeigt die äusserste Schicht des Epithels an diesen Stellen nur geringe Abweichungen von demjenigen, welches zwischen den Inselcentren gelegen ist; dagegen ist die innere Lage insofern abweichend, als ihre Zellen viel weniger regelmässig geschichtet sind; in Uebereinstimmung damit zeigen sie auch sehr verschiedene Formen, theils mehr abgerundet, theils ins Spindelförmige übergehend. In dem schmalen Raum, welcher sich zwischen abgehobener Membrana propria und dem Epithel gebildet hat, liegen sogar vielfach einige zerstreute Zellen der Membran unmittelbar angeschmiegt, und andererseits sieht man jenseits dieser Membran unter den zu äusserst gelegenen Mesenchymzellen ebenfalls kurze Spindeln, welche die grösste Uebereinstimmung mit den letztgenannten Elementen zeigen. Das ganze Bild macht kurz den Eindruck, als ob man die Mesenchymzellen hier bei ihrer allmählichen Abspaltung vom Epithel ertappt hat. Durch Theilung aus den einschichtig gelagerten Epithelzellen entstanden, scheinen sie alsdann die Membrana propria zu durchbohren und sich an deren inneren Fläche entlang auszubreiten. Ist diese Deutung des beschriebenen Bildes richtig, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass man hier mit einem echten Mesenchym zu thun hat. — Das Mesenchym der Bauchseite ist in dieser Puppe bereits etwas weiter ausgebildet.

Die Besprechung der weiteren Entwicklung dieser und der übrigen

in Thorax und Kopf gelegenen Mesenchymanlagen gehört einem Capitel des zweiten Theiles dieser Arbeit an.

### Verhalten des Darmcanals.

Die complicirten und vielgestaltigen Processe, welche sich zur Um- und Neubildung des Darmtractus im Innern der Puppe und zwar so gut wie ganz unabhängig von den äusseren wie inneren Veränderungen der Puppe abspielen und welche in den mehrfach erwähnten „Beiträgen“ von KOWALEVSKY ausführlich besprochen sind, brauchen in vorliegender Schrift nicht mit der Ausführlichkeit der vorhergehenden Capitel behandelt zu werden, weil es hier nur darauf ankommen kann, die Punkte, worin ich mit KOWALEVSKY's Auffassung übereinstimme, sowie diejenigen, worin ich zu anderen Resultaten gelangt zu sein glaube, kurz zu beleuchten.

Ausser den bekanntlich von GANIN für die Fliegen sowie für eine Anzahl anderer Insecten entdeckten imaginalen Epithelinseln in der Wand des Mitteldarms hat KOWALEVSKY an der Grenze von Mittel- und Vorderdarm einerseits, sowie von Mittel- und Hinterdarm andererseits einen gleichfalls aus kleinzelligem „imaginalen“ Epithel aufgebauten „Ring“ entdeckt, dessen Rolle es ist, das Epithel des allmählich zerfallenden Vorder- und Hinterdarms zu ersetzen.

Ich hatte bis zum Erscheinen der KOWALEVSKY'schen vorläufigen Mittheilung meine Aufmerksamkeit diesem Punkte noch nicht zugewandt, doch kann ich seine Entdeckung vollkommen bestätigen; nur differire ich mit diesem Verfasser in Bezug auf den Grad, bis zu welchem die von den Imaginalringen ausgehende Wucherung an dem neuen Aufbau von Vorder- und Hinterdarm theilnimmt.

Erstens stellte das Verschwinden des larvalen Saugmagens sich mir ganz anders dar, als es von KOWALEVSKY beschrieben wird. Nach seiner Beschreibung werden Muskeln wie Epithel dieses Organes sammt und sonders von Leucocyten angegriffen und aufgenommen, und zwar in der Weise, dass zuerst bloss die Muskelwand ihnen anheimfällt, so dass „nur noch das innere Epithel bestehen bleibt“, während weiter „der Blindsack immer kleiner und kleiner wird, wobei die denselben bildenden Epithelzellen immer an Zahl abnehmen und vermittels der Blutkörperchen in die Körnchenkugeln umgewandelt werden“. Mit anderen Worten: an Ort und Stelle wird die Epithelwand des Blindsackes, der dem Verfasser zufolge nach seiner Zusammenziehung „kaum

bis zum Gehirn reicht“, durch Wegfressen des Epithels seitens der Leucocyten immer kleiner. Später „bleiben von dem Saugmagen nur einige Epithelzellen, welche aussen von einem Haufen von Körnchenkugeln bedeckt sind. — Bald zerstreuen sich auch letztere und es bleibt vom Saugmagen keine Spur mehr. An der Stelle aber, wo die Mündung des Saugmagens war, bleiben einige Kerne, welche den Zellen angehören, die das Epithel des Oesophagus bilden“<sup>1)</sup>).

Dass die Umbildung des ganzen Darmtractus, also auch die des Saugmagens, mit der Vertilgung des Muskelschlauches oder -Netzes beginnt, dies lässt sich an allen Theilen deutlich nachweisen; es scheint die Bedeutung zu haben, dem Epithel bei seinen ferneren Umgestaltungen und Wachsthumerscheinungen durchaus freien Spielraum zu gewähren.

Dagegen ist von einem Verschwinden des Epithels des Saugmagens vorläufig noch gar nicht die Rede, und in dem Sinne, wie ich KOWALEVSKY'S Angaben auffassen muss, niemals. Die Kräfte, welche den mächtigen Saugmagen dazu gebracht haben, sich in der nicht mehr fressenden Larve schon bedeutend zusammenzuziehen<sup>2)</sup>, sind offenbar nicht bloss in dem Muskelschlauch zu suchen, denn sie wirken nach Zerstörung dieser Muskeln ungehemmt weiter, und das nackte Epithel ist durch die Befreiung von ihnen nur um so plastischer geworden. Die Verkleinerung des Saugmagens geht nun allerdings in gewissem Sinne stets weiter, bis er in der That als seitlicher Blindsack aufgehört hat zu bestehen, dafür aber im Ganzen, das heisst ohne eine Zelle seiner Wand eingebüsst zu haben, in den Verlauf des Oesophagus selbst zu liegen gekommen ist und sich als eine mächtige Erweiterung desselben präsentirt, welche den vollständigen cuticularen Schlauch und Blindschlauch von Oesophagus und Saugmagen in natürlichem Zusammenhang, wenn auch zusammengeballt, enthält<sup>3)</sup>. Diese letztere nicht zu verkennende Erscheinung liefert für die Richtigkeit meiner Auffassung, wie mir scheint, einen unumstösslichen Beweis. In einem

---

1) Sind hiermit die Zellen des vorderen Imaginalringes gemeint? Siehe l. c., p. 127.

2) Siehe Fig. 1, Tafel I, wo der hintere Theil des Saugmagens, noch im Besitze seines Muskelmantels, der Länge nach getroffen ist und nur die seitliche Umbiegung um die Augenblasen den vorderen Theil sowie die Ausmündung in den Oesophagus aus der Schnittfläche gebracht hat. Wäre von dem Längsschnitt, dem Fig. 2 angehört, ein grösserer Theil abgebildet, so würde man dort diese Ausmündung getroffen sehen.

3) Siehe Holzschnitt XI, S. 50.

solchen Bilde sieht man an Stelle des früheren Muskelmantels einen Mantel von Körnchenkugeln getreten, welche letztere ziemlich gleichmässig über die ganze Oberfläche verbreitet sind. So ist dann das Saugmagen-Epithel, welches sich aus dem Oesophagus-Epithel seinerzeit im Embryo entwickelt hat, wieder zu seiner Geburtsstätte heimgekehrt, und zwar in solcher Weise, dass weder eine Grenze noch ein Characterunterschied zwischen den Abkömmlingen der beiderseitigen embryonalen Geschwisterzellen nachgewiesen werden kann. Es mag diese Erscheinung für die Beurtheilung der gestaltenden Kraft und der Geschmeidigkeit der von keinen äusseren Kräften berührten Epithelien nicht ohne Bedeutung sein. Auch sind wir bei solchem Thatbestand verschont von der heiklen Frage, wie man sich das Verhalten des Loches an der Ausmündung des Saugmagens in den Oesophagus zu denken haben würde, was dort nothwendigerweise zu Stande kommen müsste, wenn der Saugmagen in der von KOWALEVSKY geschilderten Weise verschwände.

Ein zweiter Punkt, in welchem ich zu anderen Resultaten gelangt bin als der russische Forscher, betrifft die Frage nach dem Antheil, welchen der Vorderdarmring an der Neubildung des Oesophagus hat. Nach KOWALEVSKY soll diesem imaginalen Ring — ausser dem neuen Proventriculus und dem Saugmagen — auch der ganze hintere Theil des Oesophagus entstammen, ja der Verfasser scheint geneigt zu sein, den ganzen Oesophagus daraus hervorgehen zu lassen, mit Ausnahme von einem „Theil der alten Zellen“, welcher „am ganz vorderen Ende bestehen bleibt“<sup>1)</sup>.

Mir selbst scheint nun dieser Antheil des imaginalen Ringes an der Bildung des imaginalen Oesophagus nicht so bedeutend zu sein; ich glaube vielmehr, dass dessen Wand zum grössten Theil aus der alten Wand hervorgeht, indem deren Zellen durch wiederholte Theilungen zum kleinzelligen Epithel des neuen Oesophagus umgewandelt werden. Ich fand nämlich in dem Stadium, welches der Ausstülpung des Kopfes vorangeht und welchem Fig. VII angehört, bis in die vorderste Hälfte des stark erweiterten Oesophagus hinein inselartige oder auch theilweise zusammenhängende Stellen, welche aus kleinzelligem Epithel bestanden und nicht continuirlich bis an den Vorderdarmring zu verfolgen waren; umgeben waren diese Zellinseln von den noch unveränderten grossen larvalen Epithelzellen. Falls hier nun trotzdem weit vorgeschobene Epithelwucherungen des Vorderdarmringes vorliegen sollten,

---

1) KOWALEVSKY, l. c., p. 128.

so müsste man nothwendig die Reste der von ihnen verdrängten larvalen Zellen in ihrer nächsten Nähe auffinden können, denn wir wissen aus dem Verhalten der degenerirenden Hypodermis von Thorax und Abdomen, dass die freien oder gar von Leucocyten bereits eingeschlossenen, von der Oberfläche losgelösten Epithelzellen noch eine kurze Zeit lang am Orte ihres Unterganges aufzufinden sind. Davon war hier nun durchaus nicht die Rede, auch sind die grossen und intensiv färbbaren Epithelkerne zu charakteristisch, um nicht schon bei einer viel weniger gewissenhaften Prüfung, als ich in diesem Punkte anstellte, erkannt werden zu müssen.

Es erscheint mir das erwähnte Criterium um so mehr maassgebend, als im nächsten Stadium, d. h. nach der Ausstülpung des Kopfes, an dem hintersten Abschnitt des Oesophagus, wo die von KOWALEVSKY beschriebene Wucherung des Ringes auch von mir beobachtet wurde, die auf die Verdrängung hinweisenden degenerirenden Epithelzellen nebst bereits gebildeten Körnchenkugeln als durchaus unverkennbare Schicht dem neuen Epithel von aussen angelagert waren; überdies war auch in diesem Stadium wenigstens ventralwärts noch ein schmaler Saum von larvalem Epithel erhalten, welcher zwischen der kräftig vordringenden imaginalen Wucherung des Ringes und den bereits früher umgebildeten mittleren Epithelzellen eingeschaltet lag. Diesem larvalen Rest wird nun von beiden Seiten her rasch ein Ende gemacht. Dabei stossen also das neugebildete und das umgewandelte Epithel natürlich auf einander, und es wird nun wohl dem ersteren durch das gleichfalls in kräftigem Stoffwechsel befindliche letztere ein energisches Halt geboten.

Ob alle vor dieser Stelle des Zusammentreffens gelegenen Larvenzellen sich durch Theilung umgestalten, oder ob ein Theil von ihnen degenerirt und verdrängt wird, dies konnte ich nicht feststellen. Dagegen traf ich in diesem Stadium im vordersten Abschnitt des Oesophagus, der grösstentheils noch aus larvalen Elementen zusammengesetzt ist, mitten zwischen diesen auf eine gut fixirte Kernspindel, und zwar von solcher Grösse, dass sie nur einer sich theilenden Larvenzelle angehören konnte. Hierdurch zeigt sich also, dass bis ganz vorn wenigstens ein Theil der alten Zellen des Oesophagus sich an dessen Umbildung theiligt.

Dass der Oesophagus nach der Bildung des Kopfes in seinem vorderen Abschnitt sehr bedeutend ventralwärts und nach hinten umgebogen erscheint, dies hat KOWALEVSKY bereits betont. Auch hat er hinzugefügt, dass er anfänglich „noch ungemein breit bleibt und erst

allmählich zu einem dünnen Rohr wird.“ Ich habe dieses breite Stadium nicht beobachtet und kenne den Oesophagus der fertigen Puppe nur als dünnes Rohr<sup>1)</sup>. Das erstere mag wohl sehr rasch vorübergehen, wenigstens scheint mir, unmittelbar nachdem die voluminöse Intima des Saugmagens aus dem Oesophagus entfernt ist, kein absehbarer Grund mehr vorhanden zu sein, welche denselben verhindern könnte, dem Drucke des Körperinnern zu weichen und sich zusammenzuziehen; und die Entfernung dieser Intima aus dem Oesophagus mag wohl nicht allzu lange nach Ausstossung des mit ihr verbundenen Hakenapparates aus dem Schlund stattfinden, welche Ausstossung schon WEISMANN zugleich mit dem Hervortreten des Kopfes erfolgen sah<sup>2)</sup>. Ich möchte also die Vermuthung aussprechen, dass der von KOWALEVSKY beobachtete weite Oesophagus die Intima noch umfasst hielt und das Hervortreten des Kopfes somit noch nicht vollständig beendet gewesen sein mag.

Für den imaginalen Saugmagen kann ich die von KOWALEVSKY gemachte Angabe ihrer Entstehung aus dem hinteren Theil des Vorderdarmringes bestätigen.

Was die Regeneration des Chylusmagens betrifft — welcher von KOWALEVSKY als Mitteldarm bezeichnet wird —, so habe ich KOWALEVSKY's Ergänzungen der Schilderungen GANIN's nur wenig hinzuzufügen. Der ganze innere Epithelschlauch sammt einer Anzahl von kleineren Zellen, die ich als Bindegewebe zu deuten geneigt bin, wird nach dem Lumen zu abgestossen; nur eine Anzahl (etwa 200 bis 300) imaginaler Epithel-Inselchen, denjenigen der Hypodermis des Abdomens nicht unähnlich, bleiben zurück, und zwar angeschmiegt an die vorläufig noch unaufgelöste, larvale Muskelschicht. Ich will letzteres hier ausdrücklich betonen, weil KOWALEVSKY dies versäumt hat. Nach der Ablösung des larvalen Epithels von dem noch nicht zu einer continuirlichen Schicht ausgewachsenen imaginalen, ist es nämlich die larvale Muskelschicht, welche den Epithel-Inseln die Unterlage darbietet, um sich auszubreiten, d. h. den nächsten Inseln entgegen zu wachsen. Sind diese Inseln zu einem Epithelschlauch zusammengewachsen, dann erst wird die larvale Muskelschicht von Leucocyten und Körnchenkugeln angetastet, wie dies, wie wir gesehen haben, bereits früher mit der Muskelschicht des Oesophagus stattgefunden hat.

Die neuen Muskelzellen des Mitteldarmes glaube ich von Zellen

---

1) Siehe Fig. XII, S. 51.

2) WEISMANN, l. c., p. 173.



herleiten zu müssen, welche zeitweilig den imaginalen Inselchen von aussen angeschmiegt liegen und sich zu der Zeit von den Epithelzellen nicht oder kaum unterscheiden lassen.

In Bezug auf die Flüssigkeit, welche den Mitteldarm nach der Regeneration füllt, muss ich annehmen, dass sie theils durch Ausschwitzen seitens des contrahirten „eingekapselten“ larvalen Epithelschlauches geliefert, theilweise aber, nämlich was die äussere Schicht betrifft, durch das neue Epithelrohr nach innen ausgeschieden wird. Bei der von mir angewandten Härtungsmethode ist dieser gallertige Inhalt nämlich meist ohne die geringste Schrumpfung zur Gerinnung gebracht, und kann man sowohl die Grenze der beiden Flüssigkeitsschichten, als auch feinste, regelmässige, auf den Ursprung der Abscheidung hindeutende radiäre Streifen mit grösster Deutlichkeit erkennen. — In dieser geronnenen Masse liegen sehr kleine, mässig stark färbbare compacte Kügelchen unregelmässig zerstreut, deren Herkunft mir nicht klar wurde. Ob sie als Derivate von Chromatin aufzufassen sind und vielleicht durchgewanderten Leucocyten entstammen, oder ob sie ein Excretionsproduct darstellen, welches der Puppenkörper vermittels der jungen Darmzellen — in Ermangelung functionirender Malpighi'schen Gefässe — ausscheidet, konnte nicht festgestellt werden.

Ich muss hier noch kurz an eine Beobachtung erinnern, welche KOROTNEFF <sup>1)</sup> bei seiner Untersuchung der postembryonalen Entwicklung von *Gryllotalpa* gemacht hat. Er fand nämlich in dem sich umwandelnden Mitteldarm Epithelinseln, den soeben erwähnten von *Musca* in gewissen Hinsichten sehr ähnlich. Diese Inseln werden durch grosse je einen Kern aufweisende Dottermassen von einander getrennt und sollen letztere allmählich ganz verdrängen. KOROTNEFF sah nun amöboide Zellen im Dotter zerstreut liegen und stützt darauf seine folgendermaassen formulirte Ansicht <sup>2)</sup>. „Die Entstehung der an der Metamorphose des Darmes theilnehmenden Zellen ist aus der Fig. 78 klar: es sind amöboide Blutzellen, die massenhaft um den Darm im Blute flottiren und zwischen die Muscularis ins Innere der Dotterschollen gelangen“ . . . . . und ferner: „die innere Bekleidung des Darmes stammt von den amöboiden Zellen her.“ Es erscheint mir dieser Schluss vollkommen unbegründet; nach KOWALEVSKY's und

---

1) A. KOROTNEFF, Die Embryologie von *Gryllotalpa*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885, p. 570.

2) l. c., p. 598, T. XXXI, Fig. 78, 80 und 81.

meiner Bestätigung von GANIN's Angaben für *Musca* muss ich es vielmehr für sehr wahrscheinlich halten, dass auch bei *Gryllotalpa* die Inseln als ein echtes Epithel vom inneren Keimblatte abstammen.

Was die Rolle der in den Dotter eingewanderten Leucocyten ist, scheint mir vorläufig schwerlich festzustellen zu sein; nach dem, was ich unten über den intra-epithelialen Untergang von Leucocyten bei *Musca* mittheilen werde, könnte eine erneuerte Untersuchung dieser Erscheinung bei *Gryllotalpa* vielleicht wichtige Resultate bringen.

Für den Hinterdarm kam ich nicht ganz zu den gleichen Resultaten wie KOWALEVSKY; der Hauptunterschied ist, dass er dem von ihm entdeckten imaginalen Hinterdarmring für die Bildung des neuen Hinterdarmes eine grössere Bedeutung zuschreibt, als sie mir zu haben scheint. Der larvale Hinterdarm zerfällt allerdings, wenigstens theilweise, jedoch nicht plötzlich, sondern vollkommen Schritt haltend mit dem Vorwärtswachsen der vom imaginalen Ringe stammenden Zellen. Eine Trennung der Continuität findet nie statt. — Ferner ist es nur der vordere Theil des larvalen Hinterdarmes, welcher zu Grunde geht; das Epithel des Rectums dagegen bleibt wenigstens grösstentheils für die Neubildung erhalten, während die Muskelwand von Leucocyten zerstört wird.

In noch viel höherem Grade, als dies beim Mitteldarm der Fall ist, für welchen KOWALEVSKY es erwähnt <sup>1)</sup>, täuschen die Muskelzellen auf dem Längsschnitt des Rectums am Ende des zweiten Tages mächtige Epithelzellen vor. Das echte Epithel aber liegt, sobald das Lumen zusammengefallen und die Intima geschwunden ist, wie ein zarter Strang im Innern dieses scheinbaren Epithelrohres. Nach dem Anus zu steht es mit höherem larvalen Epithel in Zusammenhang, welches den Endtheil des Rectums bildet. Diesen Endabschnitt mag derjenige Theil darstellen, welchen GANIN als eine Einstülpung der Hypodermis betrachtete, was er vielleicht auch ist.

Am Ende des zweiten Tages streckt sich das Rectum bedeutend in die Länge, und nun findet von hinten nach vorn eine Regeneration statt, welche vielleicht vom Endabschnitt ausgehen mag, sich aber weiter auch über das übrige Rectalepithel erstreckt. Unter wiederholter Zelltheilung wird dabei das kleinzellige Epithel des definitiven Rectums sowie die Rectalpapillen gebildet. Wir haben also hier eine ähnliche Erscheinung wie beim Oesophagus, welcher auch theilweise durch Umbildung der Larvenzellen regenerirt wird. Ich stütze mich

1) l. c., p. 154.

bei dieser Auffassung hier gleichfalls auf gut erhaltene grosse Mitosen welche in zwei verschiedenen Puppen vom dritten Tage mitten in demjenigen Theile der Epithelwand liegen, welche noch aus den grossen Zellen besteht, somit vom Hinterdarmring nicht abstammen können. Nach hinten davon hat die Umwandlung in kleinzelliges Epithel bereits stattgefunden. — Bei einer etwas älteren Puppe kann man, wie beim Oesophagus, eine Stelle erkennen, wo die beiden verschiedenen Epithelwucherungen — nämlich die vom imaginalen Ring nach hinten zu und die vom regenerirten Rectalepithel nach vorne zu — beinahe auf einander stossen, wobei die letzten dort noch befindlichen larvalen Zellen vom Lumen abgedrängt und der Vernichtung preisgegeben werden.

Es ist danach KOWALEVSKY's Darstellung<sup>1)</sup>, als sollte die zeitweilig „blindgeschlossene Anlage“ des Hinterdarmes — welche im Lauf des dritten und vierten Tages „die Form eines conischen Körpers hat“ — „in gerader Linie nach hinten auswachsen, bis sie sich mit der Haut begegnet“, jedenfalls nicht im ganzen Umfang richtig. Denn wenn auch die Regeneration des Rectalepithels weniger umfangreich sein sollte, als ich dies annehmen muss, so ist nicht zu leugnen, dass am zweiten Tage gleichzeitig vorn und hinten am Hinterdarm kleinzelliges Epithel angetroffen wird, durch eine breite Zone von larvalem Epithel getrennt, welches letzteres theils sich regenerirt, theils verdrängt wird.

Ueber die Art der Neubildung der Malpighi'schen Gefässe konnte ich, weil mir die dazu am meisten geeignete Entwicklungsstufe fehlte, nicht ins Klare kommen. Es schien mir sehr viel dafür zu sprechen, dass auch hier wenigstens eine theilweise Regeneration der Larvenzellen stattfindet; man sieht u. a. am dritten Tage an der Grenze von Gefäss- und Darmring nicht einen plötzlichen, sondern einen ganz allmählichen Uebergang von larvalem in imaginales Epithel; auch liegt letzteres nicht nach innen, wie beim Hinterdarm, sondern nach aussen, was nicht ohne Gewicht ist. Andererseits habe ich an einzelnen Zellen deutliche Spuren von Degeneration beobachtet, so dass ich es für das Wahrscheinlichste halte, dass eine Regeneration der alten Zellen durch Theilung, mit gleichzeitiger Entfernung einiger wenigen Elemente stattfindet.

---

1) l. c., p. 155.

## Zerfall einiger anderen specifischen Larventheile.

### A. Speicheldrüsen.

Im Anschluss an die grösstentheils vollkommen zutreffenden Zeichnungen VIALLANES' <sup>1)</sup>, aber von dessen Deutung vollständig abweichend, hat KOWALEVSKY <sup>2)</sup> den Zerfall der Speicheldrüsen vermittels Leucocyten ausführlich geschildert. Der Process besteht kurz darin, dass die Leucocyten, sei es nur von aussen, sei es erst nach einer intercellulären Wanderung und später auch von innen heraus, die Zellen der Drüsen, speciell auch ihren Kern antasten und allmählich incorporiren, wodurch ein mehr oder weniger rascher Zerfall und bald darauf erfolgendes vollständiges Verschwinden der Speicheldrüse zu Stande kommt.

Meine eigenen Resultate stimmen in der Hauptsache vollständig mit denen KOWALEVSKY's überein. Doch giebt es ein Punkt, in welchem ich durchaus andere Erfahrungen gemacht habe als er, ohne dass ich jedoch deshalb die Richtigkeit seiner Beobachtungen im geringsten in Zweifel ziehen möchte; ich schreibe vielmehr die Differenzen zwischen unseren Beobachtungen dem Umstande zu, dass die Vorgänge bei der Zerstörung der Speicheldrüsen in den verschiedenen Fällen einen verschiedenen Verlauf genommen haben. Ich selbst habe nämlich den Zerfall der Drüsen, ja sogar jeden Angriff der Leucocyten auf dieselben stets erst nach der Bildung des Kopfes und dann so plötzlich eintreten sehen, dass die Zerreiessung des Organes mit dem Anfall der Leucocyten zu gleicher Zeit eintrat. In sämmtlichen 16 jüngeren Puppen, die ich in Schnitte zerlegt habe, findet sich keine einzige Stelle, die auf einen activen Angriff der Leucocyten hindeutet. Nun stammen diese Puppen theils vom März, theils auch vom Mai und Juni, aber keine einzige aus der Zeit der grössten Hitze, und ich bin deshalb geneigt, die Differenzen so zu erklären, dass VIALLANES und KOWALEVSKY an Hochsommerpuppen gearbeitet haben und dass bei diesen die active Rolle der Leucocyten noch rascher sich äussert, als dies schon an den weniger heissen Tagen der Fall ist. Wissen wir ja schon, dass die Frühlingspuppen sogar 20 bis 22 Tage zu

---

1) VIALLANES, l. c., Taf. X, Fig. 1—4.

2) KOWALEVSKY, l. c., p. 102.

ihrer Umwandlung brauchen (gegen 12 bis 14 Tage im Sommer) und dass bei ihnen die ersten Angriffe der Leucocyten nicht in den ersten Stunden, sondern erst am zweiten oder dritten Tage auftreten.

Während ich also an meinen Puppen vor der Bildung des Kopfes vergeblich nach einem Eingreifen seitens der Leucocyten ausschaute, fand ich, wie erwähnt, nach der Ausstülpung desselben die Drüsen vollständig in Trümmer verschiedener Grösse zerstückelt und die Leucocyten in voller Thätigkeit der Bewältigung. Es ist überflüssig, nach KOWALEVSKY'S ausführlicher Beschreibung die verschiedenen dabei hervortretenden Erscheinungen nochmals zu besprechen; alle denkbaren Formen von dem Einbohren in die Substanz und von dem Incorporiren dieser letzteren lassen sich beobachten. Ein grosser Theil der vorderen Gegend von Kopf und Brust ist mit dem zerfallenen Gewebe angefüllt, und dieses tritt durch seine intensive Färbung in den Schnitten besonders deutlich hervor. Die günstigen Eigenschaften der Picrocarminfärbung, welche KOWALEVSKY erwähnt, konnte auch ich kennen lernen, doch waren die Bilder noch bedeutend schöner differenzirt in denjenigen Schnitten meiner Serien, welche der oben (S. 12) erwähnten Doppelfärbung mit Picrocarmin und Hämatoxylin ausgesetzt gewesen waren, wobei die Drüsensubstanz dunkelviolet, sämtliche Kerne kräftig blau bis schwarz, das Protoplasma der Leucocyten dagegen sehr schwach und zwar mehr oder weniger röthlichviolett gefärbt waren, je nachdem das Picrocarmin oder das Hämatoxylin länger eingewirkt hatte. Ein Contrast durch gelbe Picrinfärbung war bei dieser Behandlungsweise natürlich ausgeschlossen.

Wenn die Zerstörung der Speicheldrüsen in den von mir untersuchten Puppen auch erst nach der Bildung des Kopfes auftrat, so waren doch vorher schon einige Aenderungen an ihnen wahrzunehmen, welche noch kurz erwähnt werden müssen. Sie bestanden theilweise in der Bildung vieler verschieden grosser Vacuolen im Innern der Zelle, von welchen die grössten bis an die Grösse der Leucocyten heranreichten, ohne dass jedoch in irgend einem Falle eine Verwechslung mit letzteren möglich gewesen wäre. Ob ein Theil der von VIALLANES abgebildeten endogenen Zellen durch derartige — manchmal schwachkörnige — Vacuolen vorgetäuscht ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

Ferner zeigten die Zellen eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie bereits bei der Hypodermis des Abdomens beobachtet haben, nämlich eine Tendenz, durch die Härtungsmittel gelockert zu werden. Dies mag auch hier aus einer Abnahme ihrer Vitalität erklärt werden.

Endlich füllte sich das Lumen der Drüse bis zur Mitte des dritten Tages allmählich stärker an, theilweise mit einer in Carmin intensiv färbbaren Masse, vermuthlich Schleim, theilweise wohl auch mit einem Exsudat anderen Ursprungs. In diesem Stadium hat der paarige Speichelgang, welcher in der Larve und namentlich in der ganz jungen Puppe mässig gestreckt erscheint, sich bedeutend verkürzt, so dass die Drüsen selbst nur durch einen schmalen Zellreifen von dem unpaarigen Gang getrennt sind. In einer Puppe, welche im Begriff gewesen sein muss, ihren Kopf auszustülpen, fand ich den Inhalt der Drüsen nicht mehr in diesen, sondern in die beiden Speichelgänge übergetreten, so dass diese sich jetzt als übermässig gedehnte, mit geronnener Flüssigkeit gefüllte mächtige Säcke darboten, denen die geschrumpften Speicheldrüsen nach hinten angehängt erschienen. Ich muss bemerken, dass auch der vor dem centralen Nervensystem gelegene Abschnitt des Oesophagus in gleicher Weise mit geronnenem Transsudat gefüllt erschien und sich noch mehr erweitert zeigte als in Fig. XI (siehe S. 50). Ob die geschilderten Bilder einem abnormen Zustand angehören oder nicht, ist an diesem einzigen Falle nicht zu entscheiden, doch dünkt letzteres mir wahrscheinlicher. Vielleicht dienen die mit Flüssigkeit gefüllten Säcke gewissermaassen als Kissen, um das Umstülpen der Kopfblase ohne Schaden für die benachbarten Theile zu Stande kommen zu lassen, oder um den Druck des sich zusammenziehenden Abdomens gleichmässig auf die Kopfblase zu übertragen.

Nach der Bildung des Kopfes ist die zerbröckelte Drüsenmasse von den beiden Speichelgängen abgelöst, und sieht man diese blind im Körperinnern enden (siehe Fig. XII *ds*, S. 51).

## B. Fettzellen.

Die Zerstörung der Fettzellen durch Vermittlung der Leucocyten nimmt früher ihren Anfang als diejenige der Speicheldrüsen, erreicht jedoch bei sehr vielen Fettzellen erst viel später ihren Abschluss. Letzteres folgt schon unmittelbar aus der bereits von WEISMANN <sup>1)</sup> und später von GANIN <sup>2)</sup> beobachteten Thatsache, dass eine mehr oder weniger grosse Anzahl von larvalen Fettzellen noch in der ausgeschlüpften Imago — und zwar vielfach noch Tage lang — aufzu-

1) WEISMANN, l. c., p. 221.

2) GANIN, l. c. p., 34 flg.



finden ist. Auch KÜNCKEL D'HERCULAIS<sup>1)</sup> sah sie noch unverändert bei Puppen, in welchen die Brustmuskeln bereits angelegt waren. Die zwei erstgenannten Forscher und ebenso VIALLANES<sup>2)</sup> und KOWALEVSKY<sup>3)</sup> nehmen indessen an, dass die Hauptmasse des Fettkörpers in den ersten Tagen der Metamorphose als solche zu Grunde geht, wenn auch die diesem Vorgang gegebenen Deutungen sehr von einander abweichen.

Meine eigenen Erfahrungen gehen dahin, dass zwar in sehr frühen Stadien, etwa gegen die Mitte oder das Ende des ersten Tages, der Zerstörungsprocess der Fettzellen eingeleitet wird, dass jedoch die Auflösung der Zellen nur sehr allmählich und für den weitaus grössten Theil von ihnen erst während der zweiten Hälfte des Puppenstadiums stattfindet. Doch mögen die meisten Zellen schon viel früher derart verändert sein, dass bei einer Präparation, wie sie WEISMANN als einziges Untersuchungsmittel zu Gebote stand, ein Zerfliessen ihres Inhaltes und die Bildung einer feinertheilten Masse von Fettkörnchen nothwendig erfolgen musste.

Schon im Anfang meiner Untersuchung sah ich an Frühjahrspuppen vom dritten und vierten Tage, dass auch den Fettzellen gegenüber die Leucocyten eine Rolle spielen. Was ich in meiner ersten vorläufigen Publication darüber mitgetheilt habe, lasse ich hier in wörtlicher Uebersetzung folgen, wobei ich bemerken muss, dass sich die Beobachtungen ausschliesslich auf die erwähnten im März gezüchteten Puppen beziehen. Die Stelle lautet folgendermaassen:

„Es sind aber nicht die Muskeln der Larve allein, welche von den Leucocyten der Puppe als Nahrung benutzt werden. Ich habe gefunden, dass auch die Fettzellen von ihnen heimgesucht werden, ihnen zur Nahrung dienen und mindestens theilweise von ihnen zum Zerfall gebracht werden. Dieser Process verläuft gleichzeitig mit dem von den Muskeln geschilderten, jedoch in ganz verschiedener Weise. Der hauptsächlichste Unterschied besteht darin, dass der Zerfall bei den Fettzellen viel später und in anderer Weise vor sich geht als bei den Muskeln. Am dritten Tage, wenn der dunkle Inhalt der Fettzellen sie für die Untersuchung im lebenden Zustande ganz ungeeignet gemacht hat, konnte ich an Querschnitten von weniger als  $\frac{1}{100}$  mm Dicke die Anwesenheit einer geringen Zahl von Blutkörperchen im Inneren

1) KÜNCKEL D'HERCULAIS, l. c., p. 198.

2) VIALLANES, l. c., p. 162.

3) KOWALEVSKY, l. c., p. 101.

dieser Fettzellen mit Sicherheit erkennen. Die von VIALLANES in den Fettzellen aufgefundenen Elemente, welche er jedoch im Protoplasma derselben entstehen lässt, sind auf jene Blutkörperchen aller Wahrscheinlichkeit nach zurückzuführen. Die meisten von ihnen lagen in unmittelbarer Nähe des Kernes, einige wenige im Protoplasmanetz der Fettzelle, zwischen den kleinen Fettkörnchen. In einzelnen Blutkörperchen traf ich zwei bis drei Kerne an, ja sogar bis sechs oder vielleicht noch mehr, in welchem Falle die betreffenden Blutkörperchen bedeutend grösser waren als die einkernigen; es ist also nicht unwahrscheinlich, dass sie (wie die früher besprochenen Riesenzellen) durch Verschmelzung von mehreren einkernigen entstehen. Am fünften Tage hatte sich ihre Zahl in vielen Zellen bedeutend vergrössert; am sechsten waren sie zu mehr als hundert um den Kern gelagert, der an färbbarer Substanz fortwährend verliert, so dass der Gedanke nahe liegt, dass dieselbe sich löst und auf osmotischem Wege den Blutkörperchen zugeführt wird. Erst nach mehreren Tagen zerfällt ein Theil der Fettzellen, ein anderer noch später. Auch die Leucocyten zerstreuen sich nun in die Körperflüssigkeit, und man ist dann an sehr dünnen und passend gefärbten Schnitten im Stande, neben einkernigen Leucocyten auch solche zu erkennen, welche mehrere Kerne, bis etwa zwölf, besitzen. Fettkörnchen habe ich in diesen Zellen nie beobachtet.“

Seitdem ich dies geschrieben habe, hat nun KOWALEVSKY uns seine interessanten diesbezüglichen Beobachtungen an lebenden ausgeschälten Puppen vom dritten und vierten Tage mitgetheilt, bei welchen er das Eindringen der Leucocyten, resp. Körnchenkugeln im Kopfe sub oculis zu Stande kommen sah. Meine Deutung der in den Fettzellen entdeckten Zellen fand darin eine vollkommene Bestätigung, und die in der Einleitung erwähnte Auffassung VIALLANES', als seien diese Elemente in den Fettzellen durch Endogenese gebildet, mag durch unsere damit unvereinbaren Befunde als widerlegt betrachtet werden.

Doch auch mit KOWALEVSKY kann ich nicht in allen Punkten übereinstimmen. Wie sehr man auch seine bei der Beobachtung der lebenden Puppen wieder einmal an den Tag gelegte Gewandtheit bewundern muss, so glaube ich doch, dass die in dieser Weise gewonnenen Präparate kaum geeignet gewesen sein werden, über die feineren Beziehungen zwischen Fettzellen und Leucocyten aufzuklären. Namentlich kann ich mir nicht denken, dass die beobachteten Fettzellen bis zum Moment dieser Beobachtung am dritten und vierten Tage von Leucocyten verschont gewesen sein sollten, um dann während einiger Stunden den

ganzen Process bis zu ihrer vollständigen Auflösung durchzumachen. Thatsächlich findet die erste Einwanderung der Leucocyten in die Fettzellen bei Sommerpuppen schon im Laufe des ersten Tages statt, und von dem Zeitpunkt an ist nach meinen Erfahrungen keine einzige Fettzelle mehr aufzufinden, welche nicht mehrere Leucocyten im Innern enthält. Und auch bei Frühjahrspuppen ist dieser Zustand längst eingetreten, bevor es zur Ausstülpung des Kopfes kommt.

Auch in Bezug auf KOWALEVSKY's Angabe, dass die Körnchenkugeln unter seinen Augen in die Fettzellen eindringen und nach kurzer Frist sich zerstreuen, so dass auf diese Weise eine „Auflösung der Fettzellen“ zu Stande kam, kann ich mich nach meinen eigenen Erfahrungen seiner Deutung des Gesehenen nicht anschliessen. Niemals, weder in jungen noch in älteren Puppen, habe ich im Innern der Fettzellen solche Leucocyten beobachtet, welche bereits Fremdkörper in sich aufgenommen hatten. Man könnte nun zwar mit KOWALEVSKY<sup>1)</sup> annehmen, „dass der ganze Act der Verdauung (nämlich innerhalb der Körnchenkugeln) eigentlich sehr schnell vor sich gehen muss“ — was indessen, wie wir später sehen werden, durchaus nicht bewiesen ist —; die Abwesenheit von Fremdkörpern in den betreffenden Leucocyten liesse sich dann so erklären, dass bei der Wanderung in die Fettzellen die Körnchenkugeln durch Verdauung der aufgenommenen Körper sich wieder in „leere“ Leucocyten umgewandelt hätten. KOWALEVSKY hat in der That gemeint auf einen solchen Vorgang bei den Speicheldrüsen schliessen zu müssen. Doch würde uns diese Erklärung für die Deutung des vorliegenden Falles, nämlich KOWALEVSKY's Beobachtung über die Auflösung der Fettzelle, nichts nützen, da K. selbst ausdrücklich erwähnt, dass man nach einer gewissen Zeit „anstatt der Fettzelle einen Haufen von Körnchenkugeln findet, welche sich nach allen Seiten zerstreuen“<sup>2)</sup>. In diesem Falle müssten die Körnchenkugeln doch wohl auch auf Schnitten im Innern der Fettzelle zu beobachten gewesen sein. Ich vermuthe, dass bei der besprochenen Beobachtung die Körnchenkugeln sich nur an der Oberfläche der Fettzelle befunden haben<sup>3)</sup>, um so mehr als KOWALEVSKY selbst nach der citirten Stelle also fortfährt: „der centrale

---

1) l. c. p. 103.

2) l. c. p. 101.

3) Man vergleiche hiermit das Verhältniss von Fettzellen (*F*) und Körnchenkugeln (*Kk*) in meinen Fig. 10, 14 und 15.

Haufen bleibt etwas länger an der Stelle liegen, wo die Fettzelle war, aber auch er zerstreut sich bald.“ Dieser centrale Haufen mag also wohl die Fettzelle selbst gewesen sein, die im Zerfall begriffen war.

Ueber das Verhalten der Fettzellen, welche in den ersten Tagen der Metamorphose noch nicht zerfallen, hat KOWALEVSKY keine Angaben gemacht. Darüber muss ich meinen oben mitgetheilten Beobachtungen noch Einiges hinzufügen. In erster Linie will ich bemerken, dass ich in der Doppelfärbung mit Picrocarmin und Hämatoxylin ein überaus wichtiges Hilfsmittel zum Auffinden resp. zum Erkennen der Leucocyten innerhalb der Fettzellen gefunden habe. Während der Kern und die wohl nicht aus lauter Fett bestehenden Kügelchen der Fettzellen sich bei einfacher Färbung stärker mit dem Hämatoxylin als mit dem Carmin tingiren, findet mit den eingewanderten Leucocyten genau das Gegentheil statt, ja ihre Affinität zum Hämatoxylin ist eine äusserst schwache geworden, so dass sehr starke und anhaltende Tinction nöthig ist, um die Kerne deutlich zu machen. Dagegen färben sie sich rasch und lebhaft mit dem Picrocarmin. Wo beide Stoffe nun gleich stark eingewirkt haben, bekommt man das ganz frappante Bild eines Haufens von schwach röthlichen ovalen Zellen mit dunkelrothem Kern, welche in einer mehr oder weniger ausgedehnten Schicht den dunkelblauen grossen Kern der Fettzelle umgeben — dessen Kernsaft indessen gleichfalls roth gefärbt erscheint — und welche ihrerseits von ziemlich stark gefärbten blauen oder violetten Fettkügelchen umgeben sind. Die neben den Fettzellen gelegenen Leucocyten zeigen wie die Körnchenkugeln einen blauen Kern. Es müssen also mit den Leucocyten bei der Einwanderung in die Fettzellen gewisse chemische Umänderungen stattgefunden haben, welche zu verfolgen nicht im Rahmen dieser Arbeit lag.

Für die Erkennung der eingewanderten Leucocyten ist mir diese Färbung nicht nur durch den sprechenden Contrast der gefärbten Elemente von grossem Nutzen gewesen — und wie gross dieser ist, tritt bei einer Vergleichung von doppeltgefärbten Fettzellen mit z. B. nur durch Picrocarmin gefärbten scharf hervor, — sondern namentlich, weil sie mit der Sicherheit eines Reagens auftritt und sofort erkennen lässt, ob man es mit eingeschlossenen oder mit freien Leucocyten zu thun hat, auch in den Fällen, wo an den dünnsten Schnitten der Contour der Fettzellen nicht mehr allzuscharf zu erkennen ist. Hier gerade ist das Farbenbild überaus zierlich und klar, und ich bin überzeugt, dass VIALLANES bei Anwendung dieses Färbemittels nicht in seinen Irrthum einer endogenen Zellbildung in der Fettzelle verfallen sein würde,

Zur Erläuterung der oben mitgetheilten Beobachtungen an den Fettzellen und zur Demonstration der mit der erwähnten Methode erhaltenen Bilder mögen die Fig. 21 bis 23 sowie theilweise auch die Fig. 9, 10, 14 und 15 dienen. In Fig. 21 aus einer Puppe vom Ende des ersten Tages sieht man schon eine beträchtliche Anzahl Leucocyten um den Kern der Zelle angesammelt. Bei Vergleichung mit den ausserhalb der Zelle befindlichen Blutkörperchen bemerkt man, dass diese sich in dem Innern der Fettzelle merkbar zusammengezogen haben, dass sie geschrumpft sind. Die regelmässige, ziemlich grobe Körnelung ist bei den Leucocyten in den Fettzellen noch genau so deutlich wie bei denen ausserhalb derselben; sie bildet einen der Hauptzüge, welche die Annahme rechtfertigen, dass beide ein und dieselbe Art von Elementen sind. Der Kern ist gleichfalls etwas geschrumpft; theilweise sieht man auch schon mehr als einen Kern in einer Zelle liegen.

Die Leucocyten liegen in den jüngsten Puppen dermaassen gedrängt um den Kern, dass die Kernmembran auf dem optischen Schnitt gezähnt erscheint, weil die Leucocyten der innersten Schicht wie in dieselbe eing bohrt sind. Die Grenzflächen dieser inneren Schicht sind dabei natürlich radiär gestellt; es mögen diese radiären Grenzlinien gewesen sein, welche VIALLANES vor Augen hatte, als er in dem Protoplasma der Fettzellen beobachtete „des striations rayonnantes autour du noyau comme autour d'un centre“<sup>1)</sup>. Die gleichfalls in den Fettzellen der jungen Puppen aufgefundenen „très nombreux granules sphériques colorables en rouge par le carmin“<sup>2)</sup> sind wohl die Kerne der nicht erkannten Leucocyten gewesen.

Die Bedeutung dieser anfänglichen Anhäufung um den Kern der Fettzelle scheint vorläufig noch im Dunkeln zu liegen. Zu meiner oben mitgetheilten Vermuthung, dass die sich lösende chromatische Substanz des Kernes von den Leucocyten aufgenommen wird, bin ich auf Grund der Beobachtung gelangt, dass niemals Fettkörnchen incorporirt werden, während die sich bald vermehrenden, wenigstens bedeutend vergrössernden Leucocyten doch irgendwoher ihre Nahrung erhalten müssen und ein Schwund von Fettkörnchen vor der Hand auch nicht zu bemerken ist. Ich muss jedoch jetzt annehmen, dass die Leucocyten hauptsächlich von diesen Körnchen zehren, weil der Kern

---

1) l. c. p. 162.

2) l. c. p. 167.

der Fettzellen sich noch lange, nämlich bis zum Zerfall dieser Zelle selbst, beinahe unverändert erhält.

Nicht lange verhalten sich die Leucocyten in der eben beschriebenen Weise. In den Puppen vom zweiten und dritten Tage bemerken wir eine weniger enge Lagerung der Leucocyten um den Kern der Fettzelle; im Thorax, wo der Zerfall der Fettzellen früher eintritt als im Abdomen, sind in den meisten Zellen die Leucocyten schon grösstentheils mehr oder weniger gleichmässig zwischen den Fettkörnern vertheilt (Fig. 10 und 14, *l'*); auch hat die Anzahl der Kerne in den Leucocyten hier schon zugenommen (Fig. 23, *l''*). Noch mehr ist dies nach dem fünften Tage der Fall; manchmal habe ich über 20 Kerne im Innern einer einzelnen Zelle gezählt (Fig. 15, *l''*; 15 von den Kernen liegen in diesem Schnitt). Dabei hat bis dahin die Zahl der Leucocyten selbst in einer Fettzelle bedeutend abgenommen. Während ich früher geneigt war, diese Erscheinung als eine Bildung von Pseudo-Riesenzellen durch Verschmelzung vieler Leucocyten aufzufassen, glaube ich jetzt, dass eine grosse Anzahl derselben allmählich die Zellen verlässt, während die zurückbleibenden sich vergrössern und durch Theilung der Kerne, dann auch der Zelle selbst, für weiteren Nachschub Sorge tragen.

Ich beobachtete nämlich am Ende des zweiten Tages, zu einer Zeit, wo „leere“ Leucocyten im Rumpf sehr selten und bei der Anwesenheit so vieler zerfallenden Muskeln im Abdomen auch kaum zu erwarten sind, dass dennoch eine geringe Anzahl solcher Leucocyten in der unmittelbaren Nähe der Fettzellen, im Kopfe und im Thorax gelegen waren. Diese Beobachtung, verknüpft mit der peripherischen Lage vieler Leucocyten in den Fettzellen (Fig. 10, *l'* oben), rechtfertigt gewiss meine Vermuthung einer Auswanderung. Wir werden unten sehen, welche Rolle den ausgewanderten Leucocyten ferner vorbehalten ist.

Im Thorax erscheinen zu dieser Zeit die Fettzellen dermaassen an einander gedrängt, dass man kaum noch die Membran der Zellen erkennen kann; doch lässt sie sich in den meisten Fällen nachweisen. Indessen nimmt allmählich die Zahl der Fettzellen hier ab, wie dies bei dem bedeutenden Wachsthum der neu gebildeten Organe wohl nicht auffallen kann. Im Abdomen geht dieser Zerstörungsprocess langsamer vor sich und vollzieht sich hauptsächlich erst in den letzten Tagen der Puppe sowie in den ersten Wochen nach dem Ausschlüpfen der Fliege. In diesen letzten Tagen sieht man in den noch übrig gebliebenen Fettzellen vielfach eigenthümliche Löcher, als wenn grössere Körper



ausgetreten wären. Wahrscheinlich findet ein Austritt von Leucocyten zu dieser Zeit in grossem Maasse statt. Eigenthümlich färbbare Körper bleiben dabei zwischen den Resten der Fettkörner in den Zellen zurück; ich konnte sie nicht als normale Leucocyten erkennen, vielleicht sind es degenerirte Formen derselben. Ob sich in diesen letzten Tagen die ausgewanderten Leucocyten noch an besonderen Gewebsbildungen (etwa an der riesigen Vermehrung des bereits angelegten neuen Fettkörpers) betheiligen, wage ich nach meinen bisherigen Erfahrungen noch nicht zu entscheiden. Ich hoffe in einem späteren Capitel hierauf zurückkommen zu können.

### Zerfall und Umbildung der Tracheen.

Viel schwieriger als bei anderen Geweben und Theilen der Puppe ist bei den Tracheen die Frage zu beantworten, wie die Larventheile sich in die imaginalen umgestalten, resp. von ihnen ersetzt werden. Es hängt dies grösstentheils damit zusammen, dass hier entfernt nicht ein so einheitlicher Umwandlungsmodus vorliegt, wie es bei der Hypodermis der Fall ist; in noch höherem Grade, als wir dies schon bei dem Darmepithel kennen gelernt haben, zeigt das Tracheensystem in seinen verschiedenen Abschnitten die extremsten Arten der Um- und Neubildung; dies gilt nicht nur für den Vergleich zwischen den Hauptstämmen und den Endästchen, sondern auch von den verschiedenen Gegenden eines einheitlichen Stammes.

Wie nur ein Theil der larvalen Tracheen in die Puppe und ferner nur ein Theil der Puppentracheen in die Imago übergeht, hat WEISMANN <sup>1)</sup> bereits ausführlich besprochen. Ein anderer Theil der Tracheen gelangt also dabei zur vollständigen Degeneration.

Was das Verhalten der ersterwähnten, sich reconstruirenden Theile des Tracheensystems angeht, so würde es vieler Zeichnungen und ausführlicher Beschreibungen bedürfen, wollte man von den mannigfachen Einzelheiten, welche dabei hervortreten, ein erschöpfendes Bild entwerfen. Dies kann nicht die Absicht dieser Mittheilung sein, und ich will mich daher hier auf eine kurze Besprechung der verschiedenen Umbildungsprocesse beschränken.

Lange Zeit habe ich gemeint, dass eine regelrechte Umbildung

---

1) l. c. p. 169 und 218.

des Tracheenepithels durch Theilung der alten Zellen an den Haupt- und Seitenstämmen die einzige Art der Umwandlung darstelle. Zwar war ich an ihnen zuweilen auf Stellen gestossen, welche — an der Grenze von gross- und kleinzelligem Epithel gelegen — eine durch Schrumpfung hervorgerufene dunklere Tinction einzelner larvalen Kerne erkennen liessen; doch konnte ich in der Umgebung solcher Stellen niemals Körnchenkugeln mit nachweisbaren Epitheltrümmern entdecken, wie diese bei der degenerirenden Hypodermis so unverkennbar vorliegen. Dagegen fand sich an mehreren Stellen ein durch Zwischenstufen vermittelter Uebergang zwischen den extremen Epithelarten völlig frei von jeder auf Zerfall hindeutenden Erscheinung, so dass an einer directen Regeneration vermittels Zelltheilung hier nicht zu zweifeln war. Solche Stellen finden sich am zweiten Tage im vorderen Abschnitt der Hauptlängsstämme, ferner an diesen Stämmen an den Punkten, wo die segmentalen Seitenäste abgehen (vorher im Verlauf dieser Aeste selbst), und an einigen anderen Punkten, in der Nähe der verschiedenen, theilweise schon von WEISMANN beschriebenen und abgebildeten <sup>1)</sup> Imaginalscheiben des Tracheensystems.

Die überzeugendsten Bilder haben mir die genannten zur Hypodermis ziehenden Seitenzweige geliefert. Es scheint bis jetzt unbeachtet geblieben zu sein, dass dieselben sich nicht etwa wie andere feine Zweige unverändert bis zu ihrem Ende zwischen den Geweben erstrecken, sondern dass jede mit einer Anschwellung endigt, welche wie eine kleine Insel im Niveau der Hypodermis gelegen ist, sich also an der Begrenzung des Körpers betheiligt. Diese Epithelinselchen werden von der Intima des Tracheenastes durchbohrt; diese steht so nach mit der Chitinhaut der larvalen Hypodermis in Zusammenhang. Wie die Puppenschale wird auch der peripherische Abschnitt dieser Intima bald nach der Verpuppung braun. Erst bei der Abhebung der Puppenhaut wird derselbe aus der Trachee herausgezogen.

Bei der ausgebildeten Larve, wo ich auf diese Inselchen zuerst aufmerksam wurde, sind sie vollkommen scharf ausgeprägt; ich fand sie an allen Segmenten des Abdomens mit Ausnahme des 8., also desjenigen Segmentes, welches selbst ein Stigma trägt. In dem 3. bis 7. Segment bestehen die Inselchen bei der reifen Larve bereits aus imaginalem Epithel, — aus 20 bis 100 winzigen Zellen aufgebaut — den abdominalen Hypodermis-Inseln in verkleinertem Maassstabe sehr ähnlich. Nur die beiden vordersten zeigen die gewöhnliche Art von

---

1) l. c., p. 171, Taf. XII, Fig. 48.

Zellen bis an das Ende, die Anschwellung selbst wird hier von nur einer bis zwei Zellen gebildet.

Von diesem peripherischen Theile der Seitenäste geht nun die oben erwähnte Regeneration des Astes sowie des entsprechenden Theiles des Stammes aus; die in den weiteren Stadien zu Tage tretenden Bilder zeigen dies mit grosser Klarheit. Man findet an der Grenze des larvalen und des imaginalen Bezirkes sehr oft Kerne, welche in der Grösse eine vermittelnde Stellung einnahmen und zuweilen seitlich nur von den ursprünglichen Zellen begrenzt waren; ferner waren die kleineren schon getheilten Elemente manchmal centripetal ein wenig vorgeschoben, doch dann lagen sie stets ausserhalb der Larvenzellen, so dass diese, wenn sie in Folge dessen zerfallen wären, in das Lumen der Trachee hineingelangen müssten, was niemals beobachtet wurde. Auch die Abwesenheit von bereits in Zerfall begriffenen Elementen mit compactem, dunklem Kern liess sich an diesen Stellen constatiren, ebenso das Fehlen von specifischen Körnchenkugeln in der nächsten Umgebung der Tracheen. Eine Umbildung derselben unter gleichzeitiger Theilung der alten Elemente scheint mir somit durch diese verschiedenen Thatsachen sichergestellt zu sein.

Fragt man, was aus diesen regenerirten segmentalen Seitenästen wird, so kann ich hierüber mittheilen, dass sie theilweise zu den vier Stigmen tragenden abdominalen Stämmchen der Imago werden. Für die beiden vordersten ist dies schon am dritten Tage festzustellen. Eins der hintersten (wahrscheinlich das 6.) scheint zum Endabschnitt des ganzen Hauptstammes zu werden. Letzterer functionirt in der Puppe zwar nur in seinem vorderen Abschnitt bis zu der Stelle, wo er sich in die haarschopfählichen feineren Aestchen spaltet, wie WEISMANN<sup>1)</sup> sehr genau beschrieben hat; der dahinter liegende Abschnitt der Larventrachee bleibt aber erhalten, bis genau zu der Stelle, wo der erwähnte hintere Seitenast darin einmündet. Nur der darauf folgende Endabschnitt bis zu dem terminalen Larvenstigma zerfällt vollständig, und hier betheiligen sich die Leucocyten lebhaft. Sie lassen hier nur die nackte Intima übrig. — Die nicht functionirenden Stämme und Aeste haben ein relativ viel höheres Epithel als die mit Luft gefüllten Theile.

Da ich an den sich offenbar regenerirenden Abschnitten des Tracheensystems, wie erwähnt, niemals degenerirende Zellen zwischen den andern angetroffen hatte, war ich gezwungen, meine volle Auf-

---

1) l. c. p. 170.

merksamkeit noch einmal denjenigen Stellen zu schenken, wo dies wohl der Fall war. Es hat dies hauptsächlich Geltung für den hinten im Thorax gelegenen Theil der beiden Hauptstämme. An den meisten Querschnitten davon erhält man Bilder, wie sie die Fig. 8 aufweist, wo entweder sämtliche Kerne klein sind (links bei *tr''*), oder noch ein oder mehrere grosse Kerne (rechts bei *tr'*) die Anwesenheit von alten Zellen neben vielen neuen zu erkennen geben. Bei einer gewissenhaften Durchmusterung sämtlicher Schnitte von mehreren Stadien fand ich jedoch, und zwar etwas mehr nach vorn als in genannter Figur, eine Strecke, welche nicht nur die Degenerationsbilder im Epithel selbst, sondern auch die erwarteten Körnchenkugeln in nächster Nähe zeigte, in wenigen Fällen sogar ins Epithel vorgedrungene normale Leucocyten; ferner sah ich an einzelnen Stellen die wuchernde neue Epithelschicht weit innerhalb des alten Epithels vorgedrungen, so dass dies an der Begrenzung des Lumens keinen Antheil mehr hatte. In diesen Fällen konnte über die Bedeutung der Erscheinung kein Zweifel mehr bleiben, es geht also das tracheale Epithel hier stellenweise in der That zu Grunde. Allein in grosser Ausdehnung scheint dies nicht stattzufinden. Es macht mir mehr den Eindruck, als ob nur in solchen Bezirken, wo aus unbekanntem Gründen die Reconstruction der alten Elemente durch Theilung nicht rasch genug erfolgen kann, diese durch die kräftiger sich entwickelnden schon regenerirten Nachbartheile überwuchert und verdrängt werden. So mögen auch hier und da inmitten der sich theilenden Zellen einzelne Elemente, als weniger geeignet für den Process der Erneuerung, zerstört und ausgestossen werden, im Kampfe der Theile von den nächstliegenden Zellen besiegt. Auf einen solchen Process würden sich dann die anfangs erwähnten Bilder beziehen, wo degenerirte Zellen vereinzelt zwischen den normalen angetroffen wurden, ohne Anhäufung von Körnchenkugeln in der Umgebung.

In dem weitaus grössten Umfang des Tracheensystems muss ich also eine Erneuerung durch Regeneration der alten Elemente annehmen. Auch scheinen nach meinen Erfahrungen viele aus der Larve herkommende Theile des Systemes, welche in der Puppe keine Verwendung finden, in der Imago zur Function zu gelangen.

---

## Nervensystem.

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, war WEISMANN in Bezug auf die Umwandlungen des Nervensystems zu der Ueberzeugung gelangt, dass einerseits der centrale Theil bei erheblichen Aenderungen in Gestalt und Lage <sup>1)</sup> den eigenthümlichen Process der Histolyse <sup>2)</sup> durchmacht, wobei die Continuität der Gewebstrümmer - Materie erhalten bleibt; dass andererseits der peripherische Theil vollständig zerstört wird. Für die Muskelnerven ergab sich dies schon unmittelbar aus der Thatsache, dass sämtliche Larvenmuskeln zu Grunde gehen; für die Nerven der Gliedmaassen war WEISMANN allerdings anfänglich einer entgegengesetzten Meinung zugethan. Diese hat er folgendermaassen formulirt <sup>3)</sup>: „Ich möchte es für wahrscheinlich halten, dass später (gegen Ende der Puppenperiode), wenn die histologische Differenzirung der Beine in Haut, Muskeln und Nerven eintritt, die neugebildeten Nerven im Innern des Beines in Verbindung treten mit den Nervenfasern des Stieles“. Er stützte sich dabei auf die Beobachtung von in grosser Menge anwesenden Nervenfasern innerhalb der Scheibenstiele (der beiden vorderen Beinscheiben), „kurz ehe die Scheiben sich aus ihren Hüllen befreien, zu einer Zeit, wo die Larvenmuskeln schon in Zerfall begriffen sind“. Von dieser Auffassung ist WEISMANN später zurückgekommen, namentlich im Hinblick auf die Thatsache, dass bei dem Hervortreten der Kopfblase das gesammte centrale Nervensystem — welches durch die Augensterne mit ersterer verbunden ist — nach vorne rückt; denn hierdurch würden die nervösen Stiele der zu einem Theil des Thorax gewordenen Beinscheiben eine Zerrung erleiden, die wohl nicht ohne Zerreiſsung der Nerven möglich wäre. Hierzu gesellte sich der Umstand, dass WEISMANN, als er „sein Augenmerk auf das Verhalten der Stiele kurz vor und wäh-

---

1) l. c., p. 191.

2) Von den späteren Autoren ist die Bezeichnung „Histolyse“ vielfach in einem weiteren Sinne angewandt worden als von WEISMANN selbst; letzterer gebraucht dieselbe ausschliesslich für die ganz besonderen Prozesse, welche ohne bedeutende Umgestaltungen nur durch innere Reconstruction der Gewebsmassen zu Stande kommen.

3) WEISMANN, Ueber die Entstehung des vollendeten Insects in Larve und Puppe, Frankfurt a. M. 1863, p. 24.

rend der Thoraxbildung gerichtet“ hatte, diese „niemals mehr auf-  
finden konnte, sobald einmal der Thorax geschlossen war, kurz vorher  
aber zeigten sie sich im Innern feinkörnig und offenbar im Zerfall be-  
griffen“.

Aus letzterer Beobachtung geht jedenfalls deutlich hervor, dass sich  
in den betreffenden Nerven zu dieser Zeit gewisse Vorgänge abspielen,  
und ferner, dass, falls sie etwa nicht vollständig zu Grunde gehen  
sollten, sie doch so zart und zerreibbar werden, dass ihre anatomi-  
sche Präparation nicht mehr ausführbar ist.

Auch in den Schnitten meinte ich zuerst an einem Theil der Stellen,  
wo bei den jungen Puppen die nervösen Stiele der drei Beinscheiben  
und der Flügel- und Schwingerscheiben<sup>1)</sup> gelegen waren, in den spä-  
teren Stadien, d. h. nach Bildung des Thorax, nur noch Anhäufungen  
von Körnchenkugeln anzutreffen. Als ich aber an der Puppe mit eben  
hervorgestülptem Kopfe nach den erwarteten neugebildeten Nerven  
suchte, fand ich da nicht nur für die Gliedmaassen, sondern auch für  
die erst vor kurzer Frist in ihrer Lage so sehr veränderten Antennen  
den hinzutretenden Nerv vollkommen deutlich ausgebildet, so dass es  
nicht wahrscheinlich schien, dass man es mit einem eben neu vom  
centralen Nervensystem hervorgewachsenen Nervenstrang zu thun haben  
sollte. Trotzdem konnte die Hervorstülpung des Kopfes für diesen  
Nerv — falls es noch der larvale selbst war — wohl kaum ohne  
Zerrungen vorübergegangen sein. Bei Zurückverfolgung dieses Punktes  
in den Schnitten der vorhergehenden Stadien konnte ich nun — zwar  
nicht ohne grosse Mühe, aber doch zweifellos — den Nerv stets in  
voller Ausdehnung auffinden. Umgekehrt habe ich dann bei der Larve  
anfangend die Nerven der Gliedmaassen verfolgt und dasselbe Resultat  
eines directen Ueberganges dieser Nerven in die Puppe erhalten<sup>2)</sup>.  
Nur in einem Falle sah ich im Verlauf eines der Nerven vom 1. oder  
2. Beine eingedrungene Leucocyten anwesend, welche auf den Anfang

---

1) Bei den Scheiben der beiden vordersten Beinpaare sind die ner-  
vösen Stiele mächtig und kurz, die anderen Imaginalscheiben stehen in-  
dessen gleichfalls vermittels Nerven mit dem Bauchstrang in Verbindung.

2) Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass in wenigen Fällen kleine Fehler  
in den Schnitten, verursacht durch die ausserordentliche Brüchigkeit der-  
selben, es unmöglich machten, den Nerv in vollständiger Ausdehnung auf-  
zubauen, was niemanden wundern wird, der sich mit ähnlichen Gegen-  
ständen beschäftigt hat. Niemals war dies indessen in solchem Maasse  
der Fall, dass man über die Frage selbst in Ungewissheit hätte bleiben  
können.



eines Zerfalles hinwies. Es war dies kurz vor der Bildung des Thorax, also nach dem Zerfall der Thoraxmuskeln. Die früher so massiven Nerven der vorderen Beinpaare sind in dem Stadium lang und schwächlich geworden, ohne jedoch merkbaren Schaden aus den erlittenen Zerrungen davongetragen zu haben. Nun ist die unterste Hälfte dieser Nerven gemischt, indem von dem zur Scheibe laufenden Haupttheil in etwa halber Höhe ein Muskelast sich abzweigt. Ich vermuthete, dass es die motorischen Nervenfasern waren in diesem gemischten Theile des Nerven, denen der Besuch der erwähnten Leucocyten galt. Möglicherweise sind es auch solche Nervenabschnitte gewesen, an denen WEISMANN seine Beobachtung eines feinkörnigen Innern gemacht hat. Doch will ich andererseits die Möglichkeit geringer, mit der Bildung von feinsten Fetttröpfchen verbundener Processe im Innern der sich regenerirenden Nerven nicht bestreiten, weil bei der von mir befolgten Arbeitsmethode darüber keine Erfahrungen zu machen waren. Ueberhaupt wird man bei dieser Methode darauf verzichten müssen, die in WEISMANN'S Beschreibungen so oft erwähnte Erscheinung der Bildung von fein vertheiltem Fette in den Elementen, sei es beim Zerfall, sei es bei der blossen Umwandlung des Zellinnern, kennen zu lernen. In diesem Punkt wird die Präparation der Theile bei grösseren Objecten wie Coleopteren- und Lepidopteren-Larven wohl ergänzend herangezogen werden müssen.

Nach dem oben Gesagten muss ich mich also WEISMANN'S erster Auffassung anschliessen. Für den Hauptstamm der Nerven betont er selber schon die Möglichkeit, dass die drei aus dem mittleren Theile des Bauchmarkes seitlich abgehenden Nervenpaare, welche „offenbar das dritte, vierte und fünfte Paar der Larve sind“, „sich zu den drei Hauptnerven des Thoracalknotens der Fliege umwandeln“, mit der ausdrücklichen Bemerkung, dass „nur der Stamm der Rest eines Larvennerven sein könnte“, während „die Nerven der Beine in ihrer grössten Länge neu entstehen“, wie „ihre Endigung in neu entstandenen Theilen beweist“. Hierin muss ich WEISMANN durchaus beipflichten. Ich konnte den larvalen Nerven nur bis an die Basis der eben ausgestülpten Beine verfolgen, der weitere Verlauf war in diesem Stadium noch nicht ausgebildet. Der am meisten peripher noch eben erkennbare Abschnitt des Nerven war kaum von feinsten blassen Fasern zu unterscheiden, welche im Basalglied des Beines im Mesenchym zu erkennen waren. Obschon also die Vermuthung nahe liegt, dass der in den Gliedmaassen gelegene Abschnitt des Nerven sich aus diesem Mesenchym durch Differenzirung ausbildet — und zwar unter Einfluss des hinzutretenden

regenerirten Larvennerven und in directem Anschluss an die sich bekanntlich aus den Mesenchymfasern bildenden Muskelfasern — so kann ich nach meinen jetzigen Beobachtungen mich hierüber noch nicht bestimmt aussprechen und muss vor der Hand die Möglichkeit zugeben, dass an dieser Stelle das Mesenchym nur die Muskeln liefert, während der Beinnerv von dem auswachsenden Larvennerven gebildet wird. Theoretisch scheint mir dies bei dem innigen Zusammenhang des Nervenendes mit den Mesenchymzellen der Imaginalanlagen ebenso denkbar.

Ueber das Loos der übrigen peripherischen Nerven der Larve habe ich keine umfassenden Beobachtungen angestellt, so dass ich über die Frage, inwiefern dieselben in dem Körper der Imago Verwendung finden, keine Auskunft geben kann. Nur darf ich nicht unerwähnt lassen, dass ich in den Schnitten in keinem Stadium die am hinteren Ende des Bauchmarkes entspringenden Abdominalnerven vollständig vermisste, so dass ich annehmen muss, dass auch hier in der zeitweise besonderen Zartheit der Grund gelegen ist, warum WEISMANN von dieser „Cauda equina“ zu einer gewissen Zeit keine Spur mehr auffinden konnte.

Auch die wichtige Frage, wie die neue Verbindung von Nerv und Muskel oder Sinnesorgan in der Puppe zu Stande kommt, musste ich bis jetzt an dem untersuchten kleinen Objecte vollständig ungelöst lassen. Dagegen möchte ich in diesem Capitel noch einige Bemerkungen machen über den oben bereits zur Sprache gelangten nervösen Augensiel, speciell über dessen Ursprung aus dem Ganglion opticum in Bezug auf die hierin bei der weiteren Entwicklung auftretenden bedeutenden Aenderungen.

Soviel ich weiss, ist die eigenthümliche Art, in welcher der Augensiel dem genannten Ganglion entspringt, noch nie genau beschrieben worden. WEISMANN hat sich darüber nicht speciell ausgesprochen; wahrscheinlich liess die Beobachtung der durchscheinenden Ganglien von den hier gemeinten feineren Verhältnissen sehr wenig erkennen. GANIN scheint dem Augensiel überhaupt wenig oder gar keine Aufmerksamkeit zugewandt zu haben. Dagegen gebührt VIALLANES das Verdienst, die Theile des Ganglion opticum, mit welchen die Nervenfasern des Augensieles in unmittelbarer Verbindung stehen, erkannt und nach seinen Schnitten sorgfältig beschrieben zu haben<sup>1)</sup>, wie er denn auch die schon von WEISMANN beobachtete bedeutende

---

1) VIALLANES, l. c., p. 269 sequ. (fig.).

Verkürzung dieses Augenstieles<sup>1)</sup>, sowie das Hervorwachsen der nächstgelegenen Theile des Ganglions während der weiteren Entwicklung ausführlich geschildert hat<sup>2)</sup>.

Trotzdem ist auch VIALLANES zu einem richtigen Verständniss des Zusammenhanges dieser beiden nicht gelangt. Es mag dies wohl hauptsächlich daher rühren, dass er sich nicht genügend bemüht hat, die Theile aus den aufeinander folgenden Schnitten zu rekonstruieren, sondern sich seine Auffassung nach denjenigen Schnitten bildete, welche ihm gut orientirt zu sein schienen. Nun ist dies beim ausgebildeten Auge mit seiner ausgesprochenen Achse sehr leicht zu entscheiden, denn hier ist jeder Schnitt gut orientirt, welcher durch diese Achse geht und also sämtliche radiär angeordneten Theile der Länge nach getroffen zeigt. Anders verhält es sich dagegen bei der Larve und Puppe, wo diese Achse nach VIALLANES eigenen Angaben<sup>3)</sup> noch nicht gebildet ist; hier ist eine sichere Orientirung nur an einem solchen Schnitte möglich, in welchem der Augenstiel der Länge nach getroffen ist. Dies ist nun an Querschnitten eigentlich nie der Fall, wenn es auch an einigen den Anschein haben mag. Namentlich gilt dies von dem Zustand nach der Ausstülpung des Kopfes, wo der Augenstiel noch bedeutend mehr nach vorne gerichtet verläuft. Da nun VIALLANES seine Beobachtungen ausschliesslich an Querschnitten gemacht hat, so stellen auch seine Abbildungen<sup>4)</sup> nicht in der Längsachse orientirte Schnitte dar. Nur eine Figur<sup>5)</sup> macht eine Ausnahme, es ist gerade diejenige, über deren Richtung er nach seiner Angabe<sup>6)</sup> eben nicht orientirt ist; wir haben hier einen ganz richtigen Längsschnitt durch den Augenstiel vor uns, welcher dessen Verbindung mit dem Ganglion, wie andererseits mit dem Augenepithel vollkommen übersichtlich zeigt. Es weicht dies aber hinreichend von dem in den übrigen Figuren wiedergegebenen ab, um bei VIALLANES die Meinung zu wecken, dass es nur einem Uebergangsstadium angehört, welches kaum einige Stunden dauern dürfte, weil er es unter zahlreichen Puppen nur einmal beobachtet habe.

Wenn wir aus den verschiedenen Bildern, welche uns die aufeinander folgenden Schnitte zeigen, das ganze Organ wieder aufbauen,

1) WEISMANN, l. c., p. 197.

2) VIALLANES, l. c., p. 317.

3) l. c., p. 320.

4) l. c., Taf. XVI, Fig. 9, Taf. XVII, Fig. 1, 2, 4 und 5.

5) l. c., Taf. XVII, Fig. 3.

6) l. c., p. 316.

so tritt der besprochene Zusammenhang deutlich zu Tage. Hierzu können natürlich sowohl Längs- wie Querschnitte verwendet werden, am Besten zur genaueren Controle beide. In Figur XIII und XIV, S. 52 und 53, habe ich in diesem Sinne einen Versuch gewagt. Die Sache verhält sich danach sehr einfach. Die Basis des Augenstieles hat die Gestalt eines Halbmondes, und dieser Halbmond ist seitlich und dorsal über die Oberfläche des Ganglion opticum ausgebreitet und zwar nach der Ausstülpung des Kopfes (Fig. IV) mit dem convexen Rand nach der Seite und ventral, sowie nach vorn, mit dem concaven Rand dorsal und medial gerichtet. Der Halbmond ist bedeutend länger als breit; der Stiel stellt entsprechend ein mässig breites, aber sehr plattes Band dar. In der Richtung des Epithels verbreitert dies sich, wie oben erwähnt, zu dem dem Epithel innig angeschmiegt und vermittels feinsten Fäserchen mit demselben verbundenen peripherischen Nervenplexus (Taf. I, Fig. 9 und 10, *pNpl*). Vor der Bildung des Kopfes ist die Lage des Halbmondes eine andere; der convexe Rand ist nämlich nicht nach der Seite, sondern hauptsächlich nach vorne gerichtet, theilweise auch ventral; es lässt dies auf eine durch Zug des Augenstiels bei der Kopfbildung hervorgerufene geringe Umdrehung der Gesichtsganglien, und zwar nach der Seite hin, schliessen.

Jeder Schnitt nun, welcher senkrecht auf den Halbmond steht, also senkrecht auf das Ganglion in dem ganzen Bereich des Stielansatzes, wird ein gleiches Bild derjenigen Theile des Ganglions zeigen, mit welchen der Stiel selbst in unmittelbarer Verbindung steht. Ferner wird ein Theil dieser Schnitte auch den Stiel selbst der Länge nach treffen. Einen solchen Schnitt habe ich in Fig. XII, S. 51, wiedergegeben; er liegt um einige Schnitte weiter der Mitte zu als derjenige von Taf. I, Fig. 10, dessen Lage in Fig. XIV durch die unterbrochene Linie angegeben ist. Trotz der geringen Vergrößerung wird man erkennen können, dass ein solcher Schnitt vollkommen mit VIALLANES' erwähnter Fig. 3 (Taf. XVII) übereinstimmt, abgesehen von den tieferen Theilen des Ganglions<sup>1)</sup>. Diese Abbildung des Stieles sammt dessen Ursprung macht es mir vollkommen überflüssig, auf die Einzelheiten der Structur hier näher einzugehen, da ich in diesem Punkte in den Hauptsachen VIALLANES' Befunde nur bestätigen kann; ebenso gilt dies von

1) Aus der Betrachtung von Fig. XIV folgt mit Sicherheit, dass dieser Schnitt, über dessen Orientirung VIALLANES im Unklaren blieb, nichts anderes gewesen sein kann als ein ziemlich schräg gerathener Querschnitt und zwar durch den bereits ausgestülpten Kopf, einen Winkel von etwa 45° bildend mit der angegebenen Richtung meiner Längsschnitte.

seiner Beschreibung des merkwürdigen Processes der Verkürzung des Stieles, wobei die aus Zellschnüren gebildete Ganglienschicht (*lamina ganglionnaire*) sowie die tieferen Schichten — welche im besprochenen Stadium noch keilförmig in dem Ganglion eingebettet liegen — wie hervorgezogen und zu ausgebreiteten Schichten von verschiedener Mächtigkeit ausgedehnt werden, wobei sie als nervöser Theil des Auges (wie in der Retina der Wirbelthiere) dem Sinnesepithel innig angeschmiegt werden. Ich kann mich damit begnügen, hierüber auf VIALLANES' gewissenhafte Ausführungen und Abbildungen zu verweisen.

Aus meiner Fig. XIV ist ersichtlich, dass man das keilförmige Bild der Stielwurzel (bei senkrecht getroffenem Halbmond) sowohl bei einer gewissen Anzahl von Längs- oder Schrägschnitten (*sagittal*) wie bei Querschnitten erhalten kann. Dies gilt gleichfalls von dem Stadium vor der Kopfbildung (vergl. Fig. XIII); der Längsschnitt muss in diesem Falle *frontal* gemacht sein; auf *sagittalen* Längsschnitten wird der Halbmond nicht senkrecht, sondern *tangential* oder sehr schräg getroffen, wie Fig. XI, S. 50, es uns zeigt.

Bei der bedeutenden Krümmung des Halbmondes ist es leicht ersichtlich, dass auf Querschnitten durch dieses Stadium der Halbmond zweimal getroffen wird. Da letzterer sich an der dorsalen Fläche des Ganglions weiter nach hinten erstreckt als an der ventralen, so müssen die hintersten Schnitte, welche den Halbmond noch treffen, diesen nur dorsal gelegen zeigen. Verfolgt man die Schnitte nun weiter nach vorn, so kommen bald solche, die auch ventral den Durchschnitt durch den Halbmond zeigen. Beide sind meistens jedoch nicht genau senkrecht und weichen also einigermaassen von dem erwähnten typischen keilförmigen Bilde ab. Solche Durchschnitte sieht man bei VIALLANES in Fig. 8, Taf. XVI und Fig. 2, Taf. XVII wiedergegeben. Um diese Bilder zu erklären, hat VIALLANES angenommen, dass die Stielwurzel sich nach hinten wie ein  $\lambda$  in zwei Schenkel spaltet. Dass dem nicht so ist, das lehrt uns die weitere Verfolgung der Schnitte nach vorne, wobei die beiden Durchschnitte sich allmählich nähern, um bald zusammenzutreten, — jedoch mit verändertem Aussehen, weil die tieferen Theile des Keiles nicht mehr getroffen sind, — um dann sehr bald gar nicht mehr im Schnitt zu erscheinen, weil dieser über den vorderen Rand des Halbmondes hinausgegangen ist. In den vordersten dieser den Halbmond tangirenden Querschnitt ist natürlich von denselben nur die äussere Ganglienzellenschicht noch getroffen, meist in Verbindung mit einem längeren oder kürzeren Theil des Augenstieles. Dasselbe zeigt sich in jedem

anderen Schnitt, der parallel dem Aussenrande des Halbmondes geführt ist, so z. B. in Fig. 10, Taf. I. Die an Kernen reiche Gegend, auf welche die Bezeichnung *Aus* hinzeigt, ist dieser peripherische Theil der Stielwurzel (Ganglienzellenschicht). Nun sieht man diese Schicht nach aussen (also nach links in der Figur) scharf begrenzt von einer rinnenartigen Bildung, welche sich in der Ausdehnung wie in Fig. 10 (*R*) nur in sehr wenigen Schnitten zeigt, dagegen in den hinteren Schnitten ventral und dorsal und zwar als seichte Furche so lange noch zu erkennen ist, als der Halbmond überhaupt noch getroffen wird. Es sind diese letzteren senkrechte Schnitte durch die Rinne, welche VIALLANES als problematisches „U-förmiges Organ“ beschrieben und abgebildet<sup>1)</sup> hat; man sieht sie bei ihm meiner Beschreibung gemäss je an der Aussenseite des ventralen und des dorsalen Durchschnittes durch den Halbmond. Wo letzterer nur einmal und dabei senkrecht getroffen wird, erscheint die Rinne natürlich ebenfalls nur einmal und dann gleichfalls genau senkrecht durchschnitten, sodass man ihre Tiefe dann sicher ermitteln kann. Es ergibt sich also hieraus, dass diese Rinne, in ihrem regelmässigen bogenförmigen Verlaufe über die Oberfläche des Ganglion opticum genau die mediale resp. (nach Bildung des Kopfes) ventrale Begrenzung der Stielwurzel darstellt.

Die Elemente, welche diese Grenzrinne bilden, zeigen bei ihrer regelmässigen Lagerung eine grosse Aehnlichkeit mit echtem Epithel, dürfen jedoch wohl nur als eine eigenthümliche Form der äusseren Schicht der kleinen zelligen Rinde des Ganglions betrachtet werden. Auch noch in Fig. 9, Taf. I gibt sich diese epithelähnliche Anordnung, wenn auch weniger deutlich, zu erkennen; der Schnitt liegt hier bedeutend oberflächlicher, sodass von der Rinne nur der mediane oder äussere Wall (der Krümmung nach) getroffen ist. Eine ähnliche Zusammensetzung aus scheinbaren Epithelzellen zeigt die Oberfläche des Ganglions auch an einigen anderen Stellen. Ich muss die Bedeutung davon, sowie diejenige der Grenzrinne, vorläufig noch dahingestellt bleiben lassen, doch hoffe ich die anatomische Lagerung dieser Rinne, der angrenzenden Stielwurzel und des Stieles selbst, vor und nach der Kopfbildung, hiermit klargelegt und dadurch VIALLANES' Ausführungen in einigen Punkten theils berichtigt, theils ergänzt zu haben.

Ueber die immer noch nicht detaillirt genug beschriebenen Untertheile des Ganglion opticum und der übrigen Abschnitte des centralen

1) l. c., p. 319, Taf. 17, Fig. 3 u.



Nervensystems lässt sich ohne viele und ausführliche Zeichnungen, wie ich diese jetzt nicht darbieten kann, nicht handeln, so verlockend die Aufgabe sonst auch wäre. Ich will jedoch einen einzigen Punkt daraus hier noch zur Sprache bringen, nämlich die Form desjenigen centralen weissen Abschnittes des Augenganglions, welches die Stielwurzel direct aus sich hervorgehen lässt und welches VIALLANES „noyau central“ genannt hat <sup>1)</sup>. Es genügt hervorzuheben, dass in den Puppen mit noch unverkürztem Augenstiel diese Schicht in der Form sich vollständig derjenigen des Halbmondes anschliesst; sie hat also auch Hufeisenform, wenn auch in ganz anderem Sinne als VIALLANES dies meint <sup>2)</sup>, nämlich mit der Concavität nicht nach aussen, sondern nach hinten; es sind also nicht die Enden dieses Hufeisens welche in VIALLANES' Figuren <sup>3)</sup> mit den Durchschnitten der Stielwurzel in Verbindung stehen, sondern beliebige Theile des Hufeisens in seinem (seitlichen) Verlauf, welches über seine ganze Länge mit der Stielwurzel in nächster Verbindung steht. Nicht in einem Querschnitt, wie der erwähnten Fig. 8 von VILLANES, sondern im sagittalen (vor der Kopfbildung) oder frontalen Längsschnitt (nach dieser Bildung) kann man dieses Hufeisen der Länge nach getroffen sehen <sup>4)</sup>.

### Bildung der Brustmuskeln aus Larvenmuskeln.

Im ersten Abschnitt dieser Abhandlung habe ich kurz erwähnen müssen, dass nicht alle Larvenmuskeln früher oder später den Leucocyten anheim fallen, sondern dass gewisse Muskeln des Thorax diesem Schicksal entgehen, indem sie dem Eindringen der Leucocyten Widerstand leisten, um sodann eine weitere und grossartige Entwicklung anzutreten. Wir werden uns jetzt zu einer näheren Betrachtung dieses höchst eigenthümlichen und bis jetzt noch nicht erkannten, unter den Erscheinungen der Metamorphose einzig dastehenden Processes wenden müssen.

Die Entstehungsweise der imaginalen Brustmuskeln gehört zu denjenigen Punkten der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der

1) l. c., p. 321, Taf. 17, Fig. 1 *nc*.

2) l. c., p. 323 und 324.

3) l. c., Taf. XVI, Fig. 8 und Taf. XVII, Fig. 2.

4) Man erblickt dasselbe in dem äusseren, hollen, halbkreisförmigen, centralen Abschnitt des Längsschnittes durch das Ganglion opticum auf Taf. I, Fig. 3.

Fliegen, welche von den verschiedenen Autoren am ausführlichsten behandelt worden sind. Dadurch ist die Ausbildung der Muskeln von dem Zeitpunkt an, wo sie als eigenthümliche strangförmige Gebilde nicht zu verkennen sind, in den Hauptpunkten vollständig klargelegt worden, wenn auch in den Einzelheiten die Angaben vielfach auseinander gehen. Dies Letztere aber ist in viel höherem Maasse der Fall, wo es sich um die Frage nach der Herkunft der Muskelanlagen handelt. Während WEISMANN<sup>1)</sup> eine Entstehung aus den Producten der Körnchenkugeln annahm, liess KÜNCKEL D'HERCULAIS<sup>2)</sup> sie den Imaginalscheiben, GANIN<sup>3)</sup> dem Mesoderm dieser Scheiben entstammen; VIALLANES<sup>4)</sup> hingegen leitete sie aus den Producten einer Sprossbildung der Fettzellen her, welche Ansicht uns später noch beschäftigen wird. KOWALEVSKY<sup>5)</sup> endlich schliesst sich der GANIN'schen Auffassung an. Letztere ist sicher theilweise vollkommen richtig, doch hat sie die Hauptsache des Problems gar nicht gelöst, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil die beiden russischen Forscher, wie dies auch bei WEISMANN und KÜNCKEL D'HERCULAIS der Fall gewesen war, nur die mesodermalen Umhüllungen des Muskels in dessen Anlage erkannt und diese für die Anlage des Muskels selbst gehalten haben; die im Innern gelegene wirkliche Muskelsubstanz scheint ihnen entgangen zu sein.

In diesem Punkte hat nun VIALLANES entschieden einen bedeutenden Schritt vorwärts gethan, indem er — die Entwicklungsbilder an den Schnitten von den späteren Stadien an zurückverfolgend — bis zu jüngeren Stadien den Sachverhalt hat aufklären können, als seine Vorgänger dies gethan hatten. Dennoch hat ihn dies aus Mangel an noch zwei bis drei jüngeren Stufen nicht davor schützen können, zu vollständig falschen Deductionen zu gelangen; auch mag unzuweckmässige Färbung der Schnitte an diesem Misserfolg mit Schuld gewesen sein.

Wie VIALLANES habe ich die Stadien „à reculons“ untersucht und bin dabei über seine Anfangsstadien hinaus zu drei weiteren Stadien gelangt, welche mir das überraschende Resultat lieferten, dass es drei Paar Larvenmuskeln sind, welche durch eine besondere Umbildung zur Anlage der Brustmuskeln

---

1) WEISMANN, l. c., p. 201.

2) KÜNCKEL D'HERCULAIS, l. c., p. 196, 199.

3) GANIN, l. c., vergl. VIALLANES l. c., p. 236.

4) VIALLANES, l. c., p. 238.

5) KOWALEVSKY, l. c., p. 123.

werden. Bei der Schilderung dieses Processes schreite ich sofort zur Darstellung der aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien, ohne diese zuerst im Sinne der angewandten Untersuchungsmethode in umgekehrter Folge zu beschreiben, wie VIALLANES dies gethan hat, was zwar in solchen Fällen sehr zu empfehlen ist, wo der Zusammenhang der vorgeführten Stadien dem Autor selbst ziemlich wenig gesichert erscheinen dürfte — wie es den Anschein hat —, was indessen in unserem Falle durchaus überflüssig ist.

Bei der Larve wie bei der jungen Puppe können wir die regelmässige segmentale Anordnung der verschiedenen Muskeln des Abdomens, welche nur im 8. Segment Abweichungen unterliegt, auch im 3. und 2. Segment des Thorax wiedererkennen, während das erste Segment und das Kopfsegment der Larve bedeutende Abänderungen dieses Schemas aufweisen. Eine ausführliche Erörterung der Musculatur bei der Fliegenlarve liegt durchaus ausserhalb des Rahmens dieser Abhandlung. Ich will nur erwähnen, dass an der Rückenseite, unmittelbar neben dem Rückengefäss, beiderseits eine äussere und eine innere Gruppe von je drei gestreckten Schrägmuskeln gelegen ist, und zwar ungemein regelmässig und eng neben einander, in der Weise, dass, namentlich bei der äusseren Gruppe, jeder Muskel bei seinem schrägen Verlauf sich an der Grenze des nächsten Segmentes da inserirt, wo der Nachbar des entsprechenden Muskels von diesem Segment entspringt, indem also, mit andern Worten, die Insertionsstelle der Muskeln bei dem schrägen Verlauf immer genau um die Breite eines Muskels sich versetzt. Dabei convergiren die drei Muskelpaare der inneren Gruppe nach hinten, die der äusseren nach vorn. Diese drei Paar Schrägmuskeln der äusseren Gruppe nun sind es, welche im zweiten Thoraxsegment erhalten bleiben, um durch eine Reihe von Umgestaltungen und Entwicklungsprocessen zu den bedeutendsten Thoraxmuskeln der Imago, den Flügelmuskeln, zu werden. Wie dies zu Stande kommt, soll uns die folgende Schilderung klarlegen.

Während man bei einer ganz jungen Puppe an den Querschnitten durch die eben angedeuteten drei Paar Muskeln keine Merkmale entdecken kann, durch welche sie sich von den nächstliegenden oder von andern Muskeln wesentlich unterscheiden, und nichts an ihnen uns auf den Gedanken einer ganz anderen Bestimmung bringen könnte, so kann dies von einer Puppe, bei welcher die Gliedmaassen im Begriff sind, an die Oberfläche zu treten, nicht mehr behauptet werden. Es sind in der Muskelgegend des Rückens zwei Aenderungen aufgetreten, wodurch dies Stadium sich von dem vorhergehenden bezeich-

nend unterscheidet. Erstens hat sich mesodermales Gewebe <sup>1)</sup> in der Umgebung der äusseren Muskelreihe und namentlich zwischen den beiden Reihen entwickelt; zweitens zeigen die Muskeln selbst eine scheinbar geringe, jedoch wesentliche Veränderung. Zur Illustration dieses Stadiums möge Fig. 12, Taf. II dienen, in welcher die Hälfte der hinteren Randpartie eines (in Fig. 5, Taf. I abgebildeten) Querschnittes durch die Mitte des zweiten Thoraxsegments einer Puppe von der zweiten Hälfte des ersten Tages wiedergegeben ist. Die theils aus larvalem, theils aus imaginalem Gewebe aufgebaute Hypodermis fand in einem früheren Abschnitt (S. 54) bereits Erwähnung. Von den die Muskel- und Epithelfragmente einschliessenden Körnchenkugeln, sowie von „leeren“ Leucocyten sind die Elemente der Mesenchymwucherung deutlich zu unterscheiden; sie erstrecken sich beinahe an der ganzen inneren Seite der drei Muskeln entlang, wenn auch nicht gleichmässig stark angehäuft. An anderen Schnitten ist dies indessen nicht so der Fall, und bei einer vollständigen Durchmusterung ergibt sich die Mesenchymmasse in dieser Puppe als ein längliches und plattes Band, welches, in der Mitte breiter als an den Enden, schräg von hinten nach vorn und von aussen nach innen, an den drei Muskeln entlang verläuft; es beginnt hinten in unmittelbarer Nähe der Mesodermmasse der Flügelbasis (siehe Fig. 5 *mes*), um mit seiner Hauptmasse nach einander am linken, am mittleren und dann am rechten Muskel entlang zu laufen und neben diesem letzteren sein Ende zu erreichen, welches nur noch aus spärlichen Ausläufern der Zellschnüre besteht. Die einzelnen Mesenchymzellen sind meist breit spindelförmig, mit stumpfen Spitzen, mehr oder weniger eng an einander gelagert und je nachdem mehr polyedrisch oder mehr abgerundet auf dem Querschnitt. In den Lücken zwischen den Zellen sind hier und da einzelne Leucocyten zu bemerken, gleichfalls in kleinen Haufen neben ersteren.

Was die Muskeln selbst betrifft, so unterscheiden sie sich von allen anderen Muskeln nicht nur durch ihre längere Widerstandsfähigkeit gegen die Angriffe der Leucocyten, in welcher Hinsicht, wie wir oben gesehen haben, auch einige andere Muskeln bei ihrer fortwährenden Thätigkeit Bedeutendes leisten, sondern durch die Lage

---

1) Auch dies bis jetzt von meinen Vorgängern mit dem Namen „Mesoderm“ bezeichnete Gewebe fällt vollständig unter den von den HERTWIGS aufgestellten Begriff des „Mesenchyms“, so dass ich es vorziehe, mich dieser Bezeichnung zu bedienen, vergl. oben S. 64.

und Form ihrer Kerne. Diese haben nämlich nicht die gewöhnliche oberflächliche Lage, bei flach linsenförmiger Gestalt, sondern sie sind mehr oder weniger vollkommen sphärisch geworden und haben angefangen, sich um ein Geringes von der Oberfläche zu entfernen. Es hat sich hier also ein Zustand gebildet, welcher dem Verhalten der Kerne bei den anderen nicht mehr functionirenden Muskeln — welche sich von der Muskelmasse abheben, als wollten sie wegfliehen — vollständig entgegengesetzt ist. Es ist dies um so bemerkenswerther, als die persistirenden Muskeln mit ihrer Function als solcher vorläufig gleichfalls zu Ende sind, da in diesem Stadium eine Ablösung von ihrer vorderen Ansatzstelle bereits erfolgt ist, und zwar noch vor der Verdrängung der mit den Muskelsehnen in Verbindung stehenden larvalen Hypodermiszellen; dagegen ist nach hinten die Verbindung von Muskel und Haut noch unverändert erhalten.

Auch in der Muskelsubstanz ist indessen eine nicht minder wichtige Aenderung eingetreten. Sucht man an der Oberfläche des Muskels nach Spuren der Protoplasmareste, welche an den normalen Larvenmuskeln in der Umgebung der Kerne und dort auch noch im ersten Stadium oder kurz vor der Degeneration (siehe Fig. 17 obere Hälfte) zu erkennen sind, so wird man diese hier nicht mehr finden; dafür erscheint die differenzirte (contractile) Muskelsubstanz deutlicher feinkörnig, als dies beim Larvenmuskel der Fall ist, wo die gröbere Zeichnung auf das Mosaik der COHNHEIM'schen Felderung zurückzuführen ist. Es scheint somit, als wenn die nicht differenzirten Protoplasmareste des Muskels sich mit der contractilen Substanz vermischt haben; indessen kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben, ob auch die Querstreifung hier schon vollständig aufgegeben ist, weil ich nicht über Längsschnitte aus diesem Stadium verfüge, doch war an Quer- resp. Schrägschnitten durch die Muskeln einer Puppe von nahezu gleicher Entwicklungsstufe eine schwache Andeutung von Streifen noch zu bemerken. Jedenfalls werden wir sehen, dass bald auch davon durchaus nicht mehr die Rede sein kann.

In Fig. 17 tritt der Unterschied zwischen den persistirenden Muskeln und den darunter liegenden degenerirenden deutlich zu Tage. Die äussere Erscheinung der ersteren ist so charakteristisch, dass ich sie auch in der eben erwähnten nur wenig älteren Puppe sofort erkannte, obgleich hier die nächstliegenden Muskeln der inneren Reihe weniger weit in der Degeneration vorgeschritten und noch kaum von Leucocyten angetastet waren. An dieser Puppe zeigte sich recht deutlich, dass die verschiedenen und theilweise von einander auch

unabhängigen Entwicklungsprocesse des Körpers durchaus nicht gleichen Schritt halten, indem in dem einen Individuum das eine Organsystem, in einem anderen wieder das andere den übrigen in der Schnelligkeit der Entwicklung, sei es vorwärts oder rückwärts, den Rang abläuft. Denn bei dieser Puppe war neben den minder weit vorgeschrittenen Stadien der Muskeln eine viel weitere Entwicklung der Hypodermis nicht nur, sondern auch des Mesoderms der zukünftigen Flügelmuskeln zu constatiren. Letzteres zeigte insofern eine über obige Beschreibung hinausgehende Entwicklung, als es bei dem engen Zusammenliegen der bleibenden und der zerfallenden Muskeln zwar weniger kräftig zwischen diese beiden vorgedrungen war, dafür aber um so reichlicher sich in der Körperflüssigkeit zwischen Muskeln und Hypodermis entwickelt hatte, wobei es als lockere Masse genau so weit nach der Mittellinie reichte, als die neue Hypodermis sich über die zerfallende larvale ausgebreitet hatte. Seitlich aber, also in nächster Nähe des äusseren schmalen Muskels, hatte es sich zu einer compacteren Anhäufung ausgebildet, welche in eine viel innigere und breitere Communication mit dem mesodermalen Hauptlager der Flügelbasis getreten war, als dies im vorigen Stadium der Fall war. Ich kann mir das erste Auftreten des Mesenchyms in der Muskelgegend danach nur in der Weise vorstellen, dass von jenem mesodermalen Hauptlager anfänglich nur wenige Mesenchymzellen in die betreffende Muskelgegend wandern, sich dort allmählich in bestimmter Lage ansammeln, um sodann theils durch eigene Vermehrung, theils durch weiteres Nachwandern neuer Elemente, welche unter Anderem auch an der imaginalen Hypodermis entlang ziehen, zur grösseren Mächtigkeit sowie zu einer näheren Verbindung mit dem Hauptlager selbst zu gelangen <sup>1</sup>).

---

1) Ich darf hier eine Thatsache nicht unerwähnt lassen, welche geeignet sein dürfte, auf die (wenn auch sehr wenig wahrscheinliche) Möglichkeit einer anderen Entstehungsweise des betreffenden Mesenchyms hinzudeuten. Lateral an der Mesenchymwucherung von Fig. 12 entlang erstreckt sich ein eigenthümlicher zarter Strang, zum Theil wenigstens aus einem feinen Nerven bestehend, welcher von einer Bindegewebshülle umgeben ist. Diese letztere ist in Fig. 12 getroffen in der kurzen verticalen von der Linie *M<sup>p</sup>* durchzogenen Zellmasse (ganz links), und man sieht deren Zellen sich innig an diejenigen des Mesenchyms anschliessen. Der Nerv selbst war bis zu einer geringen Entfernung vom Rückenepithel zu verfolgen, rückwärts erstreckte er sich durch die ganze Höhe des Körpers, bis man das Stämmchen in der Bauchgegend zwischen dem Mesenchym verlor. Ob ein degenerirender oder ein erst neu angelegter



Ist in der zuletzt besprochenen Puppe die Verbindung der Muskeln mit der Hypodermis noch vollständig erhalten — bis auf den hinteren Ansatz des seitlichen Muskels, für welchen die betreffenden Hypodermiszellen durch die Ueberwucherung der neuen Hypodermis der Degeneration bereits anheimgefallen sind —, so finden wir in dem nächsten Stadium, über das ich verfüge, eine vollständige Ablösung der Muskeln von ihren früheren Sehnen, begleitet von einer allseitigen Umwachsung derselben durch das Mesenchym, welches in der Entwicklung mächtig vorwärtsgeschritten ist. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man Fig. 13 mit der vorigen Figur vergleicht. Es sind in dieser Fig. 13 die gleichen Theile der anderen Seite wie in Fig. 12 dargestellt und die beiden Figuren sind auf der Tafel so angebracht, dass sie zusammen bis auf die kleine Lücke in der Mittellinie — und abgesehen davon, dass sie verschiedenen Entwicklungsstufen angehören — den ganzen hinteren Randtheil eines Querschnittes wiedergeben. In Fig. 13 nun ist der Körper einzig von imaginaler Hypodermis begrenzt, wie denn überhaupt in diesem Stadium die larvale Hypodermis durchweg von der imaginalen verdrängt ist, und in nächster Nähe dieser Hypodermis erkennt man die Elemente des Mesenchyms, und zwar hauptsächlich um die drei Muskeln selbst angehäuft, jedoch noch nicht zu einer geschlossenen Masse verbunden, denn sowohl normale Leucocyten wie auch Körnchenkugeln sind in wechselnder Anzahl zwischen den Elementen des Mesenchyms anzutreffen. Die Gestalt dieser Elemente ist hier noch deutlicher als früher als eine unregelmässig spindelförmige zu erkennen, schlanker und an den Enden vielfach mehr gebogen als auf dem vorigen Stadium; ihre Länge beträgt 0,01 bis 0,02 mm, die Breite 0,003 bis 0,004 mm.

Betrachten wir die Muskelquerschnitte dieses Stadiums, so sehen wir erstens, wie die Kerne sich noch mehr der Kugelform genähert haben und die Oberfläche verlassen, ja theilweise sogar eine vollkommen centrale Stellung eingenommen haben, so dass sie jetzt im Stande wären, die ganze Muskelmasse bei etwaigen Lebensprocessen wieder vollständig zu beherrschen. Dann zeigt diese Masse selbst eine gröbere Körnelung als im vorigen Stadium; dabei ist von Quer- oder Längsstreifen, auch wo die Schnitte den Muskel ein wenig schräg treffen, keine Spur mehr zu entdecken; dass solche Streifung jetzt in der That vollständig fehlt, wird vollends zur Sicherheit durch die Bilder,

Nerv vorlag, blieb unentschieden, ich konnte nur feststellen, dass ihre Hülle mit dem Muskelmesenchym in continuirlicher Verbindung stand.

welche eine Serie von Längsschnitten durch dies selbe Stadium geliefert hat, auf welchen die der Länge nach getroffenen körnigen Muskelmassen die Streifung bestimmt aufweisen müssten, falls sie wirklich vorhanden wäre.

Noch zwei weitere Punkte dürften an den Muskeln unsere Aufmerksamkeit erregen. An der links gelegenen breitesten Muskelmasse sieht man den allerersten Beginn einer Zertheilung in zwei Massen, welcher offenbar vermittelt der Mesenchymzellen zu Stande kommt. Wir wissen, dass sich diese Muskeln aus einer Anzahl (von 4 bis 6, breitere Muskeln wohl bis 8 oder 12) secundärer Faserbündel von beinahe kreisrundem Querschnitt zusammensetzen, wie dies an den Enden des Muskels bei dem Uebergang in die Hautsehnen an den Tag tritt, wo die Trennung thatsächlich zu Stande kommt. Man könnte sich nun denken, dass die Wucherung des Mesenchyms den idealen Trennungsflächen entlang stattfände; doch findet diese Annahme in der durchaus gleichmässigen Beschaffenheit der ganzen Muskelmasse keinen weiteren Stützpunkt. Sicher ist indessen, dass die Wucherung weder zufällig ist — denn man sieht sie nicht nur an dem linken Muskel und in diesem Schnitt, sondern in fast allen und auch an den beiden andern Muskeln auftreten —, noch dass sie den Character eines Angriffes und des Anfanges einer Zerstörung seitens der Mesenchymzellen trägt — denn zu einer solchen könnte man viel eher eine Bethätigung von Seiten der Leucocyten erwarten, welche viel schneller als andere Elemente der Existenz der bis dahin so sorgfältig geschonten Muskeln ein Ende bereiten würden. Der weitere Fortgang der Entwicklung wird uns bald zeigen, dass die Deutung der Erscheinung als eines Angriffes wohl als unberechtigt ausgeschlossen werden muss.

Der zweite Punkt, der noch zu besprechen wäre, ist die Thatsache, dass neben vielen in der Grösse unverändert gebliebenen Muskelkernen auch einige viel kleinere, namentlich im mittleren Muskel zu bemerken sind, welche mit den kleinen der Muskelmasse zunächst gelegenen oder in diese Masse eingedrungenen Mesenchymzellen deshalb nicht verwechselt werden können, weil sie stets durch eine, wenn auch oft sehr schmale, so doch unverkennbare Brücke der Muskelsubstanz von der Oberfläche getrennt sind<sup>1)</sup>. Es ist also der Ge-

---

1) Man sieht zwei solche kleine Kerne in dem mittleren Muskel in der Mitte oben unmittelbar neben einander liegen; die sie von der Oberfläche trennende Substanzbrücke ist zwar gering, aber doch unzweifelhaft vorhanden, während die Zellen, welche am oberen Rande der linken

danke an eine Einwanderung von fremden Elementen, oder vielmehr von deren nackten Kernen, so gut wie ausgeschlossen; auch brauche ich nicht ausdrücklich zu betonen, dass an ein Eindringen von Leucocyten gar nicht zu denken ist, weil diese an ihrer groben Granulierung sofort zu erkennen sein würden. Dagegen liegt der Gedanke äusserst nahe, dass wir es in den viel kleineren sphärischen Kernen mit Theilungsproducten der grossen Muskelkerne zu thun haben. Beweisen lässt sich die Richtigkeit dieser Auffassung aus Mangel an fixirten Theilungsfiguren allerdings nicht, doch scheint mir andererseits auch kein triftiger Grund dagegen beigebracht werden zu können, und so muss zunächst auch hier die weitere Entwicklung, wenn möglich, für oder gegen sie entscheiden. Jedenfalls muss dabei als vollständig sicher betrachtet werden, dass die besprochenen kleinen „Kerne“ in der That solche sind und nicht etwa dunkle Zellen mit undeutlichem Kern <sup>1)</sup>).

Ein nur wenig älteres Stadium liegt in einer Serie von Längsschnitten vor; es unterscheidet sich in nur zwei Punkten von dem zuletzt beschriebenen. Die bei diesem eingeleitete Zertheilung der drei ursprünglichen Muskelmassen in mehrere Längsstränge vermittelt sich zwischendringender Mesenchymzellen ist hier bei der inneren Masse weiter vorgeschritten, so dass man bis zu vier solcher kernhaltiger Protoplasmastränge inmitten der Mesenchymwucherung erkennen kann; freilich ist dies auf den Längsschnitten nicht so übersichtlich, wie es sich auf Querschnitten würde dargestellt haben. Dagegen bemerkt man hier besser, als Querschnitte es zeigen könnten, dass die Stränge nicht genau von vorn nach hinten, sondern schräg verlaufen, und zwar sowohl schräg zur sagittalen Schnittfläche als in dieser Fläche selbst (dorso-ventral). Diese Aenderung der Lage wird sich bald, wie wir sehen werden, noch bedeutend steigern.

---

Muskelmasse (*M<sup>p</sup>*) in diese eindringen, von dem darüber liegenden Mesenchym nicht getrennt sind.

1) Für Diejenigen, welche geneigt sein möchten, diese Angaben an eigenen Präparaten zu prüfen, will ich nicht unterlassen, ausdrücklich zu betonen, dass die Bilder manchmal ausserordentlich trügerisch sind, namentlich an Schrägschnitten, wo kleine, von einem Plasmasaum umgebene Kerne auch innerhalb des Muskelplasmas zu liegen scheinen. Ich habe mich mit starken Linsen an solchen Stellen stets davon überzeugen können, dass diese Gebilde entweder über oder unter dem Muskelplasma gelegen waren. Es müsste, falls sie dennoch in den Muskel eindringen, ihr Zellkörper sich sehr rasch lösen, denn es fehlt jede Andeutung eines solchen Vorgangs.

Die in der Entwicklung nächstvorgeschrittene Puppe, die jüngste mit ausgestülptem Kopfe, welche ich untersucht habe, zeigt gleichfalls bedeutende Fortschritte in der Ausbildung der Flügelmuskeln. Erstens ist eine Trennung der von den drei Larvenmuskeln herrührenden Muskelanlagen zu Stande gekommen, welche theilweise von einer sehr bedeutenden, aber für die drei Anlagen verschiedenen Aenderung der Lage begleitet wird. Dabei ist auch die Zahl der jetzt isolirt in der Mesenchymmasse befindlichen Protoplasmacylinder bedeutend gestiegen. Wir finden also jetzt drei vollkommen selbständige Muskelanlagen in jeder Puppenhälfte: die innere hat die Richtung kaum merkbar geändert; sie zieht sich unweit der Medianebene von vorn nach hinten hart an der Hypodermis entlang und zeigt 6 isolirte Muskelstränge; letztere liegen nicht genau parallel der Längsachse der ganzen Anlage, sondern neigen sich von vorn nach hinten etwas ventralwärts; dabei liegen sie in einer Reihe dorso-ventral hinter einander, so dass die ganze Anlage sich auf dem Querschnitt als eine länglich-ovale Masse darstellt, welche mit ihrem grössten Durchmesser fast senkrecht auf die dorsale Fläche gerichtet ist; auf einem sagittalen Längsschnitt bildet die Anlage ein längliches Dreieck, indem die Muskelstränge nicht alle gleich lang sind, sondern von aussen nach innen an Länge zunehmen, was dadurch bedingt wird, dass sie einer nach dem andern in gleicher Nähe der dorsalen Fläche anfangen, aber alle nach hinten ungefähr auf demselben Niveau ihr Ende erreichen. Die längsten dieser Muskelstränge erreichen 0,45 bis 0,5 mm Länge bei 0,035 mm Dicke.

Die mittlere der drei Muskelmassen hat ihre Richtung bedeutend geändert, noch mehr die laterale, welche jetzt nahezu dorso-ventral, also senkrecht durch die Brust verläuft; in ersterer sind 2 Muskelstränge vorhanden, in letzterer deren 5. Die Form dieser Massen lässt sich nicht so genau feststellen wie bei der inneren Muskelanlage, doch besitzt die laterale wie die innere (mediale) die Gestalt einer länglichen und breiten, aber wenig dicken Masse, die mittlere dagegen mehr diejenige eines abgeplatteten Cylinders.

Man wird wohl nicht fehlgreifen, wenn man die bedeutende Verschiebung der Muskelmassen, welche sich für die weitere Entwicklung als durchaus maassgebend erweisen wird, mit der Thatsache der Ausstülpung des Kopfes, d. h. mit der Bildung des dabei frei gewordenen Raumes, sowie mit Wachsthumdifferenzen in der Hypodermis der Brust selbst in Zusammenhang bringt. Jedenfalls ist es nicht ohne Bedeutung, dass erst jetzt von einer innigeren Verbindung der Mus-

kelanlagen mit der Brust-Hypodermis als nur durch zarte und unregelmässige Mesenchymstränge die Rede ist. Es haben sich nämlich in diesem Stadium in sehr einfacher Weise höchst eigenthümliche Sehnen gebildet, welche für die weitere Ausbildung der Thoraxmuskeln eine ganz besondere und vielseitige Rolle zu spielen bestimmt sind, indem sie erstens den noch wenig ausgewachsenen Muskeln einen sicheren Halt bieten und dabei den vorher vollständig freien Muskeln die genaue Befestigung an den bestimmten Stellen der Haut ermöglichen, und indem sie zweitens das Wachsthum der Muskeln mit befördern helfen, theils wahrscheinlich, indem sie in der Richtung der zukünftigen Ansatzstellen einen Zug auf die Muskeln ausüben, theils indem sie sich an dem Zustandekommen einer ausgiebigen Ernährung der wachsenden Muskeln mit betheiligen. Bevor ich mich, anlehnend an einen günstigen Querschnitt aus einem nur wenig älteren Stadium (Fig. 14), zur näheren Besprechung dieser Sehnen wende, muss ich noch ausdrücklich erwähnen, dass ich mir wohl der Kluft bewusst bin, welche das zuletzt beschriebene Stadium von dem viel weniger ausgebildeten vorletzten trennt; indessen meine ich, dass man dennoch mit einiger Sicherheit es wagen darf, die Brücke zu schlagen. Die Spaltung der einzelnen Muskelcylinder, sowie das Auseinanderbiegen der drei Anlagen sind zwar nicht direct zu beobachten, und es wäre deshalb nicht unerwünscht gewesen, noch ein Zwischenstadium vorlegen zu können; doch scheint es mir, dass die Continuität der besprochenen Bildungen wohl nicht bezweifelt werden kann. Hierbei darf namentlich auf den eigenthümlichen Character der eigentlichen Muskelkeime hingewiesen werden, welche in ihrem Wesen unverändert geblieben sind und nur einen Schritt mehr auf der Bahn der weiteren Entwicklung gethan haben; dieser besteht darin, dass neben und an Stelle der Reihen von ziemlich grossen Kernen (von 0,008—0,01 mm Länge bei 0,007—0,008 mm Breite) sehr viele Reihen von bedeutend kleineren Kernen (0,002—0,0045 mm Länge) aufgetreten sind, welche letztere mit äusserst geringen Zwischenräumen longitudinal an einander gelagert sind, während auch die Reihen selbst manchmal nur um die Breite eines Kernes von einander entfernt liegen. Trotz dem Fehlen von Theilungsstadien resp. von Mitosen — welche auch an den Stellen der Präparate, wo eine sehr ausgiebige Zelltheilung thatsächlich stattfindet, nur ausnahmsweise zur Beobachtung gelangten — möchte ich den naheliegenden Gedanken einer genetischen Beziehung zwischen den beiden festhalten. Es lässt sich eben keine andere Entstehungsweise der dereinstigen definitiven Muskelkerne als durch Theilung der grossen

von den Muskelkernen der Larve abstammenden aufrecht erhalten. Ich muss hierauf bald noch zurückkommen und wende mich jetzt erst zur Besprechung des nächsten in Querschnitten vorliegenden Stadiums, welches zugleich zur Erläuterung des zuletzt besprochenen dienen mag.

Der Schnitt, von dem Fig. 14 einen Theil wiedergibt, ist so gewählt, dass man neben einander einen Querschnitt durch den oberen Theil der inneren, fast longitudinal verlaufenden Muskelanlage (rechts) und einen Schrägschnitt durch den Anfangstheil der mittleren Anlage zu Gesicht bekommt. Beide liegen, unfern der Hypodermis, eingebettet in der von Körnchenkugeln und nicht weniger von vollkommen scharfbegrenzten Fettzellen dicht erfüllten Körperflüssigkeit und sind als eigenthümliche Gebilde von allem Andern scharf zu unterscheiden. Die spezifische Muskelsubstanz ( $M^p$ ) zeigt sich auf dem Querschnitt mit nahezu kreisrundem Contour, auf dem Schrägschnitte länglich oval; die umgebenden Mesenchymzellen lassen bei der angewandten Vergrößerung ihren grossen sphärischen Kern nicht deutlich erkennen und stellen sich dar als durch Hämatoxylin (oder Picrocarmin an anderen Stellen der Serie) ziemlich dunkel gefärbte, mehr oder weniger eckige Flecken, welche zusammen eine sehr compacte Masse bilden, die sowohl nach innen, um den Protoplasmastrang, als nach aussen sehr scharf begrenzt ist. Dass in der im Querschnitt getroffenen Muskelanlage nur zwei Plasmastränge zu sehen sind, während in diesem Stadium doch deren 6 existiren, dies liegt daran, dass die vier übrigen erst hinter diesem Puppen-Querschnitt entspringen, zwei Schnitte weiter sind deren 3 getroffen, nach noch zwei Schnitten 4, im nächsten 5 und auf dem achten Schnitte hinter dem in Fig. 14 dargestellten finden wir alle 6 Muskelmassen schon dorsoventral hintereinander in der länglich ovalen Anlage eingebettet. Desgleichen wächst auch die Zahl der schräg getroffenen Plasmastränge in der linken Muskelanlage auf den folgenden Schnitten, doch steigt diese nur auf 2, während eine ähnliche schrägverlaufende Muskelanlage mit ebenfalls zwei Plasmasträngen um einige Schnitte weiter gleichfalls neben der inneren Muskelanlage entspringt, um wie erstgenannte schräg nach hinten und schwach lateral ventralwärts zu verlaufen. In diese beide scheint sich also die mittlere Anlage gespalten zu haben. Die äussere Anlage dagegen, welche, wie wir bereits gesehen haben, auch die am meisten vorn gelegene und fast genau dorso-ventral gerichtet ist, muss natürlich in den mehr nach vorn liegenden Querschnitten gesucht werden.

Wichtig ist nun, was uns die Figur hinsichtlich der jungen Muskelsehne lehrt. Sahen wir bereits in Fig. 13 an der Hypodermis in der



Nähe der persistirenden Muskeln eine eigenthümliche Verlängerung der der Membrana propria zugewandten Epithelfortsätze und ein damit verbundenes Zurückweichen dieser Membran nach innen, so lag uns darin schon der Beginn derjenigen Erscheinung vor, welche auf eine solche Weise ihren Abschluss in der Bildung der Sehne findet, dass dieses Auswachsen der Epithelfortsätze sich local bis zur Bildung eines von der Membrana propria überzogenen Zapfens steigert, welcher sich mit der Muskelanlage in Verbindung setzt. Wie in Fig. 13 sehen wir auch hier den schwach färbbaren Körper der Epithelzelle sammt Kern an der Oberfläche der Hypodermis gelegen, die dünnen und wenig regelmässig verlaufenden Fäden, zu welchen sich das basale Ende der Zellen umgebildet hat, ist dagegen äusserst in die Länge gezogen, so dass es beim ersten Blick eher als Bindegewebe oder elastisches Gewebe erscheinen würde, wozu auch das auf starker Lichtbrechung beruhende glänzende Aussehen mitwirkt. Wahrscheinlich hat sich die Substanz auch bedeutend verändert; das Verhalten der Membrana propria, welches auch an den anderen Sehnen dieser Brustmuskeln genau das gleiche ist, lässt über den epithelialen Ursprung dieses Sehngewebes keinen Zweifel bestehen. Unbeantwortet muss indessen vorläufig die Frage bleiben, ob das Epithel dem Muskel entgegenwächst, wofür das so frühe Auswachsen der Epithelzellen in Fig. 13 allerdings spricht, oder aber ob der Ansatz des künftigen Muskels an die Hypodermis früh zu Stande kommt und die Verlängerung der Ansatzstelle, also die Bildung der Sehne erst etwa nach der Ausstülpung des Kopfes und gleichzeitiger Ausdehnung der Brustwand durch Zug seitens der Muskeln, welche dieser Ausdehnung nicht sofort folgen können, zu Stande kommt. Die letztere Auffassung erscheint mir die plausiblere.

Wir müssen jetzt noch etwas genauer die Stellen bezeichnen, wo die verschiedenen Muskelsehnen sich befinden, wobei zu gleicher Zeit die Form und Länge dieser Sehnen zur Sprache kommen wird. Für die longitudinal verlaufenden inneren Muskelanlagen müssen wir uns dafür zu den vorhin besprochenen sagittalen Durchschnitten wenden. Die schmale vordere Sehne ist bei dem Ursprung dieser Muskelanlagen hart an der Hypodermis nur sehr wenig ausgebildet; ihre Insertion erstreckt sich von dem Vorderrand des zweiten Brustsegmentes sagittal bis zur Mitte dieses letzteren. Dagegen ist die hintere Sehne bereits mächtig entwickelt — was mit dem Absteigen des Thorax gegen das Abdomen hin im Einklang stehen würde; — sie entspringt der gegen das Abdomen geneigten hinteren Fläche des dritten Thoraxsegments und

erreicht eine Länge von 0,35 mm, also zwei Drittel der Länge der Muskelanlage selbst.

Die dorsalen Sehnen der beiden anderen Anlagen liegen in unmittelbarer Nähe der ersten, nur wenig mehr nach vorn und nach aussen; sie sind sowohl in den sagittalen als in den Querschnitten fast oder ganz der Länge nach getroffen; für die mittlere Muskelanlage besitzt sie eine etwa kegelförmige Gestalt (siehe Fig. 14), für die seitliche die eines platten breiten Bandes von 0,5 mm Länge. Die ventralen Sehnen liegen dagegen weiter auseinander; diejenige der fast vertical durch die Brust verlaufenden Muskelanlage liegt an der oberen Grenze des 2. Brustsegments seitwärts von dem Basaltheil des 2. Beinpaares, 0,4 mm breit und 0,6 mm lang; die ventrale Sehne der mittleren Anlage liegt mehr nach hinten lateral vom 3. Beinpaare. In der zuletzt besprochenen quergeschnittenen Puppe ist diese Sehne wie die Muskelmasse selbst in zwei getrennte Partien gesondert, welche die Länge von etwa 0,4 mm erreichen.

Die an Längs- und Querschnitten vorgeführten zukünftigen Thoraxmuskeln von ganz bestimmter Richtung und Ausdehnung stellen nun dasjenige Stadium dar, welches von den mir vorangegangenen Untersuchern als das jüngste zu erkennende beschrieben war. Denn obschon es scheinen könnte, als wäre VIALLANES in der Entdeckung jüngerer Stadien bedeutend glücklicher gewesen als WEISMANN, welcher die sich bildenden Muskeln als solche erst als sehr kernreiche längliche Stränge im Innern der Brust unterscheiden konnte, so kann ich mich bei genauer Betrachtung nicht davon überzeugen, dass VIALLANES' früheste Stadien jüngeren Datums sind als die hier zuletzt betrachteten, wenn er an ihnen auf den Querschnitten auch mehr zu unterscheiden vermocht hat, als es WEISMANN bei seiner einfachen Präparation möglich gewesen war. VIALLANES erkannte nämlich die centralen feinkörnigen und Kerne enthaltenden inneren Partien der Muskelanlagen innerhalb der aus sehr vielen dichtgelagerten Zellen zusammengesetzten umhüllenden Masse. Seine Stadien I bis IV unterscheiden sich nur durch die Anzahl dieser sich auf dem Querschnitt als kleine, helle Flecken präsentirenden Gebilde, die er als die künftigen Primitivbündel (*faisceaux musculaires*) vollkommen richtig gedeutet hat<sup>1)</sup>. Er beschränkt sich in den Betrachtungen ausschliesslich auf die Anlage

---

1) VIALLANES, l. c., p. 238—262; 1. Stadium: Fig. 2 und 3, Taf. 16; 3. Stad.: Fig. 12, Taf. 12; 4. Stad.: Fig. 2, Taf. 13, sowie (in Längsschnitt) Fig. 17, Taf. 5 und Fig. 2, Taf. 14. —

des inneren Brustmuskels, welche, wie wir schon gesehen haben, die sechs Protoplasmastränge nicht auf allen Querschnitten zeigt, sondern sie von vorn nach hinten eins nach dem andern erscheinen lässt. In Fig. 1, Taf. 12, mit nur einem hellen Fleckchen, sowie in der als zweites Stadium erwähnten mit zwei bis drei Flecken scheinen nur solche durch den verjüngten vorderen Theil der Muskelanlage geführten Schnitte vorgelegen zu haben. Was bei dieser Vermuthung maassgebend erscheint, ist die Anwesenheit von Fettzellen in der unmittelbaren Nähe der Muskelanlage in sämtlichen von VIALLANES beschriebenen Stadien, was sicher auf den Zeitpunkt nach der Ausstülpung des Kopfes schliessen lässt, wie denn auch bei der Beschreibung des ersten Stadiums der Anlagen die ganze Brusthöhle, abgesehen von den Producten der Muskelhistolyse, als von Fettzellen erfüllt geschildert wird, nachdem erwähnt worden ist, dass die Imaginalscheiben (also wohl auch die des Kopfes) gerade zur Entwicklung gelangt waren.

Dass VIALLANES die wirklichen früheren Stadien nicht beobachtet oder wenigstens nicht als solche erkannt hat, dies ist für seine Schlussfolgerungen verhängnissvoll geworden. Indem er sein I. Stadium als das jüngste betrachtete, sah er sich gewissermaassen gezwungen, sich unter den umgebenden Gebilden nach Elementen umzusehen, aus welchen sich die Muskelanlagen zusammengesetzt haben könnten, und so kam er, verleitet durch eine gewisse Aehnlichkeit, welche in seinen Präparaten die einzelnen Kügelchen (granules) der Fettzellen mit den Mesenchymzellen (cellules musculogènes) aufweisen, zu der falschen Vermuthung, dass diese beiden mit einander in genetischer Beziehung stehen müssten, wenn er auch selbst erklärt, das Problem noch nicht als gelöst zu betrachten, und zuerst den Beweis beigebracht wissen will, dass diese „granules“, welche wir bei der Degeneration der Fettzellen schon besprochen haben, wirkliche lebende Organismen wären. Trotz dieser Reserve hat die genannte Vermuthung ihn auf weitere Irrwege geführt, indem sie ihn von der Forschung nach anderen Möglichkeiten in Bezug auf den Ursprung der verschiedenen Elemente der Muskelanlage zurückhielt. War es ihm einmal wahrscheinlich geworden, dass die einzelnen proliferirenden Kügelchen der peripherischen, sich rascher als die centralen auflösenden Fettzellen nach ihrer Zerstreuung (dissémination) auf besondere Weise gruppirten und zu den Zellen der anfänglich cylindrischen Anlagen der Brustmuskeln wurden, so mussten auch die wenigen Kerne des helleren centralen Stranges gleichen Ursprungs sein. Diesen Strang selbst fasste er nur als eine

Anhäufung von Intercellular-Substanz auf, welche ohne bestimmte Grenze in die spärliche identische Substanz der umgebenden Zellanhäufung (aurèole) verlief, und welche die einzelnen Zellen dieser letzteren, anfänglich in geringem Maasse, aber allmählich immer umfangreicher in sich einschloss und durch besondere Wachstumsprocesse zu länglichen Reihen gruppirt, wobei die helle Substanz selbst alsbald eine fibrilläre Beschaffenheit annehmen und contractile Muskelsubstanz darstellen sollte.

Bin ich bei der Ausführlichkeit der VIALLANES'schen Betrachtungen gezwungen, einen Augenblick dabei zu verweilen, so brauche ich gegenüber seiner Auffassung hinsichtlich der möglichen Rolle der Fettkügelchen oder der mit ihnen vermischten Leucocyten nur zu betonen, dass in meinen eigenen Präparaten diese Gebilde durch Grösse (Fettkügelchen: 0,002 bis 0,006 mm, kleinste Leucocyten 0,009 mm) und Farbstoffreaction scharf von den Mesenchymzellen, welche 0,004 bis 0,005 mm Durchmesser zeigten und nur bei stärkeren Vergrösserungen ihren Kern aufwiesen, zu unterscheiden waren, und an eine Verwechslung nicht zu denken war; die in dieser Beziehung durchaus nicht geschmückte oder verschönerte Fig. 14 wird dies zur Genüge bestätigen, wenn auch an wenig prägnant gefärbten Schnitten eine grössere Aehnlichkeit vorhanden sein mag. Weniger begreiflich scheint mir indessen der Versuch, die contractile Muskelsubstanz von einer Intercellularsubstanz herzuleiten, ja noch weiter zu gehen und in der Schlussbetrachtung jenes Kapitels die Flügelmuskeln des Insects histologisch und morphologisch mit dem Bindegewebe, speciell mit dem Sehngewebe der Vertebraten, zu vergleichen, wobei die Muskelzellen den Sehnenkörperchen und die fibrilläre Muskelsubstanz der fibrillären Grundsubstanz der Sehne entsprechen würden.

Wie sehr nun auch zwischen bestimmten Bindegewebszellen und den animalen Muskelzellen auf Grund ihres mesenchymatösen Ursprungs ein hoher Grad von Verwandtschaft besteht, welcher an gewissen Objecten sogar im erwachsenen Zustand morphologisch zur Geltung kommt, so ist obiger Vergleich doch ganz unstatthaft, wenigstens durch keine bekannten Thatsachen zu begründen. Wie verschiedener Meinung man auch hinsichtlich des Entstehungsmodus des Sehngewebes und des fibrillären Bindegewebes überhaupt sein mag, so wird doch kaum Jemand die grosse Kluft verkennen, welche die junge, einheitliche, vielkernige Masse eines sich entwickelnden Primitivbündels von der aus vielen isolirten Zellen zusammengesetzten Anlage eines Bindegewebsstranges trennt, eine Kluft, welche in der Histo-

genese, d. h. in der durchaus verschiedenen Herkunft, eine ausreichende Begründung findet; auch hat der Differenzierungsprocess des werdenden Primitivbündels in Fibrillen und Muskelkörperchen mit der Differenzirung des Bindegewebes in Fibrillen und Bindegewebskörperchen histogenetisch nichts gemeinsames, mag man sich letztere als Abscheidung und Umwandlung von intercellularer Substanz oder als Auswachsen von zelligen Elementen denken. Der Unterschied zwischen beiden Arten von Fibrillen ist so gross wie die zwischen einem activ und einem bloss passiv thätigen Körper. Man könnte die fernere Verwendung desselben Wortes für die ungleichen Begriffe tadeln, wenn die Thatsache dieser Ungleichheit nicht so offenkundig wäre.

Man kann sich die irrige Auffassung VIALLANES' nur erklären aus seiner festen Ueberzeugung, dass die Brustmuskeln in der That auf die von ihm geschilderte Weise entstehen, nämlich durch Umwandlung von Intercellularsubstanz in Fibrillen und nachträgliche Gruppierung der hinzugehörenden Zellen. Er vergass dabei nur, dass ein solcher Vorgang bis jetzt noch von keinem Forscher beobachtet worden ist und mit der Entwicklungsweise des Primitivbündels, wobei das lebende Protoplasma zu den Fibrillen wird, auch in directem Widerspruch steht, so dass die Aussicht auf eine jemalige Entdeckung einer intercellulären Abstammung gewisser Muskelfasern eine äusserst geringe ist. Bei dieser Sachlage wäre eine strengere Prüfung der beobachteten Thatsachen wohl am Platze gewesen.

VIALLANES hat bei seinen Beobachtungen in den folgenden Punkten geirrt. Erstens hat er die feine Punktirung der hellen Flecke als Kennzeichen einer fibrillären Structur aufgefasst, ohne zu bedenken, dass diese sich auf dem Querschnitt als Felderung oder doch als Vereinigung von kleinen Kreisen zeigen müsste, während er Längsschnitte auf diese Frage hin nicht geprüft zu haben scheint. Wesentlicher ist, dass er ferner die ganz scharfe Grenze dieser hellen Flecke gegen das umgebende Gewebe übersehen und dadurch den ganz besonderen Character dieser centralen Massen verkannt hat. Drittens hat er die Kerne in den centralen Flecken fälschlich für ein und dasselbe wie die Zellen des umgebenden Gewebes gehalten, während er bei beiden das Kernkörperchen als den Kern auffasste. So konnte er denn das Hervorgehen der ersteren unmittelbar aus den umgebenden „*cellules musculogènes*“ annehmen; vielleicht hätte eine genauere Betrachtung der bestehenden Grössendifferenz zwischen ihnen ihn von dieser Folgerung zurückhalten können. Ich finde nämlich die umgebenden (Mesenchym-)Zellen durchgehends bedeutend kleiner (0.004 bis 0.005 mm) als die

oben (S. 105) erwähnten grossen Kerne der Muskelstränge, welche 0.008 bis 0.01 mm messen; dagegen sind sie wiederum erheblich grösser als die kleinen in Schnüren angeordneten Kerne, welche in der Fig. 14 in der schräg getroffenen Muskelmasse wiedergeben sind und in diesem Stadium überhaupt bei weitem überwiegen — im Querschnitt der Muskelmasse rechts in Fig. 14 sind ein Paar der seltenen grösseren Kerne zu sehen, welche in der Mitte zwischen den beiden zu stehen scheinen und mit für die genetischen Beziehungen zwischen beiden sprechen — und welche den geringen Durchmesser von 0.003 bis 0.005 mm besitzen. Auch ich habe nicht eine so grosse Anzahl von Entwicklungsstufen der Brustmuskeln kennen gelernt, um nicht die Möglichkeit einer Einwanderung der fremden Elemente in die präformirte Muskelmasse prüfen zu müssen, doch bin ich zu dem Resultat gelangt, dass eine solche nicht stattfindet, weder für das in Fig. 12 wiedergegebene Stadium, wie ich bei dessen Besprechung schon angegeben habe, noch für das jetzt behandelte. Auch auf den schönsten und dafür günstigsten Längsschnitten habe ich nie die geringste Thatsache beobachtet, welche auf eine solche Einwanderung hindeuten könnte. Von den inneren Kernreihen tragen auch die zuäusserst gelagerten stets vollkommen denselben Charakter wie die andern, sie verlaufen immer parallel der Oberfläche und von dieser durch eine wenn auch manchmal recht schmale Schicht von Protoplasma getrennt. Auch die Mesenchymzellen andererseits tragen in der unmittelbaren Nähe der Muskelstränge durchaus denselben Charakter wie in weiterer Entfernung; selten sind die Zellen der inneren Lage regelmässiger geschichtet, meist jedoch liegen sie auch hier wie überall sonst ziemlich unregelmässig durcheinander, wie dies einem jugendlichen Mesenchymgewebe ziemt. Ich muss also auch bis zu dieser Entwicklungsstufe meine Ansicht aufrecht erhalten, dass sämmtliche in dem künftigen Primitivbündel gelegenen Kerne von den ursprünglichen Kernen der einstigen Larvenmuskeln abstammen.

Obschon von diesem Stadium zum nächstbeobachteten vom 4. Tage (Fig. 15) ein bedeutender Sprung ist, namentlich in Bezug auf die relative Mächtigkeit von Muskelsubstanz und Mesenchym (siehe die Tafelerklärung), so weist doch der Vergleich des schräg getroffenen Muskels ( $M^p$  links) mit dem entsprechenden von Fig. 14 zur Genüge auf die Identität der sehr kleinen Muskelkerne hin. Aus den durch mächtiges Mesenchym getrennten Plasmasträngen sind nun die eng aneinander liegenden constituirenden Theile der definitiven Flügelmuskeln entstanden. Damit sind diese in ihrer charakteristischen Ge-



stalt zu Tage getreten. — Die genauere Beschreibung der Muskeln dieses Stadiums sowie ihrer endgültigen Ausbildung wird der zweite Theil dieser Abhandlung bringen.

### Weiteres Schicksal der Körnchenkugeln und Leucocyten.

Wir haben die schon in mehreren Capiteln zur Sprache gelangten Körnchenkugeln bisher immer verlassen im Zeitpunkte, wo sie von dem Orte ihrer Bildung, dem degenerirenden Organ oder Gewebstheil hinweg, zur regelmässigen Zerstreung durch den Körper gelangt waren. Es drängt sich uns jetzt die Frage auf, was aus diesen eigenthümlich beladenen Zellen wird und welche Bedeutung ihr Auftreten hat.

Es hat meiner Ansicht nach KOWALEVSKY hierauf theilweise eine ganz richtige, wenn auch nicht vollständig genügende Antwort gegeben. Indem er es vor der Hand unentschieden lässt, ob die Leucocyten nach Beendigung ihrer Verdauungsthätigkeit zur Gewebsbildung beisteuern, wovon er die Möglichkeit eingesteht, so sieht er jedenfalls die Hauptfunction der Körnchenkugeln in dieser Verdauung der unbrauchbar gewordenen Larventheile, ähnlich wie ich dies in meiner ersten Mittheilung in Hinsicht auf die Muskeln bereits angedeutet hatte. Es leuchtet wohl ein, dass eine rasche Auflösung dieser Theile und eine gleichmässige Vertheilung der in denselben niedergelegten, für die Oekonomie des Puppenhaushaltes unentbehrlichen Kräfte durch die Hülfe der Leucocyten ausserordentlich begünstigt wird und ohne sie unmöglich in der erforderlichen Frist besorgt werden könnte. Die bereits in meiner ersten Mittheilung ausgesprochene Vermuthung, dass in der That eine solche Verdauung zu constatiren sei, fand sich in KOWALEVSKY'S Angaben bestätigt. Ich hatte mein Urtheil gestützt auf das eigenthümliche Bild, welches viele Leucocyten bereits am dritten und vierten Tage nach der Verpuppung zeigten, zu welcher Zeit der bei weitem grösste Theil der Körnchen noch strotzend mit Gewebsballen gefüllt ist. Die betreffenden Blutkörperchen nun zeigten bei auffallend bedeutenderer Grösse im Innern des körnigen Protoplasmas theils kleine Vacuolen, theils noch kleine Körnchen der incorporirten Masse; und nicht nur an besonderen Stellen des Körpers, wie in den Beinspitzen, sondern mitten zwischen den andern Körnchenkugeln fanden sich jene „leeren“ Zellen, welche offenbar mit ihrer Aufgabe bereits fertig zu sein schienen. Wenige Tage später traf ich mehrere

der eben beschriebenen Leucocyten in einem noch anderen Zustande an, nämlich entweder ganz ohne oder doch mit zerfallenem oder nicht mehr färbbarem Kern, während die anderen „leeren“ oder noch vollen Leucocyten den Kern schön gefärbt zeigten (Fig. 15 *l'*). Ich möchte vermuthen, dass in diesem Falle die Leucocyten, sei es an den Folgen der Ueberbürdung mit Nahrungsstoffen, sei es aus anderen Gründen, selbst der Degeneration unterliegen.

Eine andere Erscheinung deutet auch für einen Theil derjenigen, welche bis dahin noch in voller Thätigkeit der Verdauung sind, auf ein ähnliches Loos. Ich fand nämlich am vierten und fünften Tage zwischen den echten Körnchenkugeln mit färbbarem Kern eine bedeutende Anzahl von Körnchenhaufen, an welchen ich weder den Kern noch den feinen Protoplasma-Ueberzug entdecken konnte, die ich mir nur durch Zugrundegehen des betreffenden Leucocyten erklären kann, wenn man nicht annehmen will, dass dieser die früher incorporirten Ballen einfach wieder von sich gegeben hat. Immerhin ist diese Beobachtung insofern von Wichtigkeit, als sie zu zeigen scheint, dass auch ohne dauerndes Zuthun der Leucocyten die Gewebstrümmer durch die auflösende Wirkung der Körperflüssigkeit zur Verdauung gelangen können. Denn man findet nach dem achten bis zehnten Tage von diesen nackten Trümmerballen ebensowenig eine Spur mehr wie von den ächten Körnchenkugeln.

Nun fand ich solche nackten Körnchenhaufen namentlich häufig an solchen Stellen, wo sie als Nahrung für die wachsenden Organe unmittelbar Verwendung finden konnten, dagegen noch nicht in einer Zeit, wo dieses Wachsthum kaum angefangen hatte. Solche Theile sind u. A. viele Stellen der Hypodermis (Fig. 13 und 14 bei *h'*), die Geschlechtsorgane und die Thoraxmuskeln. Bei letzteren sind es namentlich die später zu beschreibenden eigenthümlichen Hautsehnen, welche zwischen ihren geschlungenen Fasern einen vorzüglichen Raum für die Körnchenkugeln darbieten, der denn auch von unzählig vielen eingenommen wird (Fig. 14 und 15 bei *S*). Unter diesen fehlen nun auch die eben erwähnten nackten Haufen nicht, und es schien mir, als ob deren Anzahl den eingeschlossenen gegenüber in den nächsten Tagen noch zunähme. Ich glaube berechtigt zu sein, aus dieser Beobachtung den Schluss zu ziehen, dass nicht die rasche Verdauung der Gewebstrümmer der einzige Zweck der Incorporation derselben seitens der Leucocyten ist, sondern dieser gleichfalls sich darin äussert, dass das Baumaterial für die nahrungsbedürftigen imaginalen Gewebe von den Leucocyten an Ort und Stelle geschafft wird, so dass erstens

der Raum für neue Gestaltungen frei wird und zweitens die zu verdauenden Theile innerhalb des Wirkungskreises der Stoffwechselproducte aller in kräftiger Thätigkeit verkehrenden neuen Gewebe gerathen.

Doch hiermit scheint die Thätigkeit der Leucocyten noch nicht erschöpft zu sein. Nicht alle wachsenden Theile sind so gut im Stande, die relativ mächtigen Körnchenkugeln als Nahrung zu verwenden, wie dies bei der lockeren Hypodermis an verschiedenen Stellen oder bei den erwähnten Muskelsehnen der Fall ist. Auch mag nicht jedes Gewebe dazu genügende verdauende Kraft besitzen. Solchen Geweben scheint nun in anderer Weise geholfen zu werden, ohne dass sie auf die nährnde Zufuhr von „fester Substanz“ zu verzichten brauchen.

Schon an den eben ausgestülpten Beinen können wir die Beobachtung machen, dass nicht Körnchenkugeln allein hineinwandern. Die „leeren“ Leucocyten, welche vor dem Hervortreten der Körperanhänge im Mesenchym gelagert waren und selbst noch im Stadium der Figuren V und VI durch dasselbe zurückgehalten wurden, treten nach vollendeter Ausstülpung in das Lumen der Extremitäten über, um rasch bis in die Spitze derselben zu gelangen; erst später folgen dann auch die schwerfälligeren Körnchenkugeln<sup>1)</sup>.

Ob nun diese Leucocyten bloss in die Beine hineinwandern, um später mit den zu leeren Leucocyten zurückverwandelten Körnchenkugeln zu den Blutkörperchen der Fliege zu werden — wobei sie natürlich zum weitaus grössten Theil das Bein wieder verlassen müssen —, oder ob sie in dessen Lumen selbst zerfallen und dadurch den Nährgehalt der Körperflüssigkeit erhöhen, dies mag dahingestellt bleiben. In Hinblick jedoch auf die Hunderttausende von in den Fettzellen befindlichen Leucocyten ist eine Erhaltung Aller für die Fliege wohl kaum anzunehmen. Sehr erwünscht also müsste uns eine sichere Kunde über irgend eine Art des Untergangs eines Theiles der unerhört vielen Leucocyten sein.

---

1) Ohne hier ausführlicher auf die oben berührte Frage der mehr oder weniger raschen Verdauung innerhalb der Leucocyten zurückkommen zu wollen, muss ich doch beiläufig bemerken, dass mir die Thatsache, dass — sowohl in den Beinen wie zwischen den Zellen der Speicheldrüsen — die „leeren“ Leucocyten meist weiter vorgeschritten gefunden werden, viel einfacher durch ihre grössere Leichtigkeit in der Bewegung als durch die Annahme einer raschen Verdauung auf der kurzen Strecke (wie es KOWALEVSKY will) erklärt zu werden scheint.

Dies glaube ich nun in der That gefunden zu haben. Ich sah nämlich an den verschiedensten Stellen des Epithels — ob zwischen den Zellen oder innerhalb derselben war nicht bestimmt auszumachen, doch halte ich ersteres für wahrscheinlicher — grössere und kleinere, aber immerhin winzige Körnchen, welche sich intensiv färbten und dadurch sowie durch ihre Lage im Innern eines ziemlich breiten Hofes scharf von der Umgebung abstachen. Diese Gebilde waren in der Regel um so kleiner, je tiefer sie im Epithel gelegen waren. In der von der Körperflüssigkeit bespülten Zone dieses Epithels waren ausser der grössten Art dieser Körper hier und da auch Leucocyten zu beobachten; letztere überragten die ersteren nur wenig an Grösse. In den tieferen Regionen lassen sich solche normale Leucocyten niemals beobachten.

Ich trage nun keinen Augenblick Bedenken, die fraglichen Gebilde für degenerirende Leucocyten zu halten, welche, ihrer angeborenen Neigung in die Gewebe einzudringen Folge leistend, diesmal keine Beute erlangen, sondern selbst das Opfer ihrer Activität werden. So sind sie auch hier dem Zwecke des Ganzen untergeordnet und erfüllen in dieser Rolle einen gleichfalls wichtigen Theil ihrer Thätigkeit als Vertheiler des vorhandenen Nährstoffes in dem auf sich selbst angewiesenen Haushalt des Puppenkörpers.

Die Gewebe, denen die Ernährung durch Leucocyten zu Gute kommt, sind — ausser einzelnen Nerven (z. B. denjenigen der Antennen) und dem wachsenden Mesenchym von Kopf und Brust (wenigstens wahrscheinlich) — hauptsächlich die Epithelien und zwar von den verschiedensten Stellen des Körpers. Ich habe die Erscheinung angetroffen in der Hypodermis, sowohl in den Imaginalscheiben als an der Oberfläche (Fig. 15<sup>l\*</sup>), im Pharynx (Fig. 8<sup>l\*</sup>), in der Augenblase in der Umgebung des Augenepithels (Fig. 9<sup>l\*</sup>) sowie an dem gleichen Ort nach der Bildung des Kopfes (Fig. 10<sup>l\*</sup>), im Rüssel, ferner im Epithel des Rectums und der Rectalpapillen, sehr reichlich in dem sich ausbildenden Geschlechtsgang und endlich im Hauptstamm des Tracheensystems, sowie in einem der Stigmata. Stets waren es schnell wachsende und also in kräftigem Stoffwechsel befindliche Theile, in welchen die Leucocyten zu Grunde gingen, und dies deutet einerseits auf die Nützlichkeit der Erscheinung, andererseits erklärt es die That- sache, dass in diesem Falle nicht die Leucocyten — wie bei den nicht mehr functionirenden oder unnütz gewordenen Theilen — sondern das normale Gewebe im Kampfe um's Dasein siegte. Es folgt aber weiter daraus, dass KOWALEVSKY nicht ganz Recht hat, wenn er behauptet,

dass nur die nicht mehr functionirenden Organe von den Leucocyten angefallen werden. Der Anfall ist auch in den hier beschriebenen Fällen nicht zu leugnen; der Sieg dagegen entscheidet sich in anderer Weise.

Obgleich der Process der inneren Metamorphose als Ganzes sich nicht in zwei Perioden zeitlich trennen lässt, deren eine den Zerfall der Larvenorgane, deren andere die Ausbildung der Imaginalanlagen in sich schliesst — und zwar deshalb nicht, weil die verschiedenen Organe sich in Bezug auf eine solche Trennung zeitlich sehr verschieden verhalten, Degenerations- und Regenerationsprocesse also vielfach ineinander greifen —, so hielt ich es dennoch zur leichteren Orientirung in dem Complex der gleichzeitigen Erscheinungen für zweckmässig, an der von WEISMANN vorgenommenen Trennung der Gesamterscheinung festzuhalten und nach einander die „Bildung der Puppe“ und die „Ausbildung“ derselben zur Imago zu behandeln. Mit dem Obenstehenden habe ich, so weit mir dies bis jetzt möglich war, die erste dieser beiden Aufgaben erfüllt. Wenn auch einige Organe noch unbesprochen blieben — wie das Herz, welches keinen eingreifenden histologischen Aenderungen unterliegt, der guirlandenförmige Strang und die grossen subdermalen Zellen, über deren Degenerationsweise ich noch nicht ganz ins Klare gekommen bin — so habe ich doch in Vorliegendem für die meisten übrigen Organe und Gewebe die Schilderung bis zu dem Punkte zu führen versucht, wo der unverkennbare Keim der Imago sich herausgebildet hatte, also die Imago „in nuce“ als Ganzes an Stelle der Larve getreten war. Die Ausbildung dieser jungen Imago gehört sodann dem zweiten Theile an, welchen ich demnächst zu veröffentlichen hoffe. — Will man mir entgegenhalten, dass ich den ersten Abschnitt nicht als Bildung „der Puppe“, sondern „der Imago“ hätte bezeichnen müssen, so habe ich dagegen nichts einzuwenden, denn der Begriff „Puppe“ ist in diesem Falle den inneren Erscheinungen gegenüber sehr schwankend. Will man als Puppe das gelten lassen, was an seiner Oberfläche die Puppenhaut absondert — was logisch wohl das richtigste ist — so muss man in der That die Puppe schon als gebildet betrachten, sobald der Kopf hervorgestülpt ist; denn dies ist der Zeitpunkt des Abhebens der Puppenhaut, an deren Bildung sich indessen auch das larvale Epithel des Abdomens theiligt, zu einer Zeit also, wo die Hypodermis des Abdomens noch zum weitaus grössten Theile aus larvalem Epithel besteht, die „junge Imago“ also auch als Körper noch nicht fertig ist. Da indessen diese Erscheinungen äusserlich nicht zu erkennen sind, so hat man es sich

zur Gewohnheit gemacht, von der Puppe zu reden, sobald die Chitinhaut der Larve zur Tonne erhärtet ist. Diese Ausdrucksweise wird aus praktischen Rücksichten wohl kaum bald aufgegeben werden, obschon sie falsch ist, was bei einem Vergleich mit der Schmetterlingspuppe sofort in die Augen fällt. — Ich habe also die Bezeichnung Puppe, als die dehnbarste, nur deshalb gebraucht, um nicht gleich Anfangs zu weitläufigen Auseinandersetzungen schreiten zu müssen.

Um mit wenigen Worten hier noch das Hauptsächlichste der bis jetzt mitgetheilten Resultate meiner Untersuchung zusammenzufassen, so erinnere ich erstens an den Nachweis einer activen Betheiligung seitens der Leucocyten an der Zerstörung und Verdauung der Larvenorgane — welche Erscheinung KOWALEVSKY und ich unabhängig von einander festgestellt haben —; ferner an die Ernährung vieler Epithelien durch eingewanderte und zur Auflösung gelangende Leucocyten. Zweitens muss ich betonen, den Beweis geliefert zu haben, dass der imaginale Thorax keine Neubildung im alten Sinne ist, sondern in einer Art zur Bildung gelangt, welche zwar sehr von derjenigen bei den ametabolen Insecten und den Tipuliden abweicht, sich aber morphologisch vollständig damit vergleichen lässt. Namentlich scheint mir durch meine Befunde für den Nachweis eines nie unterbrochenen Zusammenhanges von larvaler und imaginaler Körperwand vieles erbracht zu sein, was auch für den Kopf gilt, der als paarige Einstülpung des Schlundes angelegt und am Ende des zweiten Tages einfach umgestülpt wird. Ein Zusammenwachsen von imaginalen Hypodermisstücken, ohne Vermittlung der larvalen Hypodermis, wie man dies bis jetzt angenommen hat, findet nicht statt.

Endlich kann ich als nicht unwichtiges Resultat hervorheben, dass im Gegensatz zu den bisherigen Angaben nicht alle Larvenmuskeln zu Grunde gehen, sondern dass von den dorsalen Muskeln des zweiten Thoraxsegmentes (Flügelsegmentes) drei Paar bestehen bleiben, sich unter zeitweisem Verlust der Querstreifung regeneriren, um sodann zum Mittelpunkt einer die umhüllenden Theile liefernden Mesenchymwucherung zu werden und sich zu den specifisch gebauten Flügelmuskeln der Imago definitiv zu gestalten. Der mächtige Unterschied im Bau dieser Flügelmuskeln von den anderen, theilweise auch thoracalen, aber vom Mesenchym stammenden Muskeln, lässt sich danach also auf eine durchaus verschiedene Abstammung zurückführen.

---



### Nachschrift.

Von dem weitaus grössten Theile der vorliegenden Abhandlung war Ende Juli das Manuscript vollständig abgeschlossen, als ich von der inzwischen (Ende Juni) erschienenen ausführlicheren Arbeit KOWALEVSKY'S Kenntniss bekam. Auch die wenigen, noch nicht vollständig ausgeführten Capitel meines Aufsatzes waren indessen schon zu weit gediehen, um diese wichtige Arbeit noch genügend zur Berücksichtigung gelangen zu lassen. Ich muss also hier noch eine kurze Besprechung derjenigen unserer Resultate folgen lassen, welche in beiden Abhandlungen zur Sprache gekommen sind. Es gilt dies von der Degeneration sämtlicher specifischen Larvenorgane (excl. Fettzellen), ferner von den Processen am Darmtractus, drittens von der Bildung von Kopf, Thorax und Abdomen und endlich vom Ursprung der Flügelmuskeln.

Was zunächst die D e g e n e r a t i o n der Larventheile betrifft, so sind in der Hauptsache unsere Resultate in erfreulicher Weise in Uebereinstimmung, wie ich dies in Bezug auf die Muskeln ja schon mehrmals hervorzuheben im Stande war. Da KOWALEVSKY den Neapeler Jahresbericht nicht zu kennen, wenigstens nicht zu benutzen scheint, so wird er für seinen Theil zu dieser Erfahrung um mindestens ein Jahr später gelangt sein, als es sonst der Fall gewesen wäre. — Sowohl für die Muskeln als auch für die anderen Larvenorgane sind die Abweichungen in unseren Berichten von zu geringer Bedeutung, als dass ich mich hier nicht grösstentheils darauf beschränken könnte, für den Vergleich auf die Originale selbst hinzuweisen; es müssen indessen drei Punkte davon eine Ausnahme machen.

In Bezug auf die Degeneration der Speicheldrüsen habe ich, trotz der relativ grossen Zahl der Schnittserien der ersten Tage, das Anfangsstadium des Leucocyten-Anfalls nicht kennen gelernt; es geht nach KOWALEVSKY'S Beschreibung sehr rasch vorüber, bei den von mir untersuchten Sommerpuppen wohl besonders rasch. Durch KOWA-

LEVSKY's Angabe, dass die Degeneration der Speicheldrüsen unmittelbar nach dem Hervortreten des Kopfes erfolgt, fällt der oben erwähnte scheinbare Widerspruch zwischen unseren bisherigen Angaben hinweg.

Zu vollständig übereinstimmenden Resultaten sind wir gelangt in Bezug auf die Degeneration der Hypodermis, wovon KOWALEVSKY freilich bis jetzt nur diejenige des Abdomens besprochen hat; ich hebe besonders die sowohl von ihm wie oben von mir in den Vordergrund gestellte Thatsache hervor, dass die junge Hypodermis schneller wächst, als die alte verschwindet, die zellige Körperwand also niemals eine Unterbrechung aufweist.

In dritter Linie muss ich in Sachen der Degeneration noch einen Augenblick bei der Frage verweilen, warum gewisse Organe, nämlich die nicht mehr functionirenden Larvenorgane, von den Leucocyten zerstört, andere dagegen, nämlich die imaginalen Theile, verschont bleiben. KOWALEVSKY hält hinsichtlich dieser Frage bestimmt an seiner oben erwähnten Meinung fest, dass letztere in der That gar nicht angegriffen werden. Wie wir oben gesehen haben, ist diese Auffassung wenigstens für das imaginale Epithel nicht richtig. Hier findet in der That ein Angriff statt, die Leucocyten nehmen so gut wie andern Orts den Kampf auf, welcher jedoch in diesem Falle mit ihrem Unterliegen endet, weil der kräftigere Stoffwechsel des Epithels den Sieg davon trägt. Dass, wie KOWALEVSKY vermuthet, etwaige für die Leucocyten giftige Stoffwechselproducte der imaginalen Gewebe hierbei eine Rolle spielen, lässt sich sehr gut denken; insofern ist der von ihm herangezogene Vergleich mit dem Kampfe der Leucocyten mit abgeschwächten und mit virulenten Bacterien sehr glücklich; doch unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass sie auch mit virulenten Bacterien den Kampf wagen, allerdings mit noch weit rascher eintretendem ungünstigen Erfolg. Es wäre somit gerade die von KOWALEVSKY erwähnte Erscheinung einer sich steigernden Immunität der Leucocyten gegen die Virulenz ja nur unter der Bedingung zu begreifen, dass anfänglich wenigstens einige der Leucocyten in einem solchen Kampfe Sieger bleiben und die Eigenschaften, welche dies möglich machten, auf ihre Nachkommen vererben, wobei die relative Zahl der immunen Leucocyten natürlich bedeutend gesteigert wird<sup>1)</sup>. Es muss also bei

---

1) Eine andere Sache wäre die Vererbung auf die Person einer zweiten Generation, welche nach CIENKOWSKY und KOWALEVSKY bewiesen sein soll, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

KOWALEVSKY eine Verwechslung der Begriffe, Sieg und Angriff stattgefunden haben, welche ich näher zu beleuchten hier nicht unterlassen durfte.

Ueber die Um- und Neubildungsprocesse am Darm kann ich mit wenigen Worten auskommen, weil KOWALEVSKY keine bedeutenden Aenderungen in seine früher schon ziemlich ausführlich mitgetheilten Auffassungen hineingebracht hat. In einem Punkte indessen — nämlich dem Zeitpunkt des Zerfalls und völligen Verschwindens des larvalen Epithels des Hinterdarmes — ist er meiner Auffassung insofern bedeutend näher gerückt, als auch er jetzt betont, dass die auswachsenden imaginalen Theile in steter Continuität mit dem zwar zerfallenden, aber noch nicht weggeschafften larvalen Epithel stehen, so dass eben so wenig im Darmrohr wie in der Hypodermis je eine Lücke vorhanden ist.

Ferner noch einige Worte über die Bildung der epithelialen Körperbedeckung der jungen Imago. In Bezug auf das Abdomen haben wir eine vollkommene Uebereinstimmung erzielt. Ob dies in Bezug auf Thorax und Kopf auch der Fall ist, darüber wage ich keine Entscheidung. Was KOWALEVSKY von den austretenden Imaginalscheiben resp. Gliedmaassen, sowie von der Kopfblase vor und nach der Ausstülpung abgebildet hat, stimmt mit meinen eigenen Figuren und Präparaten ja vollständig überein, er hat sich jedoch darüber nur höchst vorübergehend ausgesprochen, ein paar Mal das Ausstülpfen der Kopfblase erwähnt, welcher Ausdruck schon von WEISMANN in ganz anderem Sinne gebraucht worden ist. Ob ihm indessen die Art der „Umstülpung“ dieser Kopfblase klar geworden ist, das kann man aus dem Text nicht herausfinden. Dasselbe gilt von der Art und Weise, wie die Gliedmaassen an die Oberfläche gelangen. Auch von der Degeneration des larvalen Thorax-Epithels, sowie von der Wucherung der Thoraxabschnitte der Imaginalscheiben redet er mit keinem Worte. Ich hege die Vermuthung, dass KOWALEVSKY, wenn er die Bildungsweisen von Kopf und Thorax vollständig erkannt hätte, sich gleich in dieser ersten Hälfte seiner Arbeit darüber ausführlich ausgesprochen haben würde, weil ihm dabei die grosse Vereinfachung, den älteren Ansichten gegenüber, in die Augen gefallen sein müsste. In dieser Ansicht werde ich bestärkt durch eine Aeusserung hinsichtlich gewisser imaginaler Theile, welche ihm in einem der abgebildeten Querschnitte vorlagen und welche er „nicht gut zu deuten weiss“<sup>1)</sup>.

1) l. c. p. 550, Taf. XXVI, Fig. 13, *im* (oben).

Nun wird ein blosser Vergleich seiner Figur mit meiner Fig. 5 sofort zeigen, dass diese Theile nichts anderem als dem thoracalen Abschnitt der Flügelscheiben angehören können, welcher hier schon an die Oberfläche gelangt ist. Uebrigens ist K. auch über einen anderen Theil dieser Figur im Unklaren geblieben, ohne dies indessen selbst zu bemerken; die von ihm als „die seitlichen Theile der Prothoracalscheiben“ gedeuteten imaginalen Theile<sup>1)</sup> haben nämlich mit diesen nichts zu thun; letztere liegen auf diesem Schnitt noch ganz in dem hier gemeinsamen peripodalen Raum eingeschlossen, wie in meiner Fig. 6; die ersteren imaginalen Theile dagegen sind thoracale Theile von der Mesothoracalscheibe, d. h. vom zweiten Beinpaare. Ich glaube aus dieser Verwechslung mit einiger Wahrscheinlichkeit ableiten zu können, dass die Thoraxbildung KOWALEVSKY bis dahin noch nicht vollkommen klar gewesen sein kann, wenn er auch über die Continuität zwischen Imaginalscheibe und alter Hypodermis eine bessere Vorstellung gehabt haben wird als VIALLANES. Es war dies bei dem Besitzer solcher Schnitte, wie der in Fig. 12 und 13 abgebildeten, auch nicht anders zu erwarten. Beide beziehen sich nämlich genau auf das günstige von mir in der einen Querschnittserie (Fig. 5—7 und Holzschnitt IX—XI) fixirte Stadium des Ausschlüpfens der Gliedmaassen.

Bei dem wenigen Positiven, was KOWALEVSKY über Kopf- und Thoraxbildung mitgetheilt hat, bleiben hierüber also seine weiteren Ausführungen abzuwarten.

Noch stärker als früher betont er jetzt die mesodermale Abstammung sämtlicher Thoraxmuskeln. Die anfänglich zerstreuten und von speciellen imaginalen Keimen (also nicht von den imaginalen Hypodermisinseln) abstammenden Mesoderm- (Mesenchym-)zellen sollen sich allmählich zu Strängen vereinigen, die erst bei einem gewissen Umfang auf dem Querschnitt sichtbar werden; ja sie sollen sogar bei durchsichtigen Formen von Dipteren, wie *Corethra*, auf dem Schnitt auch dann noch nicht als eigene Bildung zu erkennen sein, wenn man sie beim lebenden Thier bereits hat durchschimmern sehen. Scheint dies nun in der That nicht sehr dafür zu sprechen, dass sie von KOWALEVSKY blos deshalb auf dem Schnitt nicht gefunden wurden, weil die wirklichen ersten Anlagen von ihm nicht erkannt

1) l. c., p. 550, Tafel XXVI, Fig. 13 *pr*, rechts jedoch *im* bezeichnet.

sind, indem diese auf dem Schnitt eben für gleichgültige Larvenmuskeln angesehen wurden? Denn erst wenn sich um diese persistierenden Muskeln die Mesenchymzellen angehäuft haben, dann fällt auch auf dem Schnitt diese Masse als eine besondere Bildung auf; dennoch ist das Mesenchym, wie wir oben gesehen haben, nicht die Hauptsache. Ich hege die Hoffnung, dass KOWALEVSKY demnächst in diesem wichtigen Punkte meiner Auffassung wird beistimmen können.

Amsterdam, Anfang Januar 1888.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Buchstabenverzeichnis.

<p><i>abd</i> Abdomen.  <i>ant</i> Antenne.  <i>Aub</i> Augenblase.  <i>Au ep</i> Augenepithel.  <i>Aus</i> Augenstiel.  <i>B<sup>1</sup>, B<sup>2</sup>, B<sup>3</sup></i> 1., 2., 3. Bein.  <i>B<sup>1r</sup>, B<sup>1l</sup></i> u. s. w., rechtes, linkes erstes Bein u. s. w.  <i>Bs</i> Bauchstrang.  <i>c</i> Cornea.  <i>ch</i> Chitin.  <i>ds</i> Speichelgang.  <i>F</i> Fettzelle.  <i>Fl</i> Flügel.  <i>gio</i> Ganglion infraoesophageale.  <i>gls</i> Speicheldrüse.  <i>gso</i> Ganglion supraoesophageale.  <i>go</i> Ganglion opticum.  <i>h</i> Hypodermis.  <i>hd</i> Hypodermiszelle in Degeneration.  <i>hi</i> Imaginale Hypodermis.  <i>hl</i> Larvale Hypodermis.  <i>H</i> Herz.  <i>im</i> Imaginalscheibe.  <i>K<sup>i</sup></i> Kopf der Imago.  <i>K<sup>l</sup></i> Erstes Larvensegment.  <i>Kb</i> Kopfblase.  <i>Kk</i> Körnchenkugeln.  <i>l</i> Leucocyte.</p>	<p><i>l'</i> Leucocyte im Innern einer Fettzelle.  <i>l''</i> Fettzellen - Leucocyte mit mehrfachen Kernen.  <i>ld</i> Leucocyte in Degeneration.  <i>l*</i> Ins Epithel gewanderte Leucocyte.  <i>M, M<sup>l</sup></i> Muskel der Larve.  <i>M<sup>d</sup></i> Muskel in Degeneration.  <i>Mp</i> Persistirende Larvenmuskeln.  <i>Mk</i> Muskelkern.  <i>Mk<sup>d</sup></i> Muskelkern in Degeneration.  <i>mes</i> Mesenchym.  <i>m pr</i> Membrana propria.  <i>n</i> Nucleus.  <i>oes</i> Oesophagus.  <i>om</i> Ommatidium.  <i>ph</i> Pharynx.  <i>p M</i> Peripodale Membran.  <i>p Npl</i> Peripherer Nervenplexus.  <i>p R</i> Peripodaler Raum.  <i>R</i> Epithelähnliche Rinne an der Oberfläche des Ganglion opticum.  <i>Rü</i> Rüssel.  <i>S</i> Epithel-Sehne eines Thoraxmuskels.  <i>Sm<sup>l</sup></i> Saugmagen der Larve.  <i>St</i> Chitin-Stacheln.  <i>th</i> Thorax.  <i>tr</i> Trachee.  <i>tr'</i> Larventrachee in Umbildung.  <i>tr''</i> Umgebildete Trachee.</p>
--	---

Sämmtliche Figuren sind im Umriss mittelst der neuen **ABBE'S**chen Camera lucida gezeichnet. Die Vergrößerungen betragen: Fig. 1—7 120 mal (**ZEISS C. 1**), Fig. 8—10 und 12—16: 200 mal (**ZEISS C. 3**), Fig. 11 12 mal und Fig. 17—23 350 mal (**ZEISS DD. 3**).



## Tafel I.

Fig. 1—3. Theile dreier Sagittalschnitte einer erwachsenen weissen Larve mit theilweise eingezogenem 1. Segment, zur Darstellung der Hypodermisstiele des ersten und zweiten Paares der unteren Imaginalscheiben (1. und 2. Beinpaar).

Fig. 1. Die fünf ersten Segmente der Larve aus dem 73. Längsschnitt. Der Kopf ist theilweise eingezogen ( $K^l$ ). Die drei Thoraxsegmente sind mit *I. th.*, *II. th.* und *III. th.* bezeichnet. *I. abd.* und *II. abd.*: 1. und 2. Abdominalsegment. Angedeutet sind die Fettzellen ( $F$ ), die Speicheldrüse ( $gls$ ), ferner der Saugmagen ( $Sm^l$ ) und einige Larvenmuskeln ( $M^l$ ), etwas mehr ausgeführt die Imaginalanlagen, nämlich die Beinscheiben  $B^1r$  und  $B^2r$  und die Augenblase  $Aub$ , sowie der mit letzterer in Verbindung stehende Schlund ( $ph$ ), der Oesophagus ( $oes$ ) und das von einem Theil des letzteren durchbohrte Nervensystem. Vorn im Oesophagus und Schlund erblickt man Theile des Hakenapparates, zwischen beiden eine schräg getroffene Trachee. Auch die Hypodermiszellen ( $h^l$ ) sind in ihrer relativen Grösse einigermaassen angedeutet. Die Chitin-Stacheln ( $St$ ) bezeichnen die Grenze der Segmente.

Die Anlage des rechten 2. Beines ( $B^2r$ ) ist, in Verbindung mit seinem Hypodermisstiel (\*\*\*) in dessen ganzer Länge bis an die Hypodermis des 2. Thoraxsegmentes selbst, getroffen. Daneben liegt blos angeschnitten die Imaginalanlage des linken 2. Beines. Vor den beiden das rechte 1. Bein in der Anlage mit nach vorne strebendem Anhang (kein Hypodermisstiel).

Fig. 2. Die Beinanlagen des 69. Längsschnittes der Larve.  $B^1r + l$ : die zusammenhängenden Imaginalscheiben des 1. Beinpaares mit ihrem gemeinsamen Hypodermisstiel, welcher bis an die Hypodermis des 1. Thoraxsegmentes zu verfolgen ist. Von  $\times$  an nach vorne ist dieser Stiel aus den beiden nächstfolgenden Schnitten in die Figur hineingetragen.  $B^2r$  und  $B^2l$ : Schnitte durch die beiden unteren Mesothoracalscheiben (das rechte und linke zweite Bein).

Fig. 3. Die nämlichen Beinanlagen aus dem 64. Schnitt sammt ihrer Umgebung. Vom Saugmagen ist hier ein beträchtlich grösseres Stück getroffen als in Fig. 1, namentlich nach vorne zu. In der Augenblase ( $Aub$ ) sieht man vorne die Antenne ( $ant$ ) in Längsschnitt, obschon nicht in der Achse getroffen; nach hinten die faltenreiche Augenscheibe WEISMANN's, davon eine Falte scheinbar vollständig abgetrennt nebenan. Unmittelbar an diese Augenscheibe gelagert, aber an dieser Stelle nicht mit ihr verbunden, sieht man das Ganglion opticum ( $go$ ), in Verbindung mit dem noch eben getroffenen Bauchstrang ( $Bs$ ), von welchem letzteren der Anfangstheil des an die nächste Imaginalscheibe ( $B^2l$ ) tretenden Nerven abgeht. (Auch die zur Antenne ziehenden feineren Nerven sind

in diesem Schnitt getroffen, ihrer Zartheit wegen indessen hier nicht eingetragen).

Von dem schön in Längsschnitt getroffenen linken ersten Beine ( $B^1l$ ) sieht man, ungefähr wie in Fig. 1 vom rechten, einen feinen Strang nach vorne gehen, der indessen auch hier kein Hypodermisstiel ist. Dagegen sieht man bei  $\times \times$  den Hypodermisstiel des linken zweiten Beines ( $B^2l$ ) (wie von dem rechten in Fig. 1) und zwar gleichfalls bis an dessen Verbindung mit der Hypodermis des 2. Thoraxsegmentes. Das rechte 2. Bein ( $B^2r$ ) ist als Imaginalscheibe hier nur noch eben angeschnitten.

Fig. 4. Acht in verschiedenen Intervallen auf einander folgende Querschnitte durch die beiden unteren Prothoracalscheiben einer ganz jungen Puppe (in den ersten Stunden), um die mediane Verwachsung dieser Scheiben darzulegen. In a (99. Schnitt der Puppe) sind die Imaginalscheiben noch vollständig getrennt. In b liegt der letzte Schnitt nach vorne vor (91. Schnitt), wo die Trennungsmembran noch vollständig, in c (80. Schnitt) ist diese vorn und hinten nur noch spurweise vorhanden, in d (65. Schnitt) nur noch hinten. In e (60. Schnitt) zeigt sich vorn eine Einbiegung der gemeinsamen peripodalen Membran, welche in f (58. Schnitt) zur Trennung in zwei Räume führt, wovon der linke den einen seitlichen Anhang aus sich hervorgehen lässt, während der grössere Kreis sich in g (54. Schnitt) noch in den rechten seitlichen Anhang und in den echten Hypodermisstiel getrennt hat, letzterer ist auch bei h (im 29. Schnitt) immer noch vorzufinden, wenn auch als winziges Kreischen, und lässt sich noch mehr nach vorn bis unmittelbar an das Chitin verfolgen.

Fig. 5, 6 und 7. 51., 66. und 73. Querschnitt einer Puppe von der Mitte des ersten Tages mit theilweise an die Oberfläche getretenen Gliedmaassen (vergleiche Holzschnitt I und II). Alles imaginale Epithel (von den Imaginalscheiben, von Pharynx und Augenblasen sowie von den Tracheen) ist dunkel wiedergegeben, der stärkeren Tinction mit Haematoxylin entsprechend. Die Kerne der larvalen Hypodermiszellen sind in ihrer wahren (relativen) Grösse richtig dargestellt, auch sonst ist nichts in den Figuren schematisirt. Von den inneren Organen sind ausser dem Mesenchym der Imaginalscheiben und der Tracheen nur die persistirenden und ein Paar der zerfallenden Larvenmuskeln angedeutet worden (Fig. 5), sowie der Speichelgang in seinem unpaaren Abschnitt (Fig. 6 u. 7). Bei  $\times$  die Grenze des erstarrten Exsudats innerhalb der Tonne.

Fig. 5. Querschnitt durch die Ansatzstellen der Flügel gehend, welche an der Begrenzung der Oberfläche theilnehmen; dasselbe gilt in geringem Maassstabe von dem thoracalen Theil der unteren Mesothoracalscheiben (2. Beinpaar); die übrige Begrenzung wird noch von der alten Hypodermis ( $h^l$ ) geliefert. Von den Beinen ist das 1. Paar getroffen, hier noch in dem gemeinsamen peripodalen Raum gelegen, vollständig von der Hüllmembran nach aussen begrenzt. Ferner sehen wir bei  $B^2l$  den 2. Schnitt durch das nach

vorne gerichtete freie Femorocoxalstück des linken 2. Beines, neben dem zugehörigen imaginalen thoracalen Theil der Anlage gelegen. Vom rechten zweiten Beine sehen wir wohl das letztere, das Bein selbst aber noch nicht getroffen. Im Pharynx (*ph*) sieht man die Zacken des Hakenapparates. Von der mit ersterem zusammenhängenden Kopfblase (*Kb*) ist der vordere einheitliche Abschnitt getroffen, in welchem man die paarigen Anlagen des Rüssels liegen sieht. Die drei Paar persistirenden Larvenmuskeln (*Mp*), wovon die drei links gelegenen in Fig. 12 der Tafel II bei stärkerer Vergrößerung abgebildet sind, findet man hier in ihren Beziehungen zum ganzen Querschnitt. (Der mittlere rechts ist durch ein Versehen zu dick dargestellt).

Fig. 6: Letzter Schnitt (von vorn gerechnet), wo der peripodale Raum bei der rechten Flügelanlage (*Fl* links) noch mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Im nächsten Schnitt ist dieser Raum nach aussen geschlossen, wie dies beim linken Flügel (*Fl* rechts) in dieser Figur der Fall ist; man erhält dann den Eindruck eines echten Imaginalscheiben-Querschnittes. Von den Beinen sind zwei Paar getroffen, vom 1. Paar die Spitzen, in den hier getrennten peripodalen Räumen liegend (*B<sup>1r</sup>* und *B<sup>1l</sup>*), vom 2. Paar die Basaltheile und die Femorocoxalstücke, letztere in den geöffneten peripodalen Räumen. — Die Augenblasen (*Aub*) stehen in geräumiger Verbindung mit dem Pharynx (*ph*), von letzterem ist der Oesophagus noch nicht als besondere Röhre abgegrenzt; der Hakenapparat zeigt jedoch bereits die Trennung in einen paarigen pharyngealen und einen oesophagealen Abschnitt. — Am Rücken wird die Hypodermis von besonders grossen vertical gestellten Zellen aufgebaut. — Bei *h\** ist rechts und links der Rand einer die Rückseite des Thorax einhüllenden kragenähnlichen Duplicatur der abdominalen Hypodermis getroffen.

Fig. 7. Querschnitt, in welchem auch das dritte Bein (*B<sup>3r</sup>*) getroffen ist und zwar dessen nach vorn ragendes Femorocoxaltheil sowie der hinzugehörige imaginale Thoraxabschnitt; rechts sieht man nur letzteres, nicht das Bein selbst. Bei dem linken zweiten Bein (*B<sup>2l</sup>*) ist auf diesem Schnitt der peripodale Raum nach aussen geschlossen, bei dem rechten (*B<sup>2r</sup>*) dagegen noch offen und erst auf dem nächsten Schnitt ähnlich wie bei *B<sup>2l</sup>*. Von den Flügeln sind die frei in den perip. Raum ragenden Spitzen, sowie ein schmaler Theil vom thoracalen Abschnitt der Flügelscheibe getroffen, neben diesem das Mesenchym. Augenblasen (*Aub*) in weitem Zusammenhang mit dem Schlundraum (*ph*), in welchem die Zacken des Hakenapparates sehr deutlich zu erkennen sind. Der Oesophagus (*oes*) ist gänzlich vom Schlund getrennt. Die abdominalen Hypodermisduplicaturen (*h\**) treffen hier dorsal in der Mittellinie zusammen, um weiter nach hinten nur noch eine einzige, bald um den ganzen Thorax reichende Falte zu bilden. Etwas mehr nach hinten in der Schnittserie gehen die beiden inneren Epithelkreise allmählich in einander über, womit nur noch

die äussere Begrenzung als Wand des Abdomens übrig bleibt. Bei *h<sup>i</sup>* links (dasselbe auch rechts) ist eine der segmental angeordneten kleinen Imaginalscheiben des Abdomens sichtbar.

Fig. 8. Theil eines Querschnittes durch eine Puppe von der Mitte des zweiten Tages, die Augenblasen und deren Zusammenhang mit dem Pharynx darstellend. Der Schnitt liegt ein wenig hinter der Stelle, wo der Oesophagus mit dem Pharynx zusammenhängt. Beide schliessen Theile des abgestossenen Hakengestelles (*Hk*) in sich ein. Vom Augenepithel (*Auep*) ist blos in der linken Augenblase (rechts im Schnitt) ein Theil getroffen, der periphere Nervenplexus (*p Npl*) d. h. die Endausbreitung des nervösen Augensstieles, schmiegt sich von aussen diesem Theile innig an. Links ist an der entsprechenden Stelle nur die Epithelverdickung zu sehen, welche, als Fortsetzung des Augenepithels, über den Bereich dieses Nervenplexus hinausgeht. An der Innenseite der Augenblasen ist beiderseits gleichfalls eine bedeutende Verdickung im Epithel zu bemerken, welche der Anlage der Antennen angehört. Der Oesophagus besitzt grösstentheils noch seine alten, noch nicht umgebildeten Zellen und Kerne, nur an den oberen Winkeln ist deren Theilung bereits im Gange. Zwischen Oesophagus und Pharynx liegen die Pharynxmuskeln, seitlich bereits zerfallen, daneben und an vielen anderen Stellen Muskelfragmente und Körnchenkugeln, grösstentheils von der Hautmuskulatur stammend. Tracheen theils in der Umbildung begriffen (*tr'*), theils bereits regenerirt (*tr''*). An einzelnen Stellen sieht man im Epithel dunkle, von einem schmalen Hof umgebene Körnchen (*l\**), welche eingewanderte und halb verdaute Leucocyten darstellen.

Fig. 9. Theil des 104. Querschnittes durch die Puppe von der Mitte des ersten Tages (vergl. Holzschnitt I), Augenblase (*Aub*) und Ganglion opticum (*go*) in Zusammenhang zeigend. Die faltige Augenblase zeigt das regelmässig geschichtete Augenepithel (*Auep*) sowie die Epithelverdickung, welche über den Bereich des peripheren Nervenplexus (*p Npl*) hinausgeht; die feinsten Nervenfädchen, welche letzteren mit dem Epithel verbinden, waren hier nur theilweise sichtbar. Die Hauptmasse des Gangl. opt. wird von kleinsten Ganglienzellen dargestellt. Oben rechts bei *R* sieht man die das Gangl. opt. überziehende epithelähnliche Rinne angeschnitten, unterhalb welcher der nervöse Augensstiel (auf den nächsten Schnitten sichtbar) aus dem Ganglion hervortritt (vergl. d. Text, S. 48 u. Holzschnitt Fig. XIV). In dem oberen und unteren Schlundganglion (*gso* und *gio*) sind kleinere und grössere Ganglienzellen zu erkennen. Die Fettzellen (*F*) zeigen theilweise Blutkörperchen im Innern. Die Imaginalscheiben (*F<sup>l</sup>* Flügel und *B<sup>3l</sup>* drittes Bein) zeigen ausserhalb der getroffenen Bein- und Flügelspitze den peripodalen Raum und die perip. Membran; letztere legt sich stellenweise vollständig an die Nachbartheile an.

Fig. 10. Längsschnitt durch Augenepithel (*Auep*), Augensstiel (*Aus*) und Ganglion opticum (*go*) einer Puppe vom Ende des zweiten Tages,

kurz nach dem Umstülpen des Kopfes. Das in Fig. 9 nach innen vor dieser Umstülpung in die Augenblase gerichtete Augenepithel liegt hier an der Oberfläche und nach aussen gerichtet. Der in jener Figur scheinbar von aussen herantretende nervöse Augenstiel erreicht hier mit seiner Endausbreitung (*p Npl*) das Augenepithel von innen. Zwischen diesen beiden liegen zahlreiche zur Ernährung des Epithels dienende Körnchenkugeln; desgleichen ist an einigen Stellen (*l\**) eine Einwanderung von Leucocyten in das Epithel zu bemerken. Die Grenze zwischen spezifischem Epithel und Hypodermis ist ziemlich scharf. Die bei Fig. 9 erwähnte Rinne an der Oberfläche des Ganglion opticum ist hier etwas tiefer getroffen, so dass man theilweise beide Ränder sehen kann. Der breite Ursprung des Augenstieles aus dem Ganglion lässt sich erkennen, doch ist die Uebergangsstelle selbst erst in den folgenden Schnitten getroffen. In den Fettzellen sieht man zahlreiche zerstreute Leucocyten (*l*), zwischen jenen sind Körnchenkugeln in allen möglichen verschiedenen Formen und Zuständen sowie einzelne „leere“ Leucocyten zu erkennen.

Fig. 11. Skizze des sagittalen Längsschnittes, welchem die Fig. 10 entnommen ist. Kopf (*k*) und Thorax (*th*) sind durch eine tiefe Einschnürung von einander getrennt. Von den Beinen sind nur die basalen Theile getroffen worden. Das Abdomen ist bedeutend kürzer als vor der Bildung des Kopfes. Da der Schnitt etwas schräg gerathen ist, sieht man sowohl eine der Antennen (*ant*) als auch den Rüssel (*Rü*) getroffen. *Ta*: Oberlippe. Der Augenstiel, welcher das Augenepithel (*Auep*) mit dem Ganglion opticum (*go*) verbindet, ist zu dick wiedergegeben, vergl. Fig. 10. Die eigenthümliche Rinne am Ganglion zeigt sich bogenförmig.

---

## Tafel II.

Fig. 12—15. Vier Stadien aus der Bildungsgeschichte von Thoraxmuskeln der Imago aus drei Paar persistirenden Larvenmuskeln vom zweiten Thoraxsegment.

Fig. 12 und 13. Diese beiden Figuren ergänzen sich symmetrisch, indem sie, bis auf den leeren Zwischenraum in der Tafel, den ganzen hinteren Rand eines Querschnittes bilden, wobei indessen die beiden Figuren je einem anderen Stadium angehören und Fig. 13, entsprechend der grösseren Ausbildung der Theile, einen relativ grösseren Raum einnimmt.

Fig. 12. Querschnitt durch die drei rechten äusseren Rückenmuskeln (*Mp*) des zweiten Thoraxsegments der Larve, welche der allgemeinen Muskeldegeneration entgehen und zu den rechten Brustmuskeln der Fliege werden, sowie durch die umgebenden Theile. (Die Figur stellt den linken oberen Theil der Fig. 5 bei stärkerer

Vergrößerung dar). Die Kerne dieser persistirenden Muskeln haben bereits nicht mehr die gewöhnliche periphere Lage, sondern liegen etwas unter der Oberfläche. In unmittelbarer Nähe dieser Muskeln sieht man Ausläufer (*mes*) der grossen Mesodermmasse, welche sich an der Basis der Flügelanlage befindet (siehe in Fig. 5 links und rechts bei *mes*). Sie erstrecken sich hier namentlich an der inneren Seite der persistirenden Muskeln und trennen diese dadurch von den Muskeln der inneren Reihe, welche hier schon in Zerfall sind, bei *Md* durch Vermittlung von Leucocyten, bei *Md*\* wahrscheinlich ohne diese durch blossen katalytischen Einfluss der Körperflüssigkeit. Das Mesoderm ist mehr oder weniger von Leucocyten durchsetzt. Ausserhalb der Muskelreihe ist die feinkörnig geronnene Körperflüssigkeit von Zerfallsproducten (*h<sup>d</sup>*) der Larvenhypodermis durchsetzt, da die Figur genau die Stelle wiedergibt, wo die Grenze von Larvenhypodermis (*h<sup>l</sup>*) und imaginaler Hypodermis (*h<sup>i</sup>*) angetroffen wird. Letztere befindet sich an dieser Grenze ausserhalb der larvalen, und diese behält ihren Zusammenhang nur genau bis an den Punkt, bis zu welcher die neue Hypodermis bei ihrem Fortschreiten gelangt ist; dort zeigt sich erstens die Concentration der chromatischen Substanz und bald darauf die Abtrennung der einzelnen ziemlich kuglig zusammengezogenen Hypodermiszellen, welche auf diese Weise in die Körperflüssigkeit gelangen und von Leucocyten früh oder spät incorporirt werden. Eine Lücke zwischen beiden Hypodermisarten ist niemals da.

Fig. 13. Theil eines Querschnittes durch eine, ein weiteres Stadium in der Umbildung der Muskeln darbietende Puppe vom zweiten Tage. Die Larvenhypodermis ist hier vollständig durch die imaginale Hypodermis ersetzt. Epithelzellen theilweise sehr in die Länge gestreckt, Membrana propria (*mpr*) grösstentheils stark abgehoben, der Raum zwischen ihnen mit Körperflüssigkeit und Gewebstrümmern angefüllt. Die persistirenden Muskeln (*Mp*) sind grobkörniger als in dem früheren Stadium, die Kerne sind noch mehr nach Innen gerückt. Mesoderm viel mächtiger entwickelt, sowohl ausserhalb als innerhalb der Muskelreihe, theilweise an der Membrana propria entlang ziehend, grösstentheils indessen in der unmittelbaren Umgebung der Muskelmassen angehäuft. Die Form der einzelnen Mesenchymzellen ist unregelmässig spindelförmig, auf dem Querschnitt kreisrund, wenn nicht polyedrisch durch gegenseitige Berührung. An mehreren Stellen sieht man, wie die Mesenchymzellen bemüht sind, sich in die Muskelmasse einzubohren, und diese in kleinere Stücke zu vertheilen. In dem in der Mitte gelegenen Muskelschnitt bemerkt man ferner zwei kleinere Kerne, welche in der Masse selbst gelegen sind und also keine Mesenchymzellen oder deren Kerne sind, sondern Theilungsproducte der Muskelkerne selbst. Zwischen dem Mesenchym und namentlich ausserhalb desselben befinden sich zahlreiche Leucocyten und Körnchenkugeln.

Fig. 14. Querschnitt (resp. Schrägschnitt) durch zwei junge imaginale Thoraxmuskeln einer Puppe vom Ende des 3. Tages. Der Schnitt ist so gewählt, dass man die Beziehungen des schräg getroffenen Muskels zur Hypodermis erkennen kann. Der quergetroffene rechte Muskel zeigt einen nur geringen Umfang, weil nahe an seiner vorderen schmalen Spitze getroffen. Das Mesenchym hat sich zu einer mächtigen compacten Masse herangebildet, welches die hier von einander abgetrennten Muskelmassen *MP* allseitig umgibt und von einander entfernt hält. (In den tieferen Schnitten sieht man in dem Mesoderm nicht nur zwei, sondern bis sechs solcher Muskelmassen eingebettet, was darauf beruht, dass diese Muskelfäden nach den Enden des ganzen Muskels hin nicht alle zu gleicher Zeit ihr Ende erreichen). An den Mesenchymzellen ist der Kern jetzt sehr gross und der ihn umgebende Zellkörper nur mit sehr starken Linsen deutlich zu unterscheiden, so dass in dieser Figur der Eindruck wiedergegeben ist, den man bei der angewandten Vergrösserung von dem Bilde erhält. Die Kerne in den specifischen Muskelmassen haben sich in starkem Grade getheilt, Kerne von der Grösse wie in Fig. 13 sind hier nicht mehr da, nur einige von mittlerer Grösse, bei welchen der Theilungsprocess noch nicht vollständig zu Ende geführt ist (bei *MP* in der Mitte). Das Resultat dieser Kerntheilungen sind die zarten fädchenartigen Kernreihen, wie man sie auf dem linken schräggetroffenen Muskelschnitt erblickt. Die einzelnen Kernchen dieser Reihen liegen merkwürdig eng an einander, anscheinend ohne protoplasmatische Zwischensubstanz.

Die Hypodermis (*h<sup>i</sup>*) zeigt, wie im früheren Stadium, Gewebstrümmern und namentlich auch Körnchenkugeln zwischen ihrem compacteren äusseren Theil und der Membrana propria (*m pr*), also zwischen den feineren Ausläufern der Epithelzellen. Als Muskelsehne hat sich ein bedeutender Strang aus diesem lockeren Epithelgewebe entwickelt, welcher sich, von der Membrana propria umgeben, mit dem Wachsen des Muskels immer mehr in die Länge dehnt, innig verbunden mit dem Mesenchymgewebe des Muskels, und von Körnchenkugeln reichlich durchsetzt. Auch zerfallende blasse Leucocyten (*l<sup>d</sup>*) mit sehr wenigen kleinen oder gar keinen Fremdkörpern im Innern sind in dieser Sehne an einigen Stellen zu sehen. Bei *h<sup>\*</sup>* befinden sich zwischen den kleinen Epithelzellen zwei viel grössere Zellen, welche bei der späteren Bildung der grösseren Haare eine Rolle spielen werden. Neben den besprochenen Neubildungen sind Körnchenkugeln und Fettzellen in verschiedensten Gestaltungen in der Körperflüssigkeit zerstreut; die Letzteren zeigen mehrere Leucocyten im Innern unregelmässig vertheilt.

Fig. 15. Theil eines Querschnittes durch eine Puppe vom 4. Tage, in welchem, wie in der vorigen Figur, der eine Muskel quer, der andere schräg getroffen ist. (Des Raumes halber konnte ersterer nicht vollständig abgebildet werden, ebensowenig die Sehne (*S*))



des anderen Muskels bis an ihren Ursprung aus dem Epithel). Die Muskelmasse ( $M^p$ ) hat sich dem Mesenchymgewebe gegenüber mächtig entwickelt; letzteres findet sich theilweise wieder in dem feinen Ueberzug von platten Zellen, welcher jede der gesonderten, aber eng zusammenliegenden Muskelmassen  $M^p$  umgibt; ob ausserdem die anliegenden Nerven ( $N$ ), vielleicht auch nachbarliche kleinere Tracheen ( $tr$ ) sich aus diesem Mesenchym entwickelt haben, blieb unerörtert. Die Muskelkernreihen der Fig. 14 haben sich jetzt zu einem langmaschigen Netzwerk von Balken oder Platten entwickelt, welche aus eng aneinanderliegenden winzigen Kernen bestehen, wie der Vergleich von deren Bilde auf dem Quer- und dem Schrägschnitt dies kundgibt. Die Muskelsehne ist in noch höherem Grade als in Fig. 14 von Körnchenkugeln ( $Kk$ ) sowie von freien Muskelballen und von grossen blassen (degenerirenden?) Leucocyten durchsetzt. Die wenigen ganz oder theilweise abgebildeten Fettzellen der Umgebung zeigen zufällig keinen eigenen Kern, doch sehr viele eingeschlossene Leucocyten ( $l'$ ) theilweise von bedeutender Grösse und alsdann viele Kerne enthaltend. Im Epithel der Hypodermis ( $h^i$ ) erkennt man viele eingewanderte und der Verdauung anheimgefallene Leucocyten ( $l^*$ ), in der Höhe der Kerngegend kaum noch als winzige dunkle Pünktchen zu erkennen. Der breite Raum zwischen dem rechten Fettzellen-Streifen und dem Muskel mag zum Theil durch Zusammenziehung des Muskels bei der Erhärtung hervorgerufen sein, wurde aber der Einheitlichkeit halber in der Zeichnung als über die ganze Breite von der Körperflüssigkeit ausgefüllt dargestellt.

Fig. 16. Ein kleiner Theil vom unteren Rande des Querschnittes von Fig. 5 der vorigen Tafel bei stärkerer Vergrösserung und zwar die durch „16“ angedeutete Stelle. Sie zeigt noch deutlicher, als dies in Fig. 12 der Fall ist, die Verdrängung der alten Hypodermis ( $h^l$ ) durch die neue ( $h^i$ ). Die alten Hypodermiszellen ändern ihren Character erst, wo sie von den vordringenden neuen Epithelzellen überdacht sind; die dritte larvale Hypodermiszelle von rechts zeigt starke Zusammenziehung der chromatischen Substanz, liegt aber noch in Reihe und Glied mit den anderen; links davon ist der Zellenverband aufgelöst und sind nur noch degenerirte zerstreute Epithelkerne ( $h^d$ ) sowie Körnchenkugeln anzutreffen, letztere dort sowie ganz rechts von anderen Stellen hineingewandert. Nach innen wird die ganze Masse durch die peripodale Membran ( $ppM$ ) des zweiten rechten Beines begrenzt, deren platte Kerne ( $n$ ) hier weit auseinander liegen.

Fig. 17—20. Querschnitte durch degenerirende Larvenmuskeln in verschiedenen Stadien der Einwirkung der sie angreifenden Leucocyten ( $l$ ).

Fig. 17. Querschnitt durch einen Muskel, welcher in der oberen Hälfte noch vollkommen unangetastet ist.  $Mk$  Muskelkern, von Protoplasma umgeben und weniger abgeplattet als im thätigen Muskel. In der unteren Hälfte sind mehrere Leucocyten ver-

schieden weit zwischen die Fibrillenbündel des Muskels eingedrungen, dabei mehr oder weniger tiefe Spalten hervorgerufen habend, wovon die tiefsten (bis an das gegenüberliegende Sarcolemm reichend) die ganze Breite des Muskels durchsetzen. Wo die Leucocyten an einander grenzen, sind ihre Contouren nicht absolut scharf zu erkennen. Der Muskel liegt eng an drei Fettzellen (*F*) seitlich angeschmiegt. In dem Raum zwischen den beiden untersten ist in dem Muskel bereits eine Zerkleinerung seiner Substanz eingetreten, welche sich in der Anwesenheit mehrerer kleineren Muskelballen äussert. Ob der bereits einigermaassen degenerirte und von einem Leucocyten halb umschlossene Muskelkern *Mk<sup>d</sup>* von diesem Muskel oder einem anderen in weiterer Degeneration befindlichen entstammte, konnte ich nicht feststellen. In der Regel werden indessen die Muskelkerne nicht so rasch von Leucocyten incorporirt, wie die Figuren dies zeigen.

Fig. 18. Theil eines Muskelquerschnittes bei weiterem Eindringen der Leucocyten. Letztere haben an allen Stellen die gegenüberliegende (rechte) Breitseite erreicht und sich hier theilweise flach ausgebreitet. Viele kleine und runde Muskelfragmente sind schon allseitig von Leucocyten umgeben, indessen haben noch die meisten Trümmer bei der Zerspaltung eine höchst unregelmässig und verschieden gestaltete Form sowie ziemlich scharfe Kanten behalten. Die meisten Risse sind bedeutend breiter als in dem Stadium der vorigen Figur. (Die Form des Kernes der Leucocyten kann man hier wie dort aus den verschiedenen Bildern (nämlich schmal von der Kante, breit von der Fläche gesehen) als eine platt unregelmässig elliptische erkennen.) Der Muskelkern (*Mk<sup>d</sup>*) zeigt die eigenthümliche sphärische Form sowie die beginnende Zusammenballung der chromatischen Substanz, wie sie bei der Degeneration dieser Gebilde charakteristisch auftreten.

Fig. 19. Theil aus einem Muskelquerschnitt bei hochgradiger Zertrümmerung der Muskelsubstanz. Die meisten Fragmente (*M<sup>d</sup>*) sind vollkommen abgerundet. Leucocyten (*l*) theilweise in ihrer Vielzahl als (Grundsubstanz) Medium, worin die Muskelballen eingebettet sind, theilweise aussen an die Masse angelagert und in ihren Umrissen scharf zu erkennen. Der Muskelkern (*Mk<sup>d</sup>*) befindet sich hier, wie in Fig. 20 c, in seiner typischen Degenerationsform, wie sie der Incorporation seitens eines Leucocyten meistens während längerer Zeit vorangeht.

Fig. 20 a und b. Körnchenkugeln verschiedener Gestaltung, zwei bis viele Muskelfragmente der verschiedensten Grössen in sich bergend.

c. Solche Körnchenkugeln in ihrer natürlichen Lage neben einander. Das Bild von dem Stadium der Fig. 19 wandelt sich nach einiger Zeit in ein solches um, wie es in Fig. 20 c vorliegt.

Fig. 21—23. Drei Fettzellen mit eingewanderten Leucocyten aus verschiedenen alten Puppen.

Fig. 21. Fettzelle aus einer Puppe vom Ende des 1. Tages, *l* freie, *l'* eingewanderte Leucocyten; letztere sind durchschnittlich etwas

compact, ihre Kerne bedeutend kleiner als bei den freien Leucocyten; nur einer zeigt zwei Kerne. Durch die Doppelfärbung mit Picrocarmin und Hämatoxylin ist im Präparat der Nucleolus und das Kerngerüst des Kernes der Fettzelle blau, der Kernsaft sowie die Kerne des Leucocyten schön roth tingirt. Die Leucocyten sind wie in die Kernmembran eingedrückt.

Fig. 22. Fettzelle aus einer Puppe vom Anfang des 2. Tages. Leucocyten nicht so sehr in der nächsten Umgebung des Kernes angehäuft.

Fig. 23. Fettzelle aus einer  $1\frac{1}{2}$  Tage alten Puppe. Leucocyten unregelmässig durch die innere Zone der Fettzelle zerstreut; viele (l'') enthalten mehrere Kerne. (In den grösseren Leucocyten ist zuweilen der Kern nicht getroffen.) Carminfärbung sehr schwach, Hämatoxylinfärbung intensiv.

### Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung, geschichtlicher Ueberblick . . . . .	1
Methoden der Untersuchung . . . . .	10
I. Bildung der Puppe . . . . .	13
Zerfall der Larvenmuskeln . . . . .	13
Bildung des Puppenkörpers als Ganzes	
A. Bildung des Thorax . . . . .	21
B. Bildung des Kopfes . . . . .	41
C. Bildung des Abdomens und Zerfall der larvalen Hypodermis	54
Bildung des Mesenchyms . . . . .	63
Verhalten des Darmkanals . . . . .	66
Zerfall einiger anderen specifischen Larventheile	
A. Speicheldrüsen . . . . .	74
B. Fettzellen . . . . .	76
Zerfall und Umbildung der Tracheen . . . . .	83
Nervensystem . . . . .	87
Bildung der Brustmuskeln aus Larvenmuskeln . . . . .	95
Weiteres Schicksal der Körnchenkugeln und Leucocyten . . . . .	113
Schlussbetrachtung . . . . .	117
Nachschrift . . . . .	119
Erklärung der Abbildungen . . . . .	124

# Studien über Protozoen.

Von

Dr. L. Plate in Marburg.

---

Hierzu Tafel III—V.

Die im Nachfolgenden mitgetheilten Beobachtungen sind zu sehr verschiedenen Zeiten angestellt worden und ohne tieferen inneren Zusammenhang aus dem Wunsche entstanden, die Biologie der Protozoen in einigen Richtungen zu fördern. Vornehmlich habe ich der Frage, in wie weit die Conjugation und die Copulation der Protozoen sich mit der grossen organischen Fundamental-Erscheinung der Befruchtung vergleichen lassen, fortdauernd meine Aufmerksamkeit zugewandt, und aus diesem Grunde kann die vorliegende Abhandlung als eine Fortsetzung meiner früheren Untersuchungen über die Ektoparasiten des *Gammarus pulex* angesehen werden. Theoretische Betrachtungen habe ich thunlichst nicht in den beschreibenden Theil aufgenommen, sondern sie zu einem besonderen Schlusscapitel zusammengestellt; mögen sie ihren Zweck erfüllen und einen kleinen Beitrag zur Klärung jener interessanten Verschmelzungsprocesse liefern!

## I. Die Gattung *Acinetoides n. g.*, eine Intermediär-Form zwischen den ciliaten Infusorien und den Acineten.

Auf *Zoothamnium*-Colonien des Neapeler Golfes fand ich im Frühjahr 1886 zwei eigenthümliche, bis jetzt noch nicht beschriebene Suctorien, welche von einigem Interesse sind, weil sie zeitlebens auf dem

Entwicklungsstadium stehen bleiben, welches bei den übrigen Acineten durch die frei-beweglichen Knospen repräsentirt wird. Sie gestatten den schon in der Ueberschrift dieses Capitels ausgesprochenen Schluss, dass wir es hier mit einer Thierform zu thun haben, welche einige der charakteristischen Merkmale der ciliaten Infusorien und der Acineten in sich vereinigt. Die zwei Species, welche mir in Neapel zu Gesicht gekommen sind, mögen in Zukunft unter dem Gattungsnamen *Acinetoides* vereinigt werden, der zugleich andeutet, dass die in Rede stehenden Protozoen in ihrem Gesammthabitus den Suctorien immerhin noch näher stehen als den Ciliaten.

Die Figur 1 der Tafel III stellt die grössere der beiden Arten dar; ich erlaube mir, dieselbe zu Ehren des Herrn Prof. R. GREEFF, dem wir verschiedene werthvolle Untersuchungen über Protozoen verdanken, *Acinetoides greeffii* zu nennen. Das Thier wird bis zu 0,046 mm gross und erreicht eine Höhe von 0,02 mm. Die Gestalt erinnert sehr an die der Schwärmknospen mancher Acineten, z. B. des *Dendrocometes paradoxus* St., nur ist die Anordnung der Cilien eine durchaus verschiedene. Die *Acinetoides greeffii* hat eine planconvexe Körperform. Von oben oder von unten (Fig. 2) betrachtet zeigt das Thier einen elliptischen Umriss: die gewölbte Seite unseres Infusors möge als Rücken, die flache als Bauch bezeichnet werden. Die letztere ist selten ganz eben, sondern in der Regel muldenförmig vertieft, sowie Fig. 1 dies veranschaulicht. Nur das eine Ende derselben, welches wir als das vordere ansehen wollen, pflegt hiervon eine Ausnahme zu machen; dasselbe springt in der Form eines flachen Kegels über den ventralen Körperrand vor und trägt in seiner Mitte das Organ für die Nahrungsaufnahme, einen an seiner Spitze geknöpften Saugfaden, der sich bis tief in's Innere des Zellkörpers verfolgen lässt und sich nur durch seine auffallende Kürze und Starrheit von den gleichen Organen der meisten andern Acineten unterscheidet; wenigstens habe ich nie Exemplare gefunden, die ihren Tentakel völlig in das Zellplasma retrahirt hatten, sondern auch bei stark beunruhigten Thieren war dieser kurze Saugfaden stets sichtbar. Ueber die feinere Structur dieses Gebildes habe ich aus Mangel an starken Objectiven nicht viel ermitteln können; es schien mir ein von einem Längscanal durchzogener Plasmastab zu sein. — Für die Gattung *Acinetoides* ist die dauernde Bewimperung der Bauchseite in hohem Grade charakteristisch. Sie erstreckt sich nicht über die ganze Unterseite, sondern nimmt, wie man bei der Betrachtung der Ventralfläche (Fig. 2) sieht, nur ein elliptisches inneres Feld ein, lässt dagegen den peripherischen

Saum cilienfrei. Die Wimpern sind in Längsreihen angeordnet und scheinen in besonderen Furchen zu stehen; wenigstens bemerkt man auf der Bauchseite eine zarte Längsstreifung, die sich über ein genau so grosses Feld ausbreitet wie die Cilien. Jeder Streifen besteht aus hintereinander liegenden Körnchen und macht daher ungefähr denselben Eindruck wie bei *Stentor* die Körnchenreihen, zwischen denen die myophanen Fibrillen verlaufen. Irgendwelche Fäden, die den letzteren entsprechen, habe ich bei den *Acinetoides*-Arten nicht entdecken können, obwohl es ganz sicher ist, dass der Bauchfläche von *Acinetoides greeffii* ein hoher Grad von Contractilität zukommt; ich vermute daher, dass eine mit sehr starken Linsen vorgenommene Untersuchung auch bei unserer Thierform muskelartige Fibrillen wird nachzuweisen vermögen. Mit Hilfe dieser Contractilität ist dieselbe im Stande, ihre Gestalt etwas zu modificiren, namentlich die Rückenfläche bald stark halbkuglig, bald etwas flacher zu wölben. Ich komme weiter unten bei der Schilderung der Lebensweise unserer Infusorien noch darauf zurück, welchen Gebrauch die *Acinetoides*-Arten von dieser Fähigkeit machen. — Die *Acinetoides greeffii* wird nach aussen überall von einer dünnen Cuticula begrenzt. Das Innere des Zellkörpers entbehrt aller besonderen Eigenthümlichkeiten. Wir finden daselbst einen länglichen, häufig wurstförmig gekrümmten Kern (Fig. 1 *N*), der sich fast durch die ganze Zelle ausdehnt, eine feinkörnige Structur besitzt und von einer besonderen Membran umschlossen wird; ferner zahlreiche, fettartig glänzende Körnchen und eine dicht über der Bauchfläche gelegene contractile Vacuole (Fig. 1, 2, *c. v*).

Die zweite hierher gehörige Art, welche nach ihrem Aufenthaltsort den Speciesnamen *Ac. zoothamni* führen mag, gleicht der soeben beschriebenen fast in allen Punkten. Nur ist sie bedeutend kleiner, nämlich ungefähr halb so gross wie *Acinetoides greeffii*, und besitzt einen anders geformten Kern, von kugelförmiger Gestalt und relativ sehr geringer Grösse (Fig. 4, *N*).

Auch in der Lebensweise giebt sich die Artverschiedenheit der zwei soeben geschilderten Infusorien deutlich zu erkennen. Beide haben das miteinander gemein, dass sie sich auf Colonien der Vorticellinengattung *Zoothamnium* aufhalten und sich durch Aussaugen der Individuen derselben ernähren. Sie sind also Schmarotzer und werden jenen zierlichen Stöcken in hohem Maasse gefährlich. Ich habe oft Bäumchen derselben angetroffen, die an einzelnen Zweigen alle Individuen durch die sie umschwärmenden *Acinetoides* verloren hatten.

Merkwürdiger Weise sucht sich nun jede *Acinetoides*-Art eine ganz bestimmte Körperregion einer Zoothamnie zur Festheftung aus. Die Individuen von *Acinetoides greeffi* bevorzugen stets die Basis ihrer Beutethiere, dort, wo der Muskel des contractilen Stieles pinselförmig in die Glocke ausstrahlt, und fixiren sich hier dadurch, dass sie in der Mitte ihres Körpers quer zusammenknicken und sich dabei eng an ihr Opfer anpressen (Fig. 3). Offenbar sind sie hierzu nur durch die hohe Contractilität der Ventralfläche befähigt, indem die Festheftung durch Bildung eines luftverdünnten Raumes innerhalb der muldenförmig vertieften Bauchseite erfolgt. Während das Plasma der Vorticelline in die *Acinetoides* überströmt, verhalten sich die Wimpern der letzteren in der Regel ganz ruhig; nur zuweilen gerathen sie für wenige Augenblicke sämmtlich oder theilweise wieder in Bewegung, ein Beweis, dass bei der Anheftung nur der periphere Rand der Bauchseite unserer Suctorie der Beute angeschmiegt wird. In dieser Stellung verharret die *Acinetoides* oft geraume Zeit, eine Stunde und länger, manchmal hingegen nur wenige Minuten. Kurz vor der Loslösung beginnen die Cilien heftiger zu schlagen, das Thier bewegt sich etwas hin und her, ja rotirt zuweilen um die noch immer in der Beute steckende Saugröhre und reisst sich endlich ganz von seinem Opfer los. Die Bewegungen während des freien Umherschwärmens sind sehr unstät und erinnern ganz an das ruckweise Hin- und Hertaumeln der Acinetensprösslinge. Vielfach habe ich beobachtet, dass die Thierchen schon ca. eine Minute nach der Loslösung sich auf's neue festgeheftet hatten. Die *Acinetoides greeffi* ist so gross, dass nur zwei derselben gleichzeitig an einer Zoothamnie Platz finden, da sie eben stets die Basis der Glocke zur Fixation aufsucht. Anders ist es dagegen bei der kleineren Art. Diese meidet die Nähe des Stielgrundes und setzt sich mit Vorliebe am Peristom, auf dem Peristomdeckel oder den Körperseiten fest, und in Folge der geringeren Grösse sieht man oft 3—5 Individuen gleichzeitig mit dem Aussaugen derselben Zoothamnie beschäftigt. Der Tod der letzteren tritt schon sehr bald nach der Festheftung einer *Acinetoides* ein, so dass diese offenbar ihre Beute mit irgend einer ätzenden Flüssigkeit in Berührung bringt. Durch den Substanzverlust, den die Zoothamnie sodann erleidet, collabirt der vordere Abschnitt der Glocke, und die Cuticula derselben legt sich in zahlreiche Runzeln und Falten (Fig. 3. 4). Merkwürdige Weise saugen unsere Thierchen ihre Opfer — auch wenn mehrere Individuen von einem und demselben zehren — nie ganz aus, sondern beschränken sich auf einen Theil des Plasmas, um sich sodann auf ein anderes



Infusor zu stürzen. Es kann dies wohl nur darin seinen Grund haben, dass die Körpersubstanz der Zoothamnie durch längeres Einwirken der von der Acinete ausgeschiedenen abtödtenden Flüssigkeit verändert wird und dann unseren Thierchen nicht mehr mundet.

Ueber die Fortpflanzung der Gattung *Acinetoides* konnte ich mich nur an der kleineren Art unterrichten (Fig. 4). Es ist eine genaue Erkenntnis derselben natürlich von der grössten Wichtigkeit, weil ohne dieselbe die Möglichkeit bestehen bleibt, dass die beschriebenen Protozoen nur Schwärmknospen anderer Suctorien darstellen; unterscheiden sie sich von diesen doch nur durch das Vorhandensein der einen Saugröhre! Dass eine solche Vermuthung nicht richtig wäre, war mir freilich von Anfang an klar, da ich die *Acinetoides* stets in grösserer Zahl zusammen beobachtete, und sich an den von ihnen befallenen *Zoothamnium*-Colonien im Uebrigen nur einige wenige Podophryen vorfanden, die kleiner waren als die hier geschilderten Suctorien, daher unmöglich mit denselben zusammenhängen konnten. Ausserdem kamen mir auch die schwärmenden Knospen dieser Podophryen zu Gesicht; sie hatten eine ganz andere Körperform als die *Acinetoides*-Arten und besaßen auch keinen Saugtentakel. Der Schluss, dass diese selbständige Organismen und nicht blosse Entwicklungsformen seien, war daher unabweisbar und wurde auch später durch die Beobachtung der Fortpflanzung der *Acinetoides zoothamni* durch einfache Quertheilung (Fig. 4) bewahrheitet. Die in der Durchschnürung begriffenen Individuen schwammen theils umher, theils sassen sie auf ihren Nährthieren, ohne dass es mir jedoch gelungen wäre, in letzterem Falle einen doppelten Saugtentakel zu bemerken. — Die Fortpflanzung durch Quertheilung liefert einen neuen Beweis für die vermittelnde Stellung, welche die Gattung *Acinetoides* zwischen den Ciliaten und den Suctorien einnimmt. Ein derartiger Fortpflanzungsmodus ist freilich schon bei verschiedenen anderen Acineten, so bei *Podophrya fixa*, *Acineta mystacina*, *Urnula epistylidis* und einigen anderen beobachtet worden, bleibt aber immerhin eine seltene Vermehrungsweise der Suctorien, welche hinter der Fortpflanzung durch äussere oder innere Knospen ganz zurücktritt, während umgekehrt bei den Ciliaten die neuen Individuen in der Regel durch Quer- oder Längstheilung entstehen und nur bei einzelnen festsitzenden Gattungen als Knospen angelegt werden. Dieser Gegensatz, der zwischen Wimperinfusorien und Acineten hinsichtlich der Fortpflanzung besteht, ist kein principieller, sondern nur durch die verschiedene Lebensweise bedingt. Ein sessiler Organismus befindet sich in Betreff der Ernäh-

rungsmöglichkeit im Vergleich mit einem ebenso gebauten, aber freibeweglichen stets im Nachtheil und bedarf daher zur Erhaltung seiner Art einer grösseren Nachkommenschaft, ein Ziel, das natürlich durch Bildung zahlreicher kleiner Knospen eher erreicht wird als durch einfache Theilung, die aus einem Mutterthier nur zwei Nachkömmlinge liefert.

Welche systematische Stellung die Gattung *Acinetoides* einzunehmen hat, kann nach dem Gesagten nicht zweifelhaft sein; sie ist zu den Suctorien zu rechnen und als ein Bindeglied zwischen diesen und den ciliaten Infusorien anzusehen. Die Existenz einer derartigen Intermediär-Form liefert, wie mir scheint, ein neues Argument zur Stütze der schon von verschiedenen Forschern vertretenen Ansicht, dass die Acineten modificirte Ciliaten sind, welche im Zusammenhang mit der Erwerbung einer sesshaften oder schmarotzenden Lebensweise eigenthümliche Saug- und Fangfäden, die als Organe sui generis anzusehen sind, erlangt haben. Diese Anschauung fusst vornehmlich auf der Thatsache, dass die Knospen der Acineten durch ihren holo-, hypo-, oder peritrichen Wimperbesatz an die eigentlichen Infusorien erinnern, dass die Acineten also in ihrer Jugend ein ciliatenartiges Stadium durchlaufen. Man hat gegen diese Auffassung der Schwärmknospen — wie mir scheint mit Unrecht — vorgebracht, dass das sogenannte „biogenetische Grundgesetz“ auf einzellige Organismen überhaupt nicht anwendbar sei, und daher die freie Beweglichkeit der Acinetensprosslinge als eine besondere Anpassungserscheinung betrachtet werden müsse. Liegt im Organismus wirklich die Tendenz, in der Ontogenie gewisse morphologische Verhältnisse, die in ihrer Aufeinanderfolge der phylogenetischen Entwicklung entsprechen, zu recapituliren, so bleibt es sich ganz gleich, ob sich diese Verhältnisse an einer Zelle oder an einem Zellencomplexe abspielen. Bei der Knospenbildung, wo Mutter- und Tochterthier schon äusserlich so verschieden gebaut sind, wird höchst wahrscheinlich auch die Micellarstructur des Plasmas in der Knospe von derjenigen der Mutter abweichen, und es ist ganz gut denkbar, dass die erstere mit der den Vorfahren des betreffenden Infusors eigenthümlichen Plasmastructur annähernd übereinstimmt, und daher auch auf die Entwicklungsgeschichte der Knospe das biogenetische Gesetz sich anwenden lässt. Das letztere ist nur dann unmöglich, wenn ein Protozoon in zwei Theilstücke zerfällt, die sich äusserlich und in ihren weiteren Wachstumserscheinungen ge-

nau gleich verhalten; dies ist aber bei der Vermehrung durch Knospen nicht der Fall. Suctorien von der Beschaffenheit der Gattung *Acinetoides* lassen sich ungezwungen nur auf ciliate Infusorien zurückführen, — sei es nun direct oder durch Ableitung beider Familien von einer gemeinsamen Stammform — und daher scheint mir auch die Ansicht, welche MAUPAS<sup>1)</sup> neuerdings vertreten hat, dass nämlich die Acineten den Rhizopoden, speciell den Heliozoen<sup>2)</sup> näher stehen als den Ciliaten, nicht richtig zu sein. Denn sind wirklich die Saugorgane der Suctorien aus Pseudopodien der Rhizopoden hervorgegangen, so müssten dieselben stets in grösserer Zahl vorhanden sein, während doch bei *Acinetoides* sich nur ein solcher Tentakel vorfindet. Man müsste also zur Aufrechterhaltung der MAUPAS'schen Anschauung eine Reduction in der Zahl der Tentakeln für das eben genannte Genus annehmen, eine Vermuthung, die sich nur schwer mit den übrigen primitiven Charakteren derselben vereinigen lässt. MAUPAS<sup>3)</sup> führt zur Stütze seiner Hypothese eine Behauptung ENGELMANN'S an, nach der die Cilien bei niederen Pflanzen und Thieren so verbreitet seien, dass man bei phylogenetischen Untersuchungen keinen Werth auf ihr Vorhandensein oder Fehlen legen könne. Ich glaube, die genannten Forscher gehen in ihrer Schlussfolgerung etwas zu weit; richtig ist es gewiss, dass Organe, welche, wie z. B. die Cilien oder die Augenflecke, in den verschiedensten Klassen wiederkehren, bei phylogenetischen Fragen nur mit Vorsicht zu verwerthen sind; aber völlig bedeutungslos werden sie deshalb noch nicht, denn auch sie werden in ihrer Anordnung und Stellung durch die Vererbung bedingt. Nur so wird es erklärlich, dass nah verwandte Acineten vielfach Schwärmknospen mit gleicher oder ähnlich gruppirtter Flimmerung haben, wofür die im folgenden Capitel beschriebene Suctorie, deren nächste Verwandte unzweifelhaft der *Dendrocometes paradoxus* ist, ein gutes Beispiel liefert. Man kann daher mit Recht aus dem Flimmerkleide der Acinetenknospen schliessen, dass die Suctorien genealogisch mit den Ciliaten zusammenhängen, eine Folgerung, die sich um so ungezwungener ergibt, als wir viele Wimper-Infusorien kennen, die ihre Mundöffnung durch Anpassung an eigenartige Lebensverhältnisse ver-

---

1) E. MAUPAS, Contribution à l'étude des Acinétiens, in: Arch. de Zool. Expérimentale, T. IX, 1881, p. 299—368.

2) MAUPAS, l. c. p. 367.

3) MAUPAS, l. c. p. 363.

loren haben. — Bei *Sphaerophrya magna* hat MAUPAS<sup>1)</sup> Tentakeln nachgewiesen, welche sehr an die Pseudopodien der Rhizopoden erinnern. Es sind contractile Stäbe, welche von einer plasmatischen Axe und einer Rindenschicht gebildet werden, also nicht hohl sind und sich auch nicht in den eigentlichen Körper der Acinete fortsetzen. Sie endigen mit einem Knopfe, der die mit ihm in Berührung kommenden Infusorien sehr schnell abtödtet und festhält. Darauf nimmt der Tentakel sehr an Dicke zu, was MAUPAS wohl mit Recht auf Rechnung eines nicht sichtbaren Plasmastromes setzt, der von der Suctorie aus nach der Beute fliesst und auch wohl in diese eindringt. Schliesslich bemerkt man einen Strom in umgekehrter Richtung, der das Plasma des gefangenen Thierchens dem Körper der *Sphaerophrya* zuführt. Die Nahrungsaufnahme geschieht hier also in ganz ähnlicher Weise wie mittels echter Pseudopodien, nämlich ohne pumpende Bewegung. Derartige Organe sind aber keineswegs charakteristisch für die ganze Classe der Acineten, sondern sind bis jetzt nur von jener einen Form bekannt. Speciell den Suctorien eigenthümlich sind die „Saugröhren“, Plasmastäbe, welche von einem Kanal durchzogen werden, in der Regel tief im Zellkörper entspringen und durch eine pumpende Bewegung die Nahrung ihrer Beute entziehen. Bei den meisten Gattungen treffen wir nur derartige Gebilde an, die sich weder auf die Wimpern der Ciliaten noch auf die Pseudopodien der Heliozoen zurückführen lassen, sondern als Organe sui generis anzusehen sind; aus ihnen sind dann auf einer höheren Differenzierungsstufe erstens jene pseudopodienartigen Tentakel und zweitens die Fangfäden hervorgegangen, die nur zum Ergreifen der Beute dienen und über deren Bau die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. R. HERTWIG schreibt ihnen bei *Podophrya gemmipara* eine solide Structur zu, während MAUPAS einen Canal im Innern gefunden haben will. — Der letztere Forscher hat schon hervorgehoben<sup>2)</sup>, dass Nebenerkerne bis jetzt nur von gewissen Ciliaten und einigen Suctorien bekannt sind, aber bei Rhizopoden noch nicht gefunden wurden; dieser Umstand spricht ebenfalls zu Gunsten der alten Theorie, welche ich hier weiter zu stützen versucht habe. — Schliesslich sei noch erwähnt, dass sich auch im Verlaufe der Conjugation Homologien zwischen Acineten und Ciliaten nachweisen lassen. Bei *Dendrocometes para-*

---

1) MAUPAS l. c. p. 300 ff.

2) MAUPAS, l. c. p. 364.

*doxus* z. B. wächst der Kern, wie ich in einer früheren Arbeit <sup>1)</sup> gezeigt habe, bei Beginn jenes Vorganges zu einem langen Faden aus und zerfällt sodann in zahlreiche Stücke, gerade so, wie dies von manchen Wimperinfusorien (z. B. *Paramaecium aurelia* und *putrinum*) bekannt ist. Die Suctorie, welche im folgenden Abschnitte dieser Abhandlung eingehend geschildert werden soll, weist ferner ein interessantes Conjugationsstadium auf, das sich gegenwärtig nur mit einem ähnlichen von *Paramaecium aurelia* vergleichen lässt. Im Uebrigen sind wir über die Conjugation der Acineten noch zu wenig unterrichtet, um genealogische Beziehungen aus derselben ableiten zu können.

## II. *Asellicola digitata*, die „gefingerte Acinete“ STEIN'S.

Die im Nachstehenden beschriebene Acinete ist eine nahe Verwandte des *Dendrocometes paradoxus* St. und lebt auf den Kiemenblättern des *Asellus aquaticus*; sie ist generisch von allen bis jetzt bekannten Suctorien verschieden, und ich schlage für dieselbe nach ihrem Vorkommen den Gattungsnamen *Asellicola* vor. Den Speciesnamen *digitata* habe ich gewählt, weil der verdienstvolle Forscher FR. v. STEIN dieselbe in seiner ersten grösseren Publication über Infusorien <sup>2)</sup> schon recht deutlich beschrieben und abgebildet hat. STEIN hielt, als er die *Asellicola* entdeckte, die Acineten irrthümlicher Weise für Entwicklungszustände der Wimperinfusorien und gab unserem Thiere, da er die zugehörige ciliate Form noch nicht gefunden hatte, vorläufig nur die Bezeichnung „die gefingerte Acinete“; er scheint dieselbe auch nicht gründlich studirt zu haben, da er in seiner Beschreibung nur die allgemeine Körpergestalt erwähnt, ohne auf den Bau der Arme, die Beschaffenheit des Kernes und des Zellinneren, die Fortpflanzung und die Conjugation einzugehen <sup>3)</sup>.

1) L. PLATE, Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten. in: Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XLIII, p. 175—241.

2) FR. STEIN, Die Infusionsthierc auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig, 1854, p. 228.

3) CLAPARÈDE und LACHMANN (Etudes sur les Infusoires etc. I, p. 386), sowie auch S. KENT (Manual of the Infusoria, II, p. 812) stellen, wie ich nachträglich finde, die *Asellicola* in das Genus *Trichophrya*, ohne

Die *Asellicola digitata* (Taf. III, Fig. 5) ist eine stiellose, halbkugelförmige, mit Kern (*N*) und contractiler Vacuole (*c. v*) versehene Acinete, welche mit der flachen, sanft abgerundeten Unterseite der Kiemenblattfläche sich eng anschmiegt. Sie erreicht im Maximum ungefähr eine Länge von 0,11 mm und eine Höhe von 0,06 mm. Der ganze Körper wird von einer dünnen, aber dennoch doppelt contourirt erscheinenden Cuticula bedeckt, die sich auch auf die zahlreichen Arme (*t*) fortsetzt, welche von der Rückenfläche ausstrahlen und in ihrer Form und Gruppierung für unsere Art sehr charakteristisch sind. Die Cuticula ist am eigentlichen Körper überall gleich dick und farblos, nur in der Mitte der Unterseite bildet sie einen elliptischen, verdickten Ring (*r*), der sich über die Basalfläche erhebt und mittels dessen das Thier auf seiner Unterlage festgeheftet ist. Die Körpergestalt ist natürlich, wie bei allen Suctorien, geringen Abweichungen unterworfen, von denen der Leser einige bei STEIN<sup>1)</sup> abgebildet findet. Auch durch Reagentien kann man die Körperumrisse verändern. Während bei den lebenden Individuen die Basalfläche eigentlich immer dem Kiemenblatte dicht anliegt, hebt sich dieselbe, wenn die Thiere im Wasser abgestorben sind, in halbkugelige Wölbung von jenem ab, und man erkennt dann sehr deutlich, dass die *Asellicola* nur mit dem erwänten Ringe aufsitzt. Dasselbe lässt sich durch Essigsäure und andere Mittel, welche eine Quellung des Plasmas bewirken, erreichen. — Während der *Dendrocometes paradoxus* nur selten sich auf dem Rande der Kiemenblätter des *Gammarus pulex* festsetzt, sondern ganz überwiegend auf der eigentlichen Blattfläche angetroffen wird, verhält sich die *Asellicola digitata* in dieser Hinsicht gerade umgekehrt. Die Individuen der letzteren lassen sich neben einander auf dem Kiemenblattsäume nieder und zwar vorzugsweise auf den nach aussen und nach hinten gelegenen Theilen desselben. Die nach innen gekehrte Seite der Blattkante, sowie die Blattfläche werden nur ausnahmsweise bewohnt, meist nur dann, wenn der äussere Rand schon dicht besetzt ist. Auch habe ich öfters an Kiemen, welche sehr zahlreiche, eng bei einander sitzende Asellicolen aufwiesen, die Beobachtung gemacht, dass die wenigen Exemplare des Innensaumes sämmtlich klei-

---

indessen diese Ansicht durch eigene Beobachtungen zu stützen; die *Tr. epistylidis* unterscheidet sich aber, vornehmlich im Bau der Tentakeln, so erheblich von der „gefingerten Acinete“, dass für diese unbedingt eine neue Gattung geschaffen werden muss.

1) *ibid.* Taf. V, Fig. 19—22.

ner, also jünger waren als jene, so dass man annehmen darf, dass die Schwärmknospen unseres Thierchens trotz des Mangels äusserer Sinnesorgane sehr gut die verschiedenen Blattseiten zu unterscheiden vermögen und nur bei Ueberfüllung der äusseren Kanten mit der inneren fürlieb nehmen. Diese offenbar zweckmässige Handlungsweise eines so niedrig stehenden Organismus lässt sich auch nicht gut rein mechanisch erklären. Freilich läuft in Folge der Stellung und Bewegung der Kiemenblätter der Wasserstrom bei beiden Crustaceen von aussen nach innen über jene Respirationsorgane hinweg, und die ausgesprochene Vorliebe der *Asellicola* für den Aussenrand ist wegen der reicheren Nahrungszufuhr, die ihr hier geboten wird, leicht verständlich. Aber andererseits befinden sich doch die Schwärmknospen des *Dendrocometes* in ganz derselben Lage, und trotzdem fixiren sich dieselben an irgend einer beliebigen Stelle der Blattfläche, meiden aber ängstlich den Rand, als ob sie im voraus wüssten, dass die Basalmembran<sup>1)</sup> des ausgebildeten Thieres nur auf einer Fläche eine passende Unterlage finden könne. Auch *Spirochona gemmipara* St. bevorzugt in ganz unverkennbarer Weise die nach aussen gekehrten Blattränder, wovon ich mich nachträglich durch Betrachtung meiner Dauerpräparate überzeugt habe, und stimmt auch darin mit *Asellicola* überein, dass nur selten Exemplare auf die peripherische Blattfläche übertreten. Wir dürfen daher den Schwärmknospen der drei hier erwähnten Kiemenbewohner die Fähigkeit zuschreiben, die ihrer Art im ausgewachsenen Zustande am meisten zusagenden Blatttheile von den weniger günstigen zu unterscheiden. In Folge dieses Instinktes treffen wir die jungen Asellicolen häufig so eng aneinander sitzend, dass sie später, wenn sie zur vollen Grösse herangewachsen sind, nur ungenügend Platz haben und sich durch gegenseitigen Druck eine viereckige Gestalt geben oder auch wohl ein schwächeres Individuum vom Rande auf die Blattfläche hinaufdrängen.

Das Plasma des Zellkörpers zerfällt nicht, wie bei manchen Acineten, in eine Mark- und Rindenschicht, sondern weist überall dieselbe Beschaffenheit auf. — Der Kern hat eine längliche, wurstförmige Gestalt und ist häufig mit halbkugeligen Vorsprüngen und kleinen unregelmässigen Seitenästen versehen. Nicht selten besitzt er die Contouren eines irregulären Kreuzes (Fig. 8). Nach aussen wird er von einer zarten Kernmembran begrenzt und im Innern tritt uns eine feine

---

1) Cf. über diesen Punkt meine frühere Arbeit p. 179.



Körnelung als Ausdruck eines sehr engen Maschenwerkes entgegen. Nebenkerne sind nicht vorhanden, wohl aber besitzen die *Asellicolen* häufig dieselben runden, mit Farbstoffen sich stark tingirenden Kügelchen (Fig. 5, *ti*), welche ich früher als „Tinctinkörper“ von *Dendrocometes* beschrieben habe. Es sind offenbar irgendwelche Assimilationsproducte, die mit dem Kern nichts zu thun haben, denn in ihrer Zahl und Grösse sind sie bedeutenden Schwankungen unterworfen. Manche sind nur punktgross, während andere einen Durchmesser von 0,005 mm erreichen. In gut genährten und von zahlreichen Fetttröpfchen durchsetzten Thieren findet man manchmal an 30 durch das Zellinnere zerstreut; in anderen Exemplaren fehlen sie wieder ganz. Dass sie nicht mit den Nebenkerne der Ciliaten zu identificiren sind, folgt mit Sicherheit aus dem Umstande, dass sie bei der Conjugation keine Veränderungen erleiden.

In der *Asellicola digitata* finden sich ausserdem, wie bei *Dendrocometes*, nicht selten grüne oder gelbgrüne Körner von 0,003 — 0,005 mm Grösse, die auf den ersten Anblick sehr an Chlorophyll erinnern. Ich habe auch hier wieder die Ueberzeugung gewonnen, dass die Kügelchen von der Acinete selbst gebildet werden, daher nicht erst mit der Nahrung in das Thier gelangen. Denn einmal mangelt ihnen jede zellige Structur, sodass eine Verwechslung mit parasitischen Algen ausgeschlossen ist, und zweitens erhalten sie sich oft stundenlang im Plasma unverändert; sieht man sie doch auch in Exemplaren, die ihre sämtlichen Arme eingezogen haben, ein Process, der geraume Zeit in Anspruch nimmt. Da nun die Protozoen ganz allgemein echte Chlorophyllkörner, die mit der Nahrung aufgenommen sind, schnell verdauen und dabei entfärben, so bleibt nur die eine Deutung übrig, der zu Folge diese grünen Gebilde Assimilationsproducte irgend welcher Art vorstellen. Der grüne Farbstoff lässt sich mit Alcohol ausziehen, und es bleiben dann Körner zurück, die sich von den übrigen glänzenden Granula der Zelle nicht unterscheiden lassen.

Die contractile Vacuole der *Asellicola digitata* (Fig. 5, *c. v*) liegt nahe dem unteren Rande des einen der seitlichen Körperpole. Sie mündet, wie bei *Dendrocometes paradoxus*, durch einen kleinen Canal direct nach aussen und zieht sich auch so zusammen, dass die Flüssigkeit, welche sich in ihr angesammelt hat, durch jenes Röhrchen herausgepresst werden muss. Das Zeitmaass, mit dem die Pulsationen auf einander folgen, ist sehr verschieden und hängt scheinbar von dem Wohlbefinden des Thieres ab. Bei lebenskräftigen Individuen können

mehrere in einer Minute stattfinden, während bei solchen, die schon längere Zeit im Uhrschildchen gehalten wurden, sich dieselben viel langsamer wiederholen.

Das Cytoplasma der *Asellicola* weist noch eine Eigenthümlichkeit auf, die den Beobachter leicht irre führen kann. Ueber dem Cuticularring, mit dem unsere Acinete an der Unterlage festsetzt, bemerkt man eine fächerförmig nach allen Seiten hin ausstrahlende streifige Structur (Fig. 5), die den Eindruck macht, als ob hier eine Anzahl von feinen Canälen zusammenstiessen. Die einzelnen Radien sind schräg nach oben gerichtet, und zwar bilden die äusseren mit der Basalfläche ungefähr einen Winkel von  $45^{\circ}$ . Da sie sich bis in die Höhe des Kernes, also ziemlich weit in das Zellinnere hinein deutlich verfolgen lassen, so vermuthete ich Anfangs, dass die Canäle, welche die Arme ihrer ganzen Länge nach durchziehen, sich bis zum Centrum der Unterseite fortsetzten. Dies ist jedoch nicht der Fall: die streifige Structur des Plasmas hängt mit den Saugorganen in keiner Weise zusammen, sondern hat wohl nur die Aufgabe, dem Zellkörper an seinem Fixationspunct durch Ausbildung starrer Stäbe eine erhöhte Festigkeit zu geben.

Die von der Rückenfläche auslaufenden Arme (Fig. 5, *t*) fesseln das Interesse des Beobachters mehr als irgend ein anderer Körperteil unserer Acinete. Es sind im Vergleich mit den Tentakeln der übrigen Suctorien ungewöhnlich breite, spitz endigende Körperfortsätze von durchschnittlich 0,036 mm Länge, welche bei verschiedenen Individuen in sehr variabler Anzahl angetroffen werden und an jeder Stelle der Dorsalseite entstehen können. So weit sie vom eigentlichen Rücken ausstrahlen, sind sie in der Regel völlig gerade, während die in der Nähe des Basalrandes gruppirten sanft nach oben gekrümmt zu sein pflegen. Ihre feinere Structur ist aus der Fig. 6 Taf. III ersichtlich. Sie werden nach aussen von einer dünnen Membran, einer Fortsetzung der Cuticula des Körpers bekleidet, die nach der Spitze zu sehr zart wird. Das Plasma der Arme erscheint ganz hell, da alle gröberen Granula in ihm fehlen. Es wird in der Mitte der Länge nach von einem mit einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllten Canal durchzogen, der am vorderen Ende ausmündet. Eine besondere Wandung vermochte ich an demselben nicht zu erkennen und halte ihn daher für einen einfachen Längsspalt im Plasma. Er ist am lebenden Thiere wegen seiner grossen Feinheit oft gar nicht zu bemerken, lässt sich aber durch Osmiumsäure fast immer mit aller Sicherheit nachweisen. Dieser Canal setzt sich nicht, wie dies bei den Saugröhren der meisten Acineten

der Fall ist, in das Innere der Zelle fort, wenigstens ist dies nie der Fall bei völlig ausgestreckten Armen. Häufig werden dieselben aber durch einen langsamen, mehrere Stunden währenden Process in den Körper eingezogen, und bei solchen, schon auf die halbe Grösse reducirten Tentakeln sah ich den Canal auch wohl eine kurze Strecke nach innen vordringen. Sind aber die Arme erst völlig dem Zellplasma wieder einverleibt worden, so ist auch jede Spur von jenen Canälen verschwunden. — Die nahe Verwandtschaft der *Asellicola* mit dem *Dendrocometes*, auf die im Vorhergehenden schon mehrfach hingewiesen wurde, offenbart sich auch bei einer genauen Betrachtung des freien Endes der Saugröhren. Fixirt man ein solches für einige Minuten bei einem lebensfrischen Exemplare, so bemerkt man, wie die äusserste Spitze sich als ein besonderes Tentakelchen von dem Arme abhebt (Fig. 6) und beständig — mehrere Male in einer Minute — ein- und ausgestülpt wird. Diese pumpende Bewegung findet also auch statt, wenn der Arm durchaus nicht in der Lage ist, Nahrung in sich aufzunehmen. Wesshalb sie erfolgt, lässt sich schwer sagen. Man kann vermuthen, dass die Thiere entweder blos Wasser einsaugen, welches dann später wieder durch die contractile Vacuole entfernt wird, oder dass hier eine Art unwillkürliche Bewegung vorliegt, die nur dann für das Individuum von Nutzen ist, wenn zufällig eine Amöbe, ein Infusor oder sonst irgendwelche Nahrung mit dem Arme in Berührung gekommen und an diesem kleben geblieben ist. Dieser letzteren Auffassung lässt sich aber mit Recht entgegenhalten, dass die Tentakelchen oft nur zum Theile in Thätigkeit sind, während die anderen an demselben Thiere sich ganz ruhig verhalten. — Im völlig ausgestreckten Zustande ist die hintere Grenze des Tentakelchens kaum wahrzunehmen. Sowie aber die Einstülpung, die an der Basis des Tentakelchens anfängt, begonnen hat, bildet sich ein kleiner Wulst, der die beiden Abschnitte deutlich von einander trennt und um so markirter wird, je mehr das Endglied verschwindet. Ist das letztere schliesslich vollkommen eingezogen, so fällt der Wulst auf dem optischen Querschnitt als zwei glänzende, an der Spitze des Armes liegende Knötchen sofort in die Augen (Fig. 7, a). Diese Tentakelchen gleichen genau den Spitzen der Fingerchen, welche sich in grösserer Anzahl an jedem Arme des *Dendrocometes paradoxus* finden, nur sind sie etwas grösser (0,0025 mm im Durchschnitt) und daher leichter in ihrem Bau und ihrer Wirkungsweise zu erforschen. Bei der zuletzt genannten Acinete ist demnach augenscheinlich jeder Arm aus der Verschmelzung mehrerer solcher Tentakeln hervorgegangen, wie sie uns noch jetzt bei *Asellicola*

entgegen treten. Der *Dendrocometes* repräsentirt auch insofern ein höheres Stadium der Differenzirung, als jeder von einem Fingerchen ausgehende Kanal eine eigene zarte Wandung besitzt und mittels dieser tief in den Zellkörper eindringt. — Die Tentakelchen der *Asellicola* sondern sehr wahrscheinlich eine klebrige Substanz aus, denn ich habe öfters bemerkt, dass sehr kleine Flagellaten an denselben hängen blieben, ohne doch mit der vorderen Oeffnung in Berührung zu kommen und ausgesogen zu werden. Bei derartigen kleinen Organismen wird die Nahrung einfach mittels des Tentakelchens in den Armkanal gepumpt. Für die Bewältigung grösserer Beutestücke, z. B. kleiner Infusorien, scheint die Saugkraft desselben nicht zu genügen, denn in solchen Fällen schlägt unsere Suctorie noch ein anderes Verfahren ein (Fig. 9). Sie zieht den grössten Theil des ganzen Armes ein, sodass derselbe nur  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{3}$  der ursprünglichen Länge aufweist. Auch das Tentakelchen schwindet völlig, und der Arm nimmt die Gestalt einer kurzen Röhre an, deren oberstes Ende sich etwas verbreitert und hier eine vielfach gefaltete und mit Runzeln versehene Wandung besitzt. Ganz entsprechend der Bewegung des Tentakelchens dehnt sich nun diese obere Partie des Armes etwas aus — wodurch die Falten verschwinden — und zieht sich wieder zusammen und bewirkt auf diese Weise, dass in wenigen Augenblicken kleine Organismen, z. B. Vorticellen, vollständig ausgesogen sind, sodass nur die Cuticula des gefangenen Thieres noch als eine leere Blase dem Arme ansitzt. Diese letztere von der klebrigen Armspitze zu entfernen, macht der *Asellicola* oft grosse Mühe. Sie hilft sich dadurch, dass sie das freie Armende zu einer kleinen schmalen Röhre ausdehnt (Fig. 9, b), diese dann plötzlich wieder einzieht und dabei die Blase abzustreifen sucht. — Durch die soeben geschilderte Ernährungsweise wird ein eigenenthümliches Aussehen bedingt, das man bei unserer Acinete nicht selten beobachten kann. Man findet nämlich die untere Armregion dicht mit kleinen stabförmigen Bacterien bedeckt, die nur mit ihrem einen Ende aufsitzen, im übrigen aber schräg nach oben und aussen abstehen (Fig. 9, 10). Dieser fremdartige Ueberzug hört bei allen Armen in derselben Höhe auf, die ungefähr der Grösse entspricht, welche jene beim Verzehren ansehnlicherer Beutestücke annehmen. Offenbar vermögen sich die Bacterien nur an den proximalen Theilen der Arme festzusetzen, weil die distalen zu oft bei der Ernährung eingezogen werden. — Hinsichtlich der Stellung und Gruppierung der Arme wird die *Asellicola digitata* von keiner Gesetzmässigkeit beherrscht. Sie können überall auf der Oberseite des Körpers hervorsprossen und auch

ganz unabhängig von einander wieder eingezogen werden. Nicht selten trifft man völlig armlose Individuen an. Das Hervorstülpen der Saugorgane nimmt einige Stunden in Anspruch, vollzieht sich also ziemlich langsam. Während der Fortpflanzung verschwinden dieselben meist nur in der nächsten Umgebung der Austrittsöffnung des Schwärmersprösslings. Ist das Thier jedoch gezwungen, bei der Häutung des Kiemenblattes seinen bisherigen Wohnort zu verlassen, so zieht es vorher sämtliche Arme ein und entfernt sich auf eine Weise, die ich weiter unten ausführlich schildern werde. Bei den in Conjugation befindlichen Individuen findet man meist die Arme unverändert, zuweilen sind sie jedoch nur halbseitig, auf der rechten oder der linken Körperhälfte entwickelt, ohne dass übrigens die zwei mit einander verbundenen Thierchen sich hierin zu entsprechen brauchten (Fig. 16). Schliesslich sei noch bemerkt, dass die Saugröhren bei ihrem ersten Auftreten in der Gestalt blasser, schmal-kegelförmiger Körperfortsätze (Fig. 7, b) noch kein Tentakelchen besitzen. Sobald sie dagegen ungefähr ein Drittel oder die Hälfte ihrer definitiven Grösse erreicht haben, erscheint auch jenes einstülpbare Endglied.

Hinsichtlich der Fortpflanzung der *Asellicola* kann ich mich kurz fassen, weil sie ganz derjenigen des *Dendrocometes paradoxus* gleicht, die ich früher ausführlich beschrieben habe. Freilich ist die Knospenbildung hier bei weitem nicht so leicht zu beobachten, als bei jenem Ektoparasiten des *Gammarus pulex*, weil das Plasma der *Asellicola* in der Regel viel dichtkörniger und undurchsichtiger ist. Die Anlage der Schwärmknospen wird zuerst in dem Auftreten einer zweiten contractilen Vacuole unter der Mitte der Dorsalfläche bemerkbar. Es bildet sich sodann vom Rücken her eine flaschenförmige Einstülpung, die schliesslich durch Verwachsung der äusseren Oeffnung eine allseitig geschlossene, im Innern der Zelle gelegene Höhle erzeugt. Das nächste Stadium lässt beim Beobachter schon keinen Zweifel mehr aufkommen, dass wir es hier wirklich mit der Fortpflanzung zu thun haben. Man bemerkt einen ungefähr parallel mit der Basalfläche gelegenen, äquatorial die innere Höhle umziehenden Kranz langer Wimpern (Fig. 10), die unregelmässig hin- und herschlagen. Nach diesem ersten Cilienstreifen werden noch zwei weitere angelegt, und gleichzeitig wird der Boden der Höhle buckelartig emporgetrieben, sodass er sich der Decke bis auf einen kleinen Spalt nähert (Fig. 11). Schliesslich entsteht auf dem Rücken aufs neue eine Oeffnung, die in die Bruthöhle führt; die Knospe, d. i. jene aufgetriebene Partie,

schiebt sich durch jene Oeffnung hindurch nach aussen und schnürt sich hierauf erst vom Mutterthiere ab. Auch die Kerntheilung findet erst im Momente des Freiwerdens der Knospe durch einfache Durchschnürung des etwas in die Länge gezogenen mütterlichen Nucleus statt. Die Stelle, wo sich das Tochterthier von der Mutter abtrennt, ist auf dem Rücken nicht genau fixirt, sondern liegt bald hier, bald dort.

Das frei bewegliche Jugendstadium der *Asellicola digitata* hat ungefähr die Gestalt des erwachsenen Thieres, nur ist die Rückenfläche flacher gewölbt und der Körper naturgemäss viel kleiner (0,048 mm lang, 0,02 mm breit) (Fig. 12, 13). Die ebene Unterseite trägt drei ovale Wimperkränze, welche in der Regel etwas schief und unsymmetrisch liegen und nicht genau dem Aussenrande parallel ziehen. Der eine Pol der Längsaxe des Schwärmers wird durch die Abchnürung vom Mutterthier fast immer etwas verändert; er erhält ein Grübchen oder auch wohl einen kurzen Höcker. An diesem Körperende gehen die Cilienstreifen der beiden Seiten nicht in einander über, sondern sind auf eine kleine Strecke hin unterbrochen. Im Innern des Schwärmers liegen ein länglich oder unregelmässig geformter Kern, eine contractile Vacuole und ausserdem nicht selten jene grünen Körner und Tinctinkörper, deren ich schon oben gedachte. Die Thierchen schwimmen unstät umher und setzen sich, sobald sie einen passenden Wohnort gefunden haben, sofort wieder fest. Sie gleichen den Knospen des *Dendrocometes paradoxus* fast vollständig und unterscheiden sich von denselben eigentlich nur dadurch, dass die Wimperkränze mehr nach dem Centrum der Unterseite vorrücken, während sie bei jener Acinete ganz dem Aussenrande ansitzen. Sie stimmen auch darin überein, dass zuweilen die Ventralfläche nahezu ebenso stark gewölbt ist wie die Oberseite.

Hat sich die Schwärmknospe fixirt, so verliert sie auf eine nicht genauer festgestellte Weise ihre Cilien und geht durch Ausstülpung zarter Arme direct in die Gestalt des alten Thieres über. Auffallender Weise zeigt der Kern von Individuen, die, nach ihrer Grösse zu schliessen, noch nicht lange die sessile Lebensweise angenommen haben, gar nicht selten eine äusserst scharfe Längsstreifung (Fig. 14). Diese Anordnung der chromatischen Elemente im Kern scheint später wieder der gewöhnlichen Form eines feinen Maschenwerkes zu weichen, wenigstens beobachtete ich sie nie an alten Exemplaren. Auch bei den Kernen der Schwärmknospen habe ich sie vermisst. Ich muss es dahingestellt sein lassen, weshalb diese Kernstructur auftritt; jedoch ist es sicher,

dass sie nicht im Zusammenhang steht mit Theilungserscheinungen der Acinete.

Wenn der *Dendrocometes paradoxus* gezwungen ist, sich bei der Häutung des Kiemenblattes einen neuen Wohnort zu suchen, so zeigt er, wie ich früher nachgewiesen habe, ein sehr eigenthümliches Verhalten. Er durchläuft sämtliche Stadien der Knospenbildung und verwandelt sich unter Zurücklassung der Basalmembran und eines kleinen Bläschens plasmatischer Substanz in einen Embryo, der fast so gross ist wie das Mutterthier. Dieselbe Erscheinung kehrt auch bei der *Asellicola* wieder, so dass man auf Kiemenblättern, deren Oberhaut sich schon etwas abgehoben hat, gar nicht selten alle Individuen scheinbar in der Fortpflanzung begriffen antrifft. Ein Unterschied ist (ob immer?) nur insofern vorhanden, als das gesammte Plasma der Mutter in den Körper des Schwärmers übergeht, ohne gewisse Substanzreste zurückzulassen.

Den interessantesten Abschnitt in der Biologie der *Asellicola digitata* bildet die Conjugation derselben. Obwohl diese in vielen Punkten ihres Verlaufes mit dem gleichen Vorgange bei *Dendrocometes* übereinstimmt, so besteht doch zwischen beiden eine wesentliche Abweichung, die sehr zu Gunsten der Ansicht spricht, dass die Conjugation der Infusorien eine Art Vorstufe des Befruchtungsactes darstellt. Es kommt nämlich zu einem Stadium, in dem die Kerne beider Thiere längere Zeit dicht neben einander liegen, um sodann wieder auseinanderzuweichen, ein Process, der auf eine gegenseitige Beeinflussung der Kerne hindeutet. — Da die Asellicolen in der Regel nicht so dicht zusammensitzen, dass sie sich gegenseitig berühren und also direct mit einander verschmelzen können, so sind diejenigen Individuen, welche conjugiren wollen, fast immer genöthigt, sich durch einen Körperfortsatz mit einander zu verbinden. Sie bedienen sich hierzu eines der an einem Körperende befindlichen Arme, der dabei häufig enorm über seine gewöhnliche Grösse anwächst. Fig. 15 stellt eine auf diesem Stadium befindliche Suctorie dar und lässt die Structur des Armes, namentlich das Vorhandensein eines centralen Längscanales, sehr schön erkennen. Manchmal traf ich zwei Thiere neben einander sitzen, die beide einen solchen „Conjugationsarm“ aufwiesen, die also offenbar beide das Bestreben hatten, zu conjugiren, während in anderen Fällen nur einer der beiden Paarlinge die Verbindungsbrücke liefert. Die Conjugationsarme werden von den Asellicolen langsam hin und her bewegt, gleichsam tastend, bis sie ihr Ziel er-



reicht haben. Die Thiere werden augenscheinlich in hohem Maasse von der Begierde nach einer solchen Vereinigung beherrscht, denn man muss sich oft wundern über die Grösse der Canäle, die sie zu diesem Zwecke herstellen. Dieselben sind oft länger als jedes Einzelthier (Fig. 16). Sind beide Individuen glücklich mit einander in Zusammenhang getreten, so verschwindet der ursprünglich zum Ueberleiten der Nahrung bestimmte Plasmaspalt, und darauf wird der Conjugationscanal allmählich immer dicker, indem mehr Körpersubstanz von beiden Seiten in denselben übertritt (Fig. 17). Obwohl das Cytoplasma beider Thiere auf diese Weise sehr innig im Canal gemischt wird, erlischt doch nicht der Gegensatz der Individualitäten. Man erkennt dies daran, dass bei der geringsten Beunruhigung die Zellkörper sich in der Mitte des Canales von einander sondern und, von einer dünnen Hautschicht bedeckt, gegen einander legen. Da schwache Störungen der conjugirten Asellicolen bei der Lostrennung der Kiemenblätter fast unvermeidlich sind, so findet der Beobachter häufig genug in der Mitte des Canals eine senkrecht oder etwas schief stehende Scheidewand (Fig. 17), die aus jenen zwei an einander gepressten Hautschichten besteht. Sie verschwindet wieder, wenn die Paarlinge in günstige Bedingungen gebracht werden. — Hat nun in der geschilderten Weise die Verbindungsbrücke ungefähr die halbe Höhe der Individuen erreicht, so schwillt dieselbe in ihrer Mitte noch mehr an (Fig. 18), sodass manchmal bei jedem Paarling die ursprünglich im Centrum der Unterseite gelegene Haftscheibe durch die Verlagerung des Plasmas an das eine Körperende zu liegen kommt, und nun folgt das Stadium, welches ich schon oben kurz andeutete und das unser höchstes Interesse in Anspruch nimmt: die Kerne beider Paarlinge, welche bis dahin keine Veränderung erkennen lassen — höchstens, dass sie sich zuweilen etwas mehr in die Länge strecken (Fig. 17), — wandern in den Verbindungscanal und auf einander zu, krümmen dabei die sich gegenüberliegenden Enden — ungefähr  $\frac{1}{3}$  der ganzen Länge — rechtwinklig nach unten um und legen sich in dieser Haltung dicht neben einander (Fig. 18). Ich habe nie Individuen angetroffen, deren Kerne sich direct berührten, sondern stets war eine schmale Plasmawand zwischen beiden, die zuweilen so breit war, dass sich jene oben erwähnte Hautschichtlamelle darin ausbilden konnte. Es wäre natürlich zu weit gegangen, wollte man die Möglichkeit einer vorübergehenden wirklichen Kernverschmelzung leugnen, denn es ist sehr gut denkbar, dass dieses Stadium der Conjugation mir nicht zu Gesicht gekommen ist. Andererseits liegt aber bis jetzt durchaus kein

Grund vor, eine solche anzunehmen, ja dieselbe ist sogar sehr unwahrscheinlich, weil es unzweifelhaft ist, dass die Kerne während dieser Periode gegenseitiger Annäherung keine Strukturveränderungen durchmachen. Nachdem die Nuclei nämlich sich eine Zeit lang — wie lange, vermag ich nicht anzugeben — gegenseitig beeinflusst haben, wandern sie wieder in ihre ursprüngliche Lage zurück und nehmen dabei auch wieder ihre alte Form an. Gleichzeitig tritt das Plasma aus dem Verbindungscanal in die eigentlichen Zellkörper zurück, jener wird in Folge dessen schmaler und schmaler (Fig. 16), reißt schliesslich in der Mitte durch und wird in seinen Resten gänzlich von den betreffenden Individuen eingezogen. Schon auf dem Zeitpunkte, welcher der Figur 16 entspricht — siehe das linke Thier derselben — oder erst nachdem die Paarlinge sich von einander getrennt haben, beginnen sodann die Kerne sich vielfach zu furchen und einzuschnüren und zerfallen endlich in eine Anzahl grösserer und kleinerer Stücke, welche durch den ganzen Zellkörper zerstreut sind (Fig. 19). Leider ist es mir nicht gelungen, die Regeneration des neuen Nucleus zweifellos festzustellen. Da sich die Asellicolen in der feuchten Kammer nicht lange am Leben erhalten lassen, war ich gezwungen, den Verlauf der Conjugation aus der Combination möglichst vieler Einzelstadien zu erschliessen, was bei der Einfachheit des ganzen Vorganges die Sicherheit unserer Erkenntniss kaum beeinträchtigen dürfte. Das Schlusstadium ist mir unglücklicher Weise nur einmal zu Gesicht gekommen, und danach scheint der neue Kern in jedem Paarling aus der Verwachsung der Bruchstücke des alten hervorzugehen. Bei *Dendrocometes* entsteht höchst wahrscheinlich der neue Kern in etwas anderer Weise: die Bruchstücke des alten lösen sich (sämmtlich oder nur theilweise?) im Plasma auf und scheiden sich als einen einheitlichen Körper wieder aus, ähnlich wie Krystalle aus ihrer Mutterlauge unter gewissen Bedingungen hervorzuwachsen. — Theoretisch wichtig ist eine Beobachtung, die ich öfters bei *Asellicola* gemacht habe, dass nämlich zuweilen drei Individuen mittels zweier Verbindungscanäle mit einander conjugiren. Es bleibt jedoch noch festzustellen, wie sich in diesem Falle der Nucleus des mittleren Thieres zu den beiden anderen Kernen verhält. — Die Conjugation ist bei unserer Acinete durchaus keine seltene Erscheinung, wie dies für fast alle anderen Infusorien gilt. Man kann auch bei ihr von einer Art „Epidemie“ reden, insofern man ziemlich sicher Paarlinge an allen Kiemenblättern eines Krebses findet, wenn sie an einem beobachtet wurden. In der

Regel conjugiren mittelgrosse Individuen, während die ausgewachsenen der Knospenbildung obliegen.

### III. Zwei neue *Lagenophrys*-Arten.

Die Untersuchung <sup>1)</sup> der an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden *Lagenophrys ampulla* St. hatte mir gezeigt, dass diese Gattung wegen eines eigenthümlichen Vorganges, der bis jetzt noch bei keinem anderen ciliaten Infusor hat nachgewiesen werden können, eine besondere Beachtung verdient. Leider stand mir, als ich jene Beobachtungen machte, ein nur sehr ungenügendes Material zu Gebote, und so sah ich mich veranlasst, den Gegenstand neuerdings noch einmal wieder aufzunehmen. Nach STEIN, welchem wir die erste Beschreibung der *Lag. ampulla* verdanken, soll diese Vorticelline an den Kiemen der Wasserassel besonders häufig vorkommen. Ich kann diese Angabe nicht bestätigen, denn obwohl ich eine sehr grosse Zahl jener Isopoden hieraufhin untersucht habe, traf ich nie eine *Lag. ampulla* auf denselben an, wohl aber zwei neue Arten dieser Gattung, welche im Folgenden eingehend geschildert werden sollen. Ich vermuthe daher, dass STEIN dieselben auch schon gesehen, jedoch irrthümlicher Weise für identisch mit der auf dem Flohkrebs lebenden Lagenophrye gehalten hat.

Die grössere dieser beiden Vorticellinen (Taf. III, Fig. 20), welche den Namen *Lag. aselli* in Zukunft führen mag, findet sich stets nur auf der (in der natürlichen Haltung) unteren Seite der Kiemenblätter, während die kleinere, für die ich die Bezeichnung *Lag. aperta* vorschlage (Taf. III, Fig. 21), sich ausschliesslich auf der entgegengesetzten Fläche ansiedelt. Beide Species kommen zuweilen in so grossen Mengen auf den Respirationsorganen der Wasserassel vor, dass dieselben wie mit den Gehäusen derselben gepflastert erscheinen. Bei *Lag. aselli* ist es mir in solchen Fällen immer aufgefallen, dass fast alle Individuen gleich orientirt sind; die Schalenöffnung und der Wimperapparat sind gegen den hinteren oder den äusseren Rand des Kiemenblattes gekehrt, was offenbar mit der Richtung des über die Kieme gleitenden Wasserstromes zusammenhängt. — Beide Lagenophryen besitzen eine planconvexe Schale, welche mit der flachen Seite aufsitzt

---

1) l. c. p. 211—215.

und an dem einen Ende eine Oeffnung zum Austritt des Peristomfeldes aufweist. Bei *Lag. aselli* sitzt dieselbe in der Mitte des etwas flacher abgerundeten Vorderrandes des Gehäuses, während sie bei *Lag. aperta* in der Regel ein wenig unsymmetrisch nach links verschoben ist. Bei jener Art ist bald der Längs-, bald der Querdurchmesser der Schale der grössere (0,068—0,08 mm), während bei dieser die Breite überwiegt (0,066 mm). Bei jungen Individuen ist die Schale überall gleichmässig dünn, bei älteren Exemplaren beider Arten ist dagegen der Schalenrand durch eine starke Verdickung ausgezeichnet, welche schmutzig-gelbbraun und ca. 0,0025 mm breit ist. Diese Färbung beschränkt sich bei *Lag. aselli* auf den dicken Saum der Hülse, greift hingegen bei *Lag. aperta* ausserdem auf die peripherischen Partien des Gehäuses über, wobei sie schnell von aussen nach innen an Intensität abnimmt. Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Arten, durch den man sie — abgesehen von ganz jungen Individuen — sofort von einander unterscheiden kann, besteht darin, dass die Schale der *Lag. aperta* in bestimmter Weise gestreift ist. Vom Rande derselben laufen zarte Verdickungslinien nach innen, ungefähr so, wie Fig. 21 es veranschaulicht. Im Detail der Streifung kommen bei den verschiedenen Individuen kleine Schwankungen vor, bald lässt sich in der Mitte des Gehäuses eine Längslineirung von dem einen Pol zum anderen verfolgen, bald eine solche in querer Richtung, bald endlich sind alle Streifen in kleine Punkte aufgelöst. — Alle *Lagenophrys*-Species besitzen bekanntlich eine Schalenöffnung, deren Rand direct mit dem Zellkörper zusammenhängt. Sie zeigt bei den verschiedenen Arten Abweichungen, die besonders in der Systematik verwerthbar sind. Am einfachsten ist dieselbe bei *Lag. aperta* gestaltet; sie stellt hier einen ovalen Ring dar, der sich direct in die Randverdickung der Schale fortsetzt und auf seiner der Kiemenblattfläche zugekehrten Seite fast geradlinig und nicht so dick ist wie auf der Oberseite. Das Thier selbst hängt nur an der Oberlippe des Schaleneinganges mittels einer dünnen Membran fest. Die ganze Oeffnung ist steif und daher nicht verschliessbar, wenn das Thier sich in sein Gehäuse zurückgezogen hat<sup>1)</sup>. Dadurch tritt diese Art in einen Gegensatz zu allen anderen, bei denen die Lippen der Oeffnung aneinandergedrückt werden, sobald sich das Thier in seiner Hülse verbirgt. — Bei *Lag. aselli* wird die Unterlippe durch eine dünne glashelle Membran (Fig. 20 m) von halbmondförmiger Gestalt gebildet.

---

1) Daher der Speciesname *aperta*.

Sie überragt den Schalenrand etwas nach vorn und ist in der Mitte häufig ein wenig eingekerbt. Da sie unbeweglich ist, wird der Verschluss der Schale ausschliesslich durch die zwei verdickten und gebogenen Leisten bewirkt, welche den Dorsalrand der Oeffnung bilden (Fig. 20 l).

Die Gestalt des Körpers der beiden von mir aufgefundenen Lagenophryen entspricht genau derjenigen der Hülse; doch sind die Thiere nur selten so gross, dass sie dieselbe ganz ausfüllen. Das Plasma besitzt überall dieselbe Structur und lässt eine besondere Rindenschicht nicht erkennen. Der Wimperapparat ist bei *Lag. aselli* länger gestielt als bei *Lag. aperta*. Die Form desselben bei der vorangestellten Art ist aus der citirten Figur ersichtlich, und es sei hier nur noch erwähnt, dass ich im Innern des Stieles jederseits einen zarten Faden von dem die Cilien tragenden Ringwulste bis dorthin, wo der Stiel in den eigentlichen Körper übergeht, verfolgen konnte (Fig. 20 f). Ich halte denselben für eine myophane Fibrille, welche das blitzartige Einziehen des Wimperapparates bewirkt. — Hinsichtlich der Schlundröhre (*oe*) und der contractilen Vacuole (*cv*) gilt für beide uns hier interessirenden Infusorien das, was ich früher bei *Lag. ampulla* angegeben habe. — Der Kern (*N*) der *Lag. aselli*, ein im lebenden Thiere nur selten zu erkennendes Gebilde, hat eine wurstförmige Gestalt und erstreckt sich etwas unterhalb der contractilen Vacuole quer durch die Zelle; seine Umrisse sind im Einzelnen manchen kleinen Schwankungen unterworfen. Besonders häufig besitzt das linke Ende des Kernes eine stiefelartige Configuration, während das rechte, in der Nähe der Vacuole liegende einfach abgerundet ist (Fig. 24, 25). Wieder in anderen Fällen sind beide Enden einander gleich und keulenartig angeschwollen (Fig. 22). Der Nucleus wird allseitig von einer dünnen Membran umgeben und zeigt im Innern die bekannte feinkörnige Structur. Von besonderem Interesse ist nur das Verhalten der Nucleoli, die übrigens nicht immer vorhanden zu sein brauchen. Sind sie, was gewöhnlich der Fall ist, in grösserer Anzahl anwesend, so liegen sie vorzugsweise in kleinen Nischen der Kernwandung (Fig. 22, 25). Erreichen sie dabei eine beträchtlichere Grösse (Fig. 25), so sind sie äusserlich gar nicht von dem einen Nebenkern <sup>1)</sup> zu unterscheiden, der allen Lagenophryen zukommt und dem Hauptkern ebenfalls dicht angeschmiegt zu sein pflegt. Die Figur 25 zeigt das Bild eines relativ

---

1) Um terminologischen Verwechslungen vorzubeugen, erscheinen

recht bedeutenden Nucleolus bei stärkerer Vergrößerung. Man erkennt, dass die Kernmembran sich nicht auf die Nische fortsetzt, sondern das glänzende, homogen erscheinende Kernkörperchen liegt direct in einem von dem feinmaschigen Gerüstwerk des Kernes gebildeten Hohlraum. — Der Nebenkern ist rundlich oder spindelförmig und von homogenem Aussehen; er hat durchschnittlich einen Durchmesser von 0,005 mm und in Folge seines festen Gefüges einen matten Glanz. Er liegt vornehmlich in der Nähe des rechten Kernendes, doch auch häufig genug sonst irgendwo neben der Kernmembran oder in einer kleinen Vertiefung derselben, und da auch die Nucleoli zuweilen ein wenig aus ihren Nischen herausrücken, lässt er sich von diesen nicht immer mit Sicherheit unterscheiden. In einem solchen Falle giebt nur die Färbung darüber Aufschluss, welche Kügelchen als Kernkörperchen zu deuten sind und welches als Nebenkern, denn der letztere färbt sich immer schwächer als die eigentliche Kernsubstanz, muss daher auch chemisch anders als diese zusammengesetzt sein. Nichtsdestoweniger scheint mir aus dem geschilderten Verhalten der Kernkörperchen hervorzugehen, in welcher Weise wir uns die Entstehung der Paranuclei der Infusorien zu denken haben; der Nebenkern ist in morphologischer Hinsicht ein modificirter Nucleolus und von solchen peripheren Kernkörperchen abzuleiten, wie sie bei *Lag. aselli* häufig zu finden sind.

Zu demselben Resultate führt auch das Studium des Kernes bei *Lag. aperta*. Derselbe besitzt nicht die wurstförmige Gestalt, die für den Nucleus aller übrigen *Lagenophrys*-Arten charakteristisch ist, sondern ist ein rundlicher, links von der Mündung des Oesophagus gelegener Körper (Fig. 21, *N*), der in einer besonderen Nische in der Regel ein sich etwas schwächer tingirendes Kügelchen, den Nebenkern (*n*), beherbergt. Im lebenden Thiere fällt der Kern nur als ein heller Fleck im Plasma auf. Die Structur desselben ist, wie bei *Lag. aselli*, bald eine gleichmässig feinkörnige, bald finden wir eine grosse Anzahl sehr kleiner Kernkörperchen, bald endlich erreichen einige derselben beträchtliche Dimensionen. In letzterem Falle liegen sie fast ausschliesslich in Nischen der Kernwandung (Fig. 26, *a—e*) und lassen

---

mir die Bezeichnungen: Hauptkern = Nucleus; Nebenkern = Paranucleus; Kernkörperchen = Nucleolus am zweckmässigsten. Wird einfach von „Kern“ gesprochen, so ist darunter natürlich der Hauptkern zu verstehen.

sich dann in ungefärbtem Zustande von dem Paranucleus nicht sicher unterscheiden. Der Kern hat überhaupt gar nicht selten die merkwürdige Tendenz, grössere Partien durch eine — wie mir scheint, allseitig ausgebildete — Furche von der Hauptmasse zu isoliren (Fig. 26, *a*, *d*); oder seine Oberfläche wird von unregelmässigen Furchen durchzogen, in denen ein oder mehrere Nucleoli liegen (Fig. 26, *c*, *e*). Auch der Nebenkern kann in mehrere Stücke zerfallen, die unter einander gleich oder verschieden gross sind.

Schon das Studium der *Lag. ampulla* bot mir Gelegenheit, eine merkwürdige Beobachtung STEIN's zu bestätigen, der zu Folge diejenigen Thiere, welche auf einem in der Häutung begriffenen Kiemenblatte sitzen, dieses und ihre Schalen mit Hülfe eines neugebildeten Wimperkranzes verlassen und dabei regelmässig eine ziemliche Portion von Protoplasma ausstossen. Man kann diesen Process augenscheinlich nur so deuten, dass er bezweckt, gewisse Plasmamengen, welche abgenutzt und für den Stoffwechsel unbrauchbar geworden sind, periodisch aus dem Zellkörper zu entfernen. Ein solcher Vorgang ist meines Wissens bisher noch von keinem anderen Infusor bekannt, und ich war daher um so gespannter, wie sich die beiden neuen *Lagenophrys*-Species in diesem Punkte verhalten würden, als STEIN denselben nur von *Lag. ampulla*, nicht aber von *Lag. vaginicola* und *Lag. nassa* erwähnt, obwohl er gerade die zweite Art verhältnissmässig genau beschrieben hat. Es hat sich nun herausgestellt, dass eine periodische Abschnürung von nicht mehr lebensfähigem Protoplasma in der That nicht allen Arten dieser Gattung zukommt. Sie findet sich ganz regelmässig auch bei *Lag. aselli*, fehlt dagegen *Lag. aperta*; letztere Thierform durchläuft dagegen periodisch einen anderen, ebenso merkwürdigen Process, den ich nur als Ausstossung von Nucleoplasmastücken deuten kann.

Merkt eine *Lag. aselli*, dass das von ihr bewohnte Kiemenblatt seine Oberhaut abzustreifen beginnt, so löst sie ihr vorderes Körperende theilweise von der Schalenöffnung, nimmt eine schiefe Stellung in ihrer Hülse ein und schnürt gleichzeitig eine kleine Portion Cytoplasma ab (Fig. 27). Dieser anfangs noch lebende Plasmarest bleibt an der dorsalen Lippe der Schalenöffnung hängen (Fig. 28), so dass das betreffende Individuum sich erst dann frei in seinem Gehäuse bewegen kann, wenn die Abschnürung vollendet ist. Das Thier verwendet zur Locomotion nicht etwa die Cilien des Peristomdeckels, sondern einen Kranz langer Wimpern, der gleichzeitig mit jener Substanzen-



äusserung auf der Unterseite entsteht und etwas unsymmetrisch gelagert ist (Fig. 27). Bei *Lag. aselli* vermochte ich nun ferner mit aller Sicherheit nachzuweisen, dass sich in jenem Plasmarest stets ein oder mehrere Kügelchen (Fig. 27, 28, *N'*) befinden, die, nach ihrer starken Tinctionsfähigkeit zu schliessen, nur aus dem Kern stammen können. Es findet also bei diesem Infusor periodisch eine Ausstossung grösserer Mengen von Cytoplasma und geringer von Nucleoplasma statt. Bei *Lag. ampulla* sind mir irgendwelche Kernstücke im Plasmarest nicht aufgefallen, und es muss daher einer nochmaligen Untersuchung vorbehalten bleiben, festzustellen, ob sie hier nur übersehen sind oder ob sie in der That fehlen. Leider habe ich bei *Lag. aselli* nicht ermitteln können, wie diese Kernrudimente in den Plasmarest hereingelangen. Thatsache aber ist, dass sie stets vorhanden sind und sich vielfach auch dann noch durch Färbung nachweisen lassen, wenn die vom Infusor abgetrennte Zellportion bis auf die zarte, zusammengeschrumpfte Membran längst zerfallen ist. Eine Verwechslung mit Fetttröpfchen, an die man wegen des matten Glanzes jener Kügelchen denken könnte, ist auch ausgeschlossen, denn sie schwärzen sich nicht bei Behandlung mit Osmium. Eine besondere Structur konnte ich in ihnen nicht erkennen; sie erscheinen vielmehr homogen und gleichen äusserlich vollständig den Nucleoli oder dem Nebenkern. Da nun der letztere in dem betreffenden Individuum noch deutlich nachweisbar ist (Fig. 27, *n*), und da ferner der Hauptkern sich während des Wohnortwechsels nicht merklich verändert, so halte ich jene Kernstückchen des Plasmarestes vermuthungsweise für periphere Kernkörperchen, die aus ihren Nischen herausgewandert sind. Figur 28 zeigt in anschaulicher Weise, zu welcher beträchtlicher Grösse die Plasmareste zuweilen anwachsen können, und wie dieselben anfangs der ganzen Dorsallippe der Schalenöffnung ansitzen. Mit zunehmendem Zerfall ziehen sich dieselben auf die eine (fast ausnahmslos die rechte) Seite derselben zurück. — Die frei umherschwimmenden Individuen der *Lag. aselli* besitzen am vorderen Körperpole schon dieselben Einrichtungen (eine halbkreisförmig vorspringende dünne Membran und zwei darüber liegende verdickte Leisten), welche oben von der Schalenöffnung geschildert wurden (Fig. 27). Es folgt daraus, dass dieselben eigentlich nicht zur Hülse, sondern zum Thiere selber gehören. Bemerkenswerth ist ferner, dass der Kern des bewegungsfähigen Thieres eine U-förmige Gestalt annimmt und mit seiner Hauptmasse sich in die Richtung der Längsaxe stellt, anstatt, wie früher, parallel der Queraxe gelagert zu sein. Es liegt hier offenbar eine Anpassung an die enge Schalenöffnung vor, durch welche unser

Thierchen sich hindurchpressen muss, ehe es seine Locomotionsfreiheit verwerthen kann. Beim Verlassen der Hülse schiebt sich die *Lagenophrys* stets mit dem hinteren Körperpole voran durch die Oeffnung.

*Lag. aperta* ist ebenfalls gezwungen, ihren Wohnsitz zu verändern, sobald das betreffende Kiemenblatt sich häutet. Sie erhält, wie die andere Art, auf der Unterseite einen Kranz langer Wimpern; Plasma und Kern bleiben dagegen unverändert, eine Substanzentäusserung findet hier also nicht statt. Wie oben schon kurz angedeutet wurde, habe ich dagegen viele Individuen dieser Art angetroffen, die ebenfalls Portionen ihrer Kernsubstanz auszustossen schienen. Dieser Process fällt aber nicht mit der Häutung des Respirationsorganes zusammen, oder doch wenigstens nicht mehr und nicht minder, als jede andere Phase aus dem Leben einer *Lagenophrys* mit jener Erscheinung coincidirt. Die Figuren 29 *a—g* (Taf. IV) stellen verschiedene Stadien dieses eigenthümlichen Vorganges dar, den ich übrigens nicht an einem und demselben Kerne in continuo habe beobachten, sondern nur durch Combination verschiedener Bilder habe erschliessen können. Es liegt dies an der Beschaffenheit des Nucleus, der im lebenden Thiere nur undeutlich als eine hellere Partie im Plasma auffällt und daher sich nicht sicher von Vacuolen unterscheiden lässt. Die abgebildeten Lagenophryen, welche im übrigen von den normalen Individuen nicht abweichen, zeigen — mit Ausnahme von 29 *d* — sämmtlich in der linken vorderen Ecke des Körpers einen Kern mit Nebenkern von gewöhnlicher Structur; ausserdem aber besitzen sie in der rechten Zellhälfte 1—4 andere Nucleusstücke von sehr verschiedener Grösse und unregelmässig rundlichen Contouren. Sie haben in der Regel einen Durchmesser von 0,004—0,008 mm und liegen fast immer, bald einzeln, bald zu mehreren, in einer Vacuole, so dass man sie im ungefärbten Thiere unwillkürlich für Nahrungsballen hält. Sowie man freilich unser Infusor mit Carmin behandelt hat, ist eine solche Verwechslung gänzlich ausgeschlossen, denn jene rundlichen Ballen färben sich ebenso scharf und ausnahmslos wie der Hauptkern. Der Umstand, dass man dieselben nicht selten (Fig. 29 *d, g*) noch unmittelbar neben dem Nucleus liegen sieht, lässt wohl nur die eine Deutung zu, dass sie durch Abschnürung von jenem entstanden sind. Vielleicht stehen solche mit grösseren isolirten Portionen und mit Furchen versehene Kerne, wie sie in Figur 26 *d, e* (Taf. III) abgebildet wurden, in Zusammenhang mit dieser Erscheinung. Ueber das weitere Schicksal dieser Kernbrocken kann ich leider keine völlig sicheren Mittheilungen machen, weil man eben den ganzen Process nur an abgetödteten Exem-

plaren verfolgen kann. Ich vermuthe, dass dieselben nach und nach aus dem Zellkörper entfernt werden, und halte demgemäss den ganzen Vorgang für homolog mit jenen Ausstossungserscheinungen, die wir oben bei *Lag. aselli* kennen gelernt haben. Für diese Anschauung spricht erstens der Umstand, dass jene Kernbrocken fast regelmässig in Vacuolen angetroffen und in diesen langsam im Plasma hin und her bewegt werden. Sie ähneln hierin ganz den unverdaulichen Nahrungsresten, welche bei den Infusorien ebenfalls in Vacuolen nach aussen befördert werden. Zweitens weist die wechselnde Zahl, in der jene Kernstücke angetroffen werden, auf eine derartige allmähliche Ausstossung hin. Die ganze Erscheinung tritt, wie die Conjugation, epidemisch auf, d. h. es werden gleichzeitig immer mehrere Individuen von derselben ergriffen. Nicht selten beobachtete ich die überwiegende Mehrzahl aller auf einem Kiemenblatt sitzenden Lagenophryen in diesem scheinbar vielkernigen Zustande. Wenn nun von diesen Thieren einige vier Nucleusballen, andere drei, wieder andere nur zwei oder nur einen ausser ihrem Hauptkern besaßen, so lässt sich, da der ganze Vorgang ja überhaupt nur vorübergehender Natur ist, nur ein successives Verschwinden derselben hieraus folgern. Endlich habe ich drittens in einigen wenigen Fällen, wie ich glaube, den Moment der Ausstossung direct beobachtet. In Figur 29 *b* (Taf. IV) liegt das eine Kernstückchen so unmittelbar neben der Schalenöffnung, als ob es im nächsten Augenblicke aus der Zelle entfernt werden sollte. Das in Figur 29 *e* abgebildete Thier lässt darüber keinen Zweifel, dass der eine Nucleusballen, von etwas Plasma umgeben, ausserhalb der Hülsenöffnung sich befindet. Leider bemerkte ich dieses Individuum erst nach der Abtödtung durch conc. Sublimat, wodurch ein genaues Erkennen des Wimperapparates und der jenes Kernstückchen umgebenden Plasma-theile unmöglich wurde. Da aber diese *Lagenophrys* sowie alle übrigen auf demselben Kiemenblatt sitzenden einen ganz normalen Eindruck machte, so wäre es ganz unnatürlich, hier ein Kunstproduct zu vermuthen. — Der ganze Vorgang verläuft demnach wahrscheinlich in folgender Weise: von dem Hauptkern der *Lag. aperta* schnüren sich von Zeit zu Zeit mehrere, in der Regel 3–4, rundliche Ballen ab, die zusammen ungefähr so gross sind wie der zurückbleibende Rest des Kernes. Eine Veränderung des Paranucleus geht hierbei nicht vor sich. Um diese Ballen bildet das Cytoplasma vacuolige Räume und stösst sie nach und nach aus dem Zellkörper aus. Ob ein Verlust an Zellplasma hiermit Hand in Hand geht, oder ob dies nicht der Fall ist, muss weiteren Untersuchungen zur Entscheidung

überlassen werden. Der eine oder der andere Leser könnte vermuthen, die geschilderten Kernveränderungen möchten Stadien der Conjugation darstellen, da diese bei den Infusorien ja ebenfalls epidemisch aufzutreten pflegt und vielfach zum Zerfall des Hauptkernes in kleinere Stücke führt. Obwohl mir nun der Verlauf der Conjugation genauer nur von *Lag. aselli* bekannt ist, halte ich dennoch eine solche Annahme für durchaus unzulässig; denn ich habe vielfach Individuen von *Lag. aperta* beobachtet, die offenbar sich in Conjugation befanden, da sie den entsprechenden Stadien der *Lag. aselli* vollständig glichen. Ausserdem bleibt bei dem hier behandelten Prozesse der Nebenkern völlig unverändert, was im Widerspruch steht mit allen bis jetzt über die Conjugation der Infusorien gemachten Erfahrungen. — Auch als einen Fortpflanzungsact, eine Theilung, lässt sich der in Rede stehende Vorgang nicht ansehen; wenigstens habe ich nie bemerkt, dass bei derartigen Individuen das Cytoplasma in zwei oder mehrere Portionen zerfallen war.

Die einzige Vermehrungsweise der Lagenophryen ist die Theilung. STEIN glaubte, dass auch die Knospen sich zu jungen Thieren entwickelten, eine Anschauung, die nicht richtig ist. Die Knospen sind vielmehr, wie ich schon früher vermuthete und jetzt sicher nachweisen kann, nur zur Conjugation bestimmt. Die Theilungsebene verläuft bei allen Lagenophryen in diagonaler Richtung durch den Zellkörper. Bei *Lag. ampulla* und *aselli* sah ich sie stets links von der Schalenöffnung beginnen, so dass die linke Theilhälfte einen neuen Wimperapparat, eine contractile Vacuole und einen auf der Unterseite gelegenen Cilienkranz erhält; bei *Lag. aperta* wird umgekehrt die rechte Plasmahälfte mit jenen Neubildungen ausgerüstet. Von einigem Interesse ist im übrigen nur der Umstand, dass der Kern der *Lag. aperta* vor der Theilung diejenigen Umrisse annimmt, welche für den Nucleus der andern *Lagenophrys*-Arten charakteristisch sind: er wird wurstförmig (Fig. 30), schnürt sich dann in der Mitte durch, und seine beiden birnförmigen Theilstücke gehen darauf wieder in eine runde Gestalt über. Seine Structur ändert sich hierbei nicht, sondern bleibt stets gleichmässig feinkörnig. — Von den beiden aus der Theilung hervorgehenden Individuen entfernt sich nur dasjenige mit dem ventralen Wimperringe. Das andere bleibt im Besitz der alten Schale und zieht sich von der vorderen Oeffnung derselben nur so weit zurück, als es erforderlich ist, um das Schwesterthier aus der Hülse herauszulassen. So sah ich einmal, dass eine *Lag. aselli* nur die dorsale Lippe der Oeffnung freigab, an der ventralen hingegen kleben blieb, und über

jenes Thier hinweg schob sich das zweite Individuum mit dem hinteren Körperende voran ins Freie. — Schliesslich habe ich hier noch zu erwähnen, dass mir einmal ein abnormer Fall vorgekommen ist, wo eine sehr grosse *Lag. aselli* sich gleichzeitig in drei verschiedenen grosse Tochterthiere getheilt hatte (Fig. 31). Zwei derselben, die durch echte Quertheilung aus einer Plasmaportion hervorgegangen zu sein schienen — füllten die rechte Schalenhälfte aus, das dritte die linke. Nur an dem letzteren liess sich ein Wimperapparat deutlich erkennen. Alle drei Individuen besaßen einen Nebenkern; die Hauptkerne waren bei zweien derselben normal gebaut, bei dem dritten in drei Stücke zerfallen.

Die Conjugation zerfällt bei allen Lagenophryen in zwei von einander sehr verschiedene Vorgänge, in die Bildung der Conjugationsknospen und in die eigentliche Conjugation, d. h. die Copulation einer oder mehrerer Knospen mit einem normal gebauten Thiere. Ob beide Prozesse an demselben Individuum vorkommen, oder ob bei dieser Gattung ein sexueller Gegensatz zwischen Thieren, die nur Knospen bilden, dagegen nicht mit Knospen anderer Individuen copuliren, und solchen, die nur für das letztere bestimmt sind, ohne je derartige Schwärmstadien zu entwickeln, vorhanden ist, lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden. Am wahrscheinlichsten erscheint die erste Annahme, weil man nicht selten an einem Kiemenblatt fast sämtliche Bewohner in der Knospenbildung, an einem anderen in Conjugation antrifft, was schwer erklärlich wäre, wenn die Lagenophryen theils nur zur Knospenbildung, theils ausschliesslich zur Copulation befähigt wären. Hält man die Conjugation für gleichwerthig mit dem Befruchtungsacte der Eier der Metazoen — und gerade für die Lagenophryen lässt sich ein solcher Vergleich noch am leichtesten durchführen —, so wären demnach die Individuen dieser Vorticellinen-Gruppe zeitweilig männlicher, zeitweilig weiblicher Natur, resp. geschlechtlich indifferent, so lange sie sich nur durch Theilung fortpflanzen.

Die Knospenbildung der *Lag. aselli* wird, wie ich dies schon früher von *Lag. ampulla* angegeben habe, durch einen Zerfall des Hauptkernes in zahlreiche (c. 40—50) Kügelchen eingeleitet. Sodann wölbt sich die links neben der Schalenöffnung gelegene Körperpartie in Gestalt eines flachen Buckels hervor (Fig. 32). Eine Anzahl Kernkugeln treten in die so angelegte Knospe über, und dieselbe schnürt sich, nachdem eine contractile Vacuole in der Mitte des Körpers sichtbar geworden ist, vom Mutterthiere ab. Der Schwärmer (Fig. 33 a) hat eine ovale bis eiförmige Gestalt und schwimmt mit Hülfe eines Cilienkranzes, der parallel zur Längsaxe den einen der seitlichen Körperpole umzieht, in

der Schale umher. Die der Knospe angehörigen Kernkugeln, deren Zahl in der Regel zwischen 3—10 schwankt, verwachsen hierauf wieder zu einem einheitlichen, stabförmigen oder rundlichen Nucleus, und der gleiche Vorgang spielt sich auch an den Kernkugeln des Hauptthieres ab, wobei übrigens häufig zuerst zwei Kerne gebildet werden, die nachträglich mit einander verschmelzen (Fig. 33 *d*). Die in der geschilderten Weise entstandene Schwärmknospe ist noch nicht copulationsreif. Sie theilt sich zunächst aufs neue, und zwar je nach ihrer Grösse einmal oder zweimal, so dass also zwei, resp. vier Conjugationsschwärmer aus der ursprünglichen Knospe hervorgehen. Die Theilungsebene steht senkrecht zum Cilienkranze (Fig. 33 *b*), und der ganze Vorgang macht sich schon etwas früher durch das Auftreten einer zweiten contractilen Vacuole bemerkbar. In dem fertigen Schwärmer habe ich nur einen Nucleus, aber keinen Nebenkern beobachtet. Da aber während des Zerfalls des Hauptkernes der Mutter der Paranucleus derselben sich der Wahrnehmung entzieht, ist es nicht unmöglich, dass auch Nebenerivate in die Knospe übertreten. — Die Schwärmerbildung der *Lag. aperta* verläuft genau so, wie sie soeben von *Lag. aselli* geschildert wurde. Auffallend ist mir nur, dass bei derselben der Nucleus nicht selten bloss in einige wenige (c. 6—10) Kugeln zerfällt, die sich auch nicht durch den ganzen Zellkörper zerstreuen, sondern dicht bei einander an der Stelle des früher einheitlichen Kernes liegen bleiben. — Zuweilen theilt sich die Knospe der *Lag. aselli* schon einmal, ehe sie sich von der Mutter ganz losgelöst hat. Fig. 34 stellt einen solchen Fall dar. Das obere Theilstück der Knospe ist nur halb so gross wie das untere; durch eine nochmalige Theilung des letzteren würden im Ganzen drei Schwärmer resultiren, was ich in der That dann und wann bei Thieren beobachtet habe, die noch vollständig mit der Schalenöffnung zusammenhingen, also vermuthlich ihren Knospen noch keine Gelegenheit zum Ausschlüpfen gegeben hatten. — Einige Male ist mir auch eine besondere Modification der Knospenbildung zu Gesicht gekommen, die von Interesse ist, weil sie uns einen Fingerzeig giebt, wie man sich phylogenetisch die Entstehung eines solchen Vorganges zu denken hat. Ich traf nämlich Lagenophryen (Fig. 35), die an der linken Seite eine deutliche Knospe mit contractiler Vacuole angelegt hatten, deren Kerne aber nicht zerfallen waren, sondern mit ihrem einen Ende in die Knospe hereinragten. Bei der Abschnürung der Knospe gelangt jenes kurze Stück des Nucleus in dieselbe. Der vordere Pol des 0,017 mm grossen Schwärmers ist viel dichter mit Cilien besetzt, als es normaler Weise der Fall ist. Da jedoch eine besondere

Mundöffnung fehlt, können derartige Thierchen auch wohl nur zur Copulation bestimmt sein. Die Conjugationsschwärmer entstehen also zuweilen durch eine echte Theilung, bei der freilich sehr ungleich grosse Individuen von einander getrennt werden, und erinnern durch ihren rudimentären Wimperapparat an die aus einer normalen Theilung resultirenden Lagenophryen. Sie machen es wahrscheinlich, dass die Conjugation ursprünglich zwischen völlig gleichartigen Individuen stattfand und erst auf einer weiteren Differenzierungsstufe zur Ausbildung kleiner, mundloser Schwärmer führte.

Die eigentliche Conjugation wird dadurch eingeleitet, dass ein oder auch wohl zwei Schwärmer, die auf irgend eine Weise in die Schale einer *Lagenophrys* eingedrungen sind, mit dieser verwachsen (Fig. 36) und ihren Kern in sie übertreten lassen. Es scheint hierbei nur auf die Ueberführung der Nucleussubstanz des Schwärmers in das Hauptthier anzukommen, denn ich fand zuweilen vorgeschrittenere Conjugationsstadien, denen äusserlich noch der oder die Knospen als faltige, ziemlich viel Plasma enthaltende Säckchen ansassen (Fig. 37). Gleichzeitig mit der Copulation des Schwärmers treten auch am Hauptthier die ersten Veränderungen auf. Der Nebenkern desselben wächst zu einem relativ sehr grossen, spindelförmigen, anfangs feinkörnigen, später streifigen Körper heran (Fig. 36). Sodann theilt er sich in zwei Spindeln, während der Hauptkern in eine Anzahl verschieden grosser Kugeln zerfällt (Fig. 38). Die nun folgenden Stadien verlaufen nicht bei allen Thieren in derselben Weise. In einzelnen Individuen scheinen die Nebenspindeln sich noch weiter zu theilen, während die Bruchstücke des Hauptkernes sich im Plasma sämmtlich auflösen. Ein Beispiel hierfür bietet das in Figur 39 nach Sublimat-Behandlung abgebildete Thier, denn in diesem waren auch nach der Färbung nur 6 Nebenkernspindeln, aber keine Nucleusstücke zu erkennen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bleibt dagegen ein grosser Theil der letzteren (vielleicht sogar alle) während der ganzen Conjugation erhalten und betheilt sich später direct an dem Aufbau des neuen Kernes. Man trifft dann in den Lagenophryen viele sich stark färbende Kugeln, von denen einige — bis zu 8 — sich durch besondere, unter einander so ziemlich übereinstimmende Grösse (0,0068 mm) auszeichnen (Fig. 40 *a—d*). Diese letzteren halte ich für modificirte Nebenkernspindeln und glaube, dass der neue Kern entweder aus diesen allein durch Verwachsung entsteht — wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, dass die im Plasma gelöste Substanz der Nucleusbruchstücke auch verwerthet wird — oder aus der Verschmelzung der



Derivate des Nebenkernes und des Hauptkernes hervorgeht. Sind jene grösseren Kugeln in der That Produkte des Paranucleus, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass dieselben in erster Linie an dem Aufbau des neuen Kernes beteiligt sind.

#### IV. *Epistylis simulans* n. sp.

An den Kiemenblättern des *Asellus aquaticus* fand ich sehr häufig eine kleine *Epistylis*-Art, welche mit der von WRZEŚNIEWSKI <sup>1)</sup> als *Ep. steinii* beschriebenen Species die grösste Aehnlichkeit besitzt. Beide Formen haben dieselbe Körpergestalt, dieselbe Grösse und einen gleich gebauten Kern, und ich würde kein Bedenken tragen, dieselben für identisch zu erklären, wenn nicht der Stiel des von mir beobachteten Infusors eine sehr deutliche Längsstreifung aufwiese, deren WRZEŚNIEWSKI nicht gedenkt. Da der letztere Forscher den Stiel seiner *Ep. steinii* eingehend schildert, so ist wohl kaum anzunehmen, dass hier ein Beobachtungsfehler vorliegt, sondern sehr wahrscheinlich unterscheidet sich die Bewohnerin der Wasserassel durch jene Structur von der ihr im Uebrigen sehr nahe stehenden Vorticelline des *Gammarus pulex* und darf daher auch wohl als eine besondere Species — wenigstens vorläufig — angesehen werden.

Ausser dieser Längsstreifung besitzt der Stiel der *Ep. simulans* auch noch eine unregelmässige quere Ringelung (Fig. 42). Dieselbe hat ihren Sitz in der oberen Membran, welche den Stiel von aussen umgiebt, und ist nur der Ausdruck von Falten und Runzeln, die sich in ihr — häufig in ziemlich regelmässigen Abständen — bei allen älteren Exemplaren bilden. Das Innere des Stiels scheint mit einer Gallerte erfüllt zu sein, die in ihrer ganzen Länge jene fibrilläre Structur aufweist. In der Axe des Stieles verläuft ausserdem ein Faden, der von unten nach oben an Stärke zunimmt und unter Bildung einer kegelförmigen Anschwellung in den Körper der *Epistylis* übergeht. Obwohl ich nichts von einer pinselförmigen Ausstrahlung desselben im Zellkörper wahrzunehmen vermochte, bezweifle ich doch nicht, dass dieser Strang dem Stielmuskel einer Vorticelle homolog ist. Derselbe ist hier rudimentär geworden oder hat wenigstens seine ursprüngliche Function einer contractilen Fibrille verloren und dient

1) P. WRZEŚNIEWSKI, Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29, p. 280.

jetzt nur als Befestigungsmittel. Die *Epistylis simulans* vermag nämlich nicht, ihren Stiel irgendwie zu verändern, und die Querfalten desselben sind daher nicht die Folge einer Contraction jenes Muskels. Ich vermuthe, dass sie durch die Art des Wachsthums des Stieles bedingt werden.

Der übrigen Organisation unseres Infusors habe ich keine genaue Beachtung geschenkt. Es sei daher hier nur noch erwähnt, dass dem wurstförmigen Nucleus kein Nebenkern anliegt, und dass in der Nähe des hinteren Körperpoles eine ringförmige, querliegende, myophane Fibrille, wie bei manchen anderen Vorticellinen, vorhanden zu sein scheint. Ich habe sie wegen ihrer Zartheit nicht direct erkennen können, aber ihre Existenz wird durch häufige Contractionen, welche eine Ringfurche hervorrufen, sehr wahrscheinlich gemacht. Ueber diesem Ringe bildet sich ein Kranz von Cilien, wenn die *Epistylis*, wie dies nicht selten vorkommt, ihren Wohnsitz verlassen will. — Das hinter dieser Fibrille gelegene Plasma unterscheidet sich sehr auffallend von der vor ihr befindlichen Körpersubstanz; es ist besonders dichtkörnig, und die so beschaffene hinterste Körperregion, welche nach vorn eine muldenförmige Vertiefung bildet, erscheint daher viel dunkler als das übrige Cytoplasma (Fig. 43).

An unserem Thierchen interessirte mich vor allem die Conjugation. Dieselbe ist bei *Epistylis simulans*, abweichend von fast allen übrigen Ciliaten, eine keineswegs seltene Erscheinung, sondern ich begegnete ihr auf Schritt und Tritt. Stets wird eine grössere Anzahl von Thieren — häufig so ziemlich alle Individuen, soweit sie dasselbe Kiemenblatt bewohnen — von ihr ergriffen, und ein einziges solches Blatt genügt dann, um dem Beobachter ungefähr alle Stadien zu zeigen. Der Vorgang zerfällt, wie bei *Lagenophrys*, in zwei sich auf verschiedene Individuen vertheilende Abschnitte, in die Bildung der Conjugationsschwärmer und in die eigentliche Copulation. — Wie die Conjugationsknospen entstehen, habe ich im Einzelnen nicht verfolgt. Ich kann nur angeben, dass dieselben sich stets von dem basalen Körperende ihrer Mutter abschnüren (Fig. 41) und sich von dieser nur durch die sehr viel geringere Grösse, durch das Fehlen einer Mundöffnung und einer Schlundröhre sowie durch die rudimentäre Ausbildung des vorderen Wimperapparates unterscheiden. Sie besitzen einen kleinen wurstförmigen Kern, eine pulsirende Vacuole und ferner in der Nähe des hinteren Körperpoles die oben erwähnte contractile Ringzone, über der in einer Furche die Cilien auftreten, mit deren Hülfe das Thierchen fortschwimmt. Wie bei der gewöhnlichen Fort-

pflanzung durch Längstheilung der rudimentäre Stielmuskel in zwei, mit einander in Zusammenhang bleibende, kurze Aeste sich gabelt, so läuft auch zur Conjugationsknospe ein Seitenzweig jener Fibrille (Figur 41). Dieselbe ist auch offenbar eng mit dem Körper derselben verbunden, denn gar nicht selten zieht sie sich bei der Loslösung des Schwärmers zu einem Faden aus, der fast so lang ist wie jener selbst. Die Knospe zerzt dann an dem Faden herum, bis es ihr glückt, denselben zu zerreißen. — Der Conjugationsschwärmer ist, wie schon oben erwähnt wurde, auch mit einem rudimentären vorderen Wimperapparate ausgerüstet. Das Peristom bildet nämlich eine enge Oeffnung (Fig. 41), welche in eine spaltförmige Höhlung führt. Der Boden derselben ist dicht mit kleinen Cilien bedeckt und entspricht, da er auch etwas hervorgewölbt werden kann, offenbar einer reducirten Wimperscheibe. Diese Deutung folgt auch aus dem Umstande, dass jene Wimpern beim Mangel einer Mundöffnung nicht zum Herbeistrudeln von Nahrung und wegen ihrer geringen Grösse auch nicht zur Locomotion verwerthet werden können, daher augenscheinlich functionslose Gebilde sind. Ihre Anwesenheit wird nur verständlich, wenn man sie für homolog mit dem vorderen Wimperapparate der normalen Individuen hält, woraus dann weiter derselbe Schluss zu ziehen ist, wie oben bei der Gattung *Lagenophrys*, dass nämlich höchst wahrscheinlich die Conjugation ursprünglich zwischen völlig gleichartigen Thieren stattfand.

Der Verlauf der eigentlichen Conjugation, die Verschmelzung eines Schwärmers mit einem gewöhnlichen Individuum, gestaltet sich relativ einfach, weil ein Nebenkern nicht vorhanden ist. Die Schwärmer setzen sich mit ihrem hinteren Körperpole, der zu einer flachen Scheibe wird, einem grossen Thiere an und verwachsen mit demselben. Die Cilien der Knospe gehen auf nicht näher beobachtete Weise verloren, und noch ehe die Verwachsung beider Paarlinge so innig wird, dass das Plasma des kleineren in directe Berührung mit dem des grösseren kommt, also noch vor der Resorption der Cuticulae, zerfallen die Kerne beider Copulirenden in kleine, sich intensiv färbende Kügelchen. In der Knospe liegen ungefähr 10 derselben, im Hauptthier weit mehr, aber von derselben Grösse (Fig. 44, *a*). Zuweilen bemerkt man unter den Kernkugeln des Hauptthieres eine von besonderer Grösse (Fig. 44, *b*). Auf dem nächsten Stadium wird die Körpersubstanz des Schwärmers vollständig von der des andern Paarlings aufgenommen (Fig. 44, *c*), und nur die Cuticula des ersteren bleibt als ein faltiges Bläschen an dem letzteren hängen. Um diese Zeit lassen sich die Kernkugeln der

Paarlinge nicht von einander unterscheiden. Allmählich beginnen einige derselben, zunächst eine, dann eine zweite, schliesslich eine dritte und häufig auch eine vierte, an Masse zu wachsen, bis sie Kugeln werden, deren Durchmesser 0,005—0,008 mm betragen. Gleichzeitig wird die Zahl der kleinen Kügelchen immer geringer, was auf eine successive Auflösung derselben hinweist. Ich vermuthe, dass die im Cytoplasma gelöste Kernsubstanz dieser Gebilde das Material zum Wachsthum jener grossen Kugeln liefert. In der Regel verschwinden aber nicht alle von den kleinen Kugeln, sondern meist sind 5—10 derselben noch vorhanden, wenn die grossen zum neuen Nucleus unter einander verschmelzen. Jene lagern sich dann diesen an (Fig. 44, *g*) und gehen so ebenfalls in den neuen Kern über. In anderen Fällen lösen sich alle kleinen Kügelchen auf, ehe sich der Hauptkern regenerirt (Fig. 44, *h*, wo noch die Furchen zwischen den verschmelzenden Kugeln zu erkennen sind). Bei einigen wenigen Exemplaren habe ich ausserdem eine besondere Modification des ganzen Vorganges beobachtet; es trat nur eine Kugel von beträchtlicherem Umfange auf (Fig. 45), die zum neuen Kern heranwuchs. — Möglicherweise stammen die Kügelchen, welche sich bis zum Schluss nicht selten erhalten, aus dem Schwärm-paarling. Hierfür spricht ihre Zahl, doch lässt sich nichts Sicheres weder für noch gegen eine solche Annahme vorbringen, da die Kernstücke von Knospe und Hauptthier im Aussehen völlig identisch sind.

Der im Vorstehenden geschilderte Verlauf der Conjugation bei *Epistylis simulans* entspricht in allen wesentlichen Punkten demselben Vorgange bei *Vorticella microstoma* und *Epistylis plicatilis*, von dem wir eine vortreffliche Darstellung durch ENGELMANN<sup>1)</sup> besitzen. Man kann daher diesen Modus einstweilen ohne Bedenken als typisch für die nebenkernlosen Vorticellinen (im engeren Sinne) ansehen. Bei den einen Paranucleus besitzenden Infusorien dieser Gruppe verläuft die Conjugation im allgemeinen auch ebenso. BÜTSCHLI<sup>2)</sup> berichtet, dass bei *Vort. nebulifera* und *Carchesium polypinum* der Nucleus der conjugirten Thiere in zahlreiche Bruchstücke zerfällt, und dass der neue Kern aus einer Anzahl grösserer Kugeln reconstruirt wird, ganz ähnlich, wie ich dies oben von *Lagenophrys aselli* geschildert habe.

---

1) TH. W. ENGELMANN, Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien, in: Morph. Jahrb. I, p. 621 ff.

2) O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien, in: Abhandl. der Senckenberg'schen Naturf. Gesellschaft X, p. 234 des Separatums.

BÜTSCHLI hält es für sehr wahrscheinlich, dass die grösseren Kernkugeln aus dem einen (oder beiden?) Paranucleus hervorgehen, eine Ansicht, die auch für *Lagenophrys* zuzutreffen scheint. Ist dieselbe richtig, so liegt der wichtigste Unterschied in dem Verlauf der Conjugation bei Vorticellinen mit Nebenkern und solchen ohne diesen in dem verschiedenen Ursprung der grösseren Kernkugeln, die den neuen Kern — ausschliesslich oder wenigstens zum grössten Theil — aufbauen: bei jenen sind dieselben Paranucleusderivate, bei diesen modificirte Bruchstücke des alten Kernes. Ein principieller Gegensatz scheint mir hierin nicht zu bestehen, denn ich halte die Annahme für unabweisbar, dass in beiden Fällen jene Kugeln auf Kosten der im Plasma gelösten übrigen Theilstücke des alten Nucleus herauswachsen. Die Differenz läuft vielmehr nur darauf hinaus, dass bei den mit einem Nebenkern versehenen Infusorien diejenigen Kernelemente, welche während der Conjugation zum neuen Nucleus heranwachsen sollen, schon vor derselben als isolirte Gebilde vorhanden sind, wohingegen dieselben sich bei den nebenkernlosen Formen erst im Beginn der Conjugation von der Hauptmasse des Kernes sondern. — Zwischen der Conjugation von *Lagenophrys aselli* und der von *Epistylis simulans* besteht ein Unterschied, auf den ich hier kurz eingehen will: bei ersterer tritt der Kern des Schwärmers in toto, bei letzterer nach einem Zerfall in mehrere kleine Stücke in das Hauptthier über. Aber auch dieser Gegensatz schwindet, wenn man die Entstehungsweisen der Schwärmknospen sich bei beiden Arten vergegenwärtigt. Bei *Lagenophrys* tritt der Kernzerfall ein, während die Knospe sich anlegt, und der Nucleus des fertigen Schwärmers hat daher eine nochmalige innige Mischung mit seinem Cytoplasma — eine solche ist, wie mir scheint, der Zweck jedes während der Conjugation auftretenden Kernzerfalls — nicht mehr nöthig. Bei *Ep. simulans* ist mir zwar die erste Anlage der Knospe entgangen. Da aber in derselben und im zugehörigen Mutterthiere nie Kernbruchstücke bemerkt wurden, ist es unzweifelhaft, dass sie ebenso entsteht, wie ENGELMANN es für *Vorticella microstoma* nachgewiesen hat: der Nucleus des Hauptthiers wächst in die Knospe hinein und wird dann bei der Loslösung derselben mit durchschnitten. Eine innige Durchdringung von Cyto- und Nucleoplasma findet hierbei nicht statt, sondern wird erst dann herbeigeführt, wenn sich die Knospe einen Paarling ausgesucht und sich an diesem fixirt hat.

### V. *Heliochona sessilis* mihi, eine neue Vorticelline.

An den Kiemenblättern eines *Gammarus* aus der Nordsee habe ich eine neue Vorticelline gefunden, deren nächste Verwandten unter den Gattungen *Spirochona* und *Stylochona* zu suchen sind. Wie bei diesen Infusorien ist das vordere Körperende trichterartig erweitert und innen mit zahlreichen Cilien besetzt, welche die Nahrung herbeistrudeln. Das Thier möge den in der Ueberschrift genannten Namen führen, da für den Kopftrichter desselben ein sonnenartiger Besatz dünner, steifer Stäbchen charakteristisch ist, die vom Rande ausgehen (Taf. IV, Fig. 49, 50, 51). Die *Heliochona sessilis* hat die Gestalt einer Flasche, deren Hals in jenen Trichter übergeht. Dabei ist jedoch der Querschnitt des Flaschenbauches und des Trichters nicht rund, sondern oval, so dass man zwei Schmal- und zwei Breitseiten unterscheiden kann. Mit dem unteren, quer abgestutzten Körperpole sitzt das Infusor dem Kiemenblatte breit auf, und zwar vornehmlich der Fläche, weniger der Peripherie desselben. Die Länge beträgt von der Basis bis zum Beginn des Halses c. 0,034 mm, von hier bis zum Trichterrande 0,02 mm. Die Querachse der *Heliochona* bei der Breitenansicht misst c. 0,025 mm, während derjenigen der Schmalseite nur eine Länge von 0,007 mm zukommt. Der Körper ist überall von einer dünnen Cuticula bedeckt, die sich an der Anheftungsstelle durch besondere Zartheit auszeichnet. Von einigem Interesse ist an unserm Infusor nur der Trichter. Die eine Breitseite desselben — sie möge als Rücken bezeichnet werden — ist nämlich in zwei symmetrisch gestellte Lappen ausgezogen, die nach innen übergeklappt sind und den Hohlraum des Trichters theilweise überdecken (Fig. 51). Ausserdem ist der ganze Rand des Trichters mit einer grossen Zahl starrer Stäbchen versehen, die so ziemlich in gleichen Abständen von einander stehen und sich als schwache Leisten noch eine kurze Strecke in der Trichterwand verfolgen lassen. Bei einigen Individuen konnte ich mich ganz sicher überzeugen, dass einige von diesen Stäbchen, ungefähr jedes vierte, noch einmal so lang waren wie die dazwischen stehenden; bei andern war dagegen ein solcher Unterschied nicht festzustellen. Die von dem Trichterrand ausstrahlenden Radien fehlen nur auf der kurzen Strecke zwischen den beiden überhängenden Kelchlappen; auf diesen selbst sind sie dagegen vorhanden und bewirken, dass der Zugang zum Trichterraum theilweise versperrt ist. Nur die kleineren der herbeigestrudelten Nahrungspartikelchen können das

Lattenwerk jener Stäbchen passiren und in den am Grunde des Trichters befindlichen kurzen Oesophagus gelangen, und in diesem Umstande liegt offenbar der Vortheil jener Einrichtung. — Im Zellplasma fällt dem Beobachter leicht ein rundlicher, feinkörniger Kern auf, von einem Paranucleus habe ich dagegen nichts bemerkt. Die Fortpflanzung geschieht wie bei *Spirochona gemmipara* durch Knospen, welche sich an einer bestimmten Stelle der Bauchseite, an der Basis des Halses, abschnüren (Fig. 49). Die näheren Einzelheiten dieses Vorganges habe ich aus Mangel an Material nicht verfolgen können.

## VI. *Aegyria oliva* CL. et LACH.

In seiner Abhandlung „Ueber Infusorien des Golfes von Neapel“<sup>1)</sup> bemerkt GÉZA ENTZ von der *Aegyria oliva*: „Der Kern liegt unterhalb des Schlundes. Er ist ein recht grosser, heller, runder oder ovaler Körper mit einem Querspalt; an wechselnder Stelle seiner Oberfläche konnte ich einen runden Nebenkern ganz deutlich, auch ohne Anwendung von Reagentien unterscheiden.“ Dieser kurzen Beschreibung möchte ich noch Einiges hinzufügen, da der Nucleus dieses Infusors einen etwas ungewöhnlichen Bau aufweist. Er ist nämlich aus zwei, sich gegen Farbstoffe verschieden verhaltenden Hälften zusammengesetzt, in ähnlicher Weise, wie dies von *Spirochona gemmipara*, *Leptodiscus medusoides* und einigen Rhizopoden bekannt ist. Nach Abtödtung durch Osmiumsäure zeigt die eine Hälfte des Kernes ein dunkelkörniges Aussehen (Fig. 46, 3), während die andere nahezu homogen und hell erscheint (2) und nur an ihrem vordersten Pole eine ganz leichte Körnelung besitzt. Die Abschnitte 2 und 3 liegen eng an einander, sind aber durch eine deutliche Linie geschieden, so dass der von GÉZA ENTZ beobachtete Querspalt wohl nur ein Artefact gewesen sein kann. Bei Anwendung von Carminlösungen färbt sich die helle Kernhälfte ganz intensiv, die dunkle dagegen nur sehr schwach. Der Kern der *Aegyria oliva* verhält sich demnach gegen Farbstoffe gerade umgekehrt wie der der *Spirochona gemmipara*, bei welcher die dunkelkörnige Partie die chromatische, die helle die achromatische ist. Es wäre interessant zu erfahren, ob auch bei jener Form die Kerntheilung so complicirter Natur ist wie bei dieser; denn wäre dieses der Fall, so würde man berechtigt sein,

1) in: Mittheilungen der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. V, 1884, p. 349.



die getrennte Anordnung der chromatischen und der achromatischen Kernelemente als Ursache einer derartigen Mitose anzusehen.

## VII. Bemerkungen über *Noctiluca miliaris* SUR. und das durch sie hervorgerufene Meerleuchten.

Während eines mehrwöchentlichen Aufenthaltes auf der Nordsee-Insel Borkum im Herbst 1886 habe ich die *Noctiluca miliaris* einer eingehenden Untersuchung unterworfen. Da jedoch erst neuerdings durch BÜTSCHLI<sup>1)</sup> unsere Kenntnisse von dieser viel beobachteten Cystoflagellate in vortrefflicher Weise zusammengestellt sind, will ich mich hier auf einige kurze ergänzende Notizen beschränken.

Ueber den Kern der *Noctiluca miliaris* lauten die Angaben der verschiedenen Forscher ziemlich abweichend. ROBIN — dessen neueste Arbeit über *Noctiluca* ich mir leider nicht verschaffen konnte, sodass ich seine Ansichten nur aus der BÜTSCHLI'schen Darstellung kenne — und VIGNAL<sup>2)</sup> halten ihn für völlig homogen, während CIENKOWSKI<sup>3)</sup> seiner Binnensubstanz die Fähigkeit zuschreibt, sich in Fäden und Stränge auszuziehen, welche dem Beschauer im optischen Querschnitt als Kügelchen erscheinen. Nach meinen Beobachtungen ist der Nucleus ein von einer deutlichen Membran begrenztes Bläschen, dessen wasserklarer Inhalt zuweilen völlig homogen resp. nach Anwendung von Reagentien gleichmässig feinkörnig ist; in der Regel finden sich aber im Kern mehrere Nucleoli, die echte Kügelchen sind und keineswegs bloß optische Durchschnitte von Plasmasträngen darstellen. Kerne, welche CIENKOWSKI's Figur 12 entsprechen, habe ich nie gesehen und halte demgemäss solche Nuclei — ohne übrigens ihr Vorkommen bestreiten zu wollen — für nicht normal gebaut. — Der Kern der *Noctiluca* ist, wie allbekannt, dem sogenannten „Centralplasma“ eingebettet. Dass er jedoch auch zuweilen, wie die übrigen Plasmakörner, passiv auf grössere Strecken hin und her bewegt werden kann, lehrten einige Individuen, bei denen er, weit vom Munde ent-

1) BRONN's Classen und Ordnungen. Bd. I: Protozoa, neu bearbeitet von O. BÜTSCHLI, 1885, p. 1030 ff.

2) W. VIGNAL, Recherches histol. et physiol. sur les Noctiluques, in: Arch. de Physiol. (2. Sér.), T. 5, 1878, p. 436.

3) L. CIENKOWSKI, Ueber *Noctiluca miliaris* SUR., in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. IX, 1873, p. 49.

fernt, in einer etwas dichtmaschigeren Portion des Plasmas lag<sup>1)</sup>. — Hinsichtlich des sog. „Staborganes“ schliesse ich mich ganz der BÜTSCHLI'schen Deutung an, der zufolge die Leisten desselben bloss durch eine besonders dichte Anheftung des Plasmas an der Körpermembran hervorgerufen werden. Legt man eine Noctiluca so, dass man von oben in die Mundöffnung hineinsieht und dabei die Bandgeissel vor der letzteren hat, so nimmt bekanntlich das Staborgan hinter dem Vestibulum in Gestalt zweier auf einander zulaufender Falten seinen Anfang. Ich glaube nun, dass sich auch vor der Mundöffnung eine gleiche Bildung wird nachweisen lassen. Zu dieser Vermuthung bin ich durch die Betrachtung der in Regeneration befindlichen Noctiluken geführt worden. Dieselben lassen nämlich sehr häufig nicht nur 3 mehr oder minder weit über die Körperoberfläche hervorragende Körner (Fig. 47, 48, *a*, *b*, *c*) erkennen, die den 3 Enden des Staborganes entsprechen, sondern noch zwei andere (*d* und *e*), die, symmetrisch gruppirt, nicht weit von der Bandgeissel stehen und die ihre Entstehung doch sicherlich den gleichen Verhältnissen verdanken werden wie die durch das Staborgan gebildeten Auswüchse. Leider habe ich es unterlassen, mich am lebenden Thiere hierüber zu orientiren. Die in Regeneration befindlichen Noctiluken sind in Folge ihres zusammengezogenen Plasmas specifisch etwas schwerer als die normalen Individuen; während diese in einem ruhig stehenden Gefässe an die Oberfläche des Wassers steigen, sinken jene zu Boden. Durchmustert man daher den Bodensatz, so erblickt man unter den in der Länge und Form der Hörner sowie im Körperumriss ausserordentlich variirenden Regenerationsthieren leicht auch solche fünfhörnige.

Es ist bis jetzt noch nicht sicher nachgewiesen worden, welche von den beiden Fortpflanzungsarten der Noctiluca die häufigere ist. Nach meinen Beobachtungen kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Bildung von Schwärmen der Zahl nach die Fortpflanzung durch einfache Theilung übertrifft. Nur der Umstand, dass gewisse Stadien des letzteren Vorganges sich von der Conjugation, welche bei Noctiluca sehr häufig ist, auf den ersten Blick nicht unterscheiden lassen, erschwert die Erkenntniss des wahren Sachverhaltes. Ich habe eine grosse Anzahl bisquitförmiger Paare isolirt und eine Zeit lang controllirt; nur ganz wenige derselben waren in der Theilung begriffen, während alle übrigen schliesslich zu einem Individuum verschmolzen. Da man nun solche achtförmige Noctiluken ungefähr ebenso häufig antrifft wie

---

1) Eine Verwechslung mit einer Vacuole ist ausgeschlossen.

Thiere mit einer Schwärmerplatte, so folgt hieraus ein beträchtliches numerisches Uebergewicht der Knospung über die einfache Theilung.

Ueber den Verlauf der Conjugation im Einzelnen sind wir durch CIENKOWSKI schon gut unterrichtet. Die beiden Paarlinge sind fast immer gleich gross und gehören in der Regel zu den mittelgrossen oder kleinen Individuen; da nun andererseits die in der Schwärmerbildung begriffenen Noctiluken meist vollständig ausgewachsen sind, so spricht auch dieser Umstand dafür, dass die Knospen nach einer Conjugation angelegt werden, ihre Bildung demnach auch wohl ursächlich mit dieser zusammenhängt. Man darf jedoch nicht vergessen, dass gerade bei der *Noctiluca miliaris* sich das Alter der Individuen nicht immer nach der Körpergrösse abschätzen lässt, weil die Thiere zu häufig einen Theil ihrer Membran<sup>1)</sup> abwerfen und durch Zusammenziehung des Plasmas ein geringeres Volumen annehmen. — Die Aneinanderheftung der beiden Paarlinge geschieht mittels einer klebrigen, structurlosen Gallerte, welche in dünner Schicht von dem über dem Centralplasma gelegenen Theile der Körperwandung ausgeschieden wird. Merkwürdiger Weise verschmelzen nun die Kerne nicht sofort mit einander, nachdem die zwischen ihnen liegenden Membranpartien resorbirt worden sind; sie fliehen einander vielmehr Anfangs, so dass sie auf einem der ersten Stadien der Conjugation, wenn sich ein schmaler Verbindungscanal zwischen den Paarlingen entwickelt hat, räumlich näher beisammenliegen als etwas später. Während dann der bisquitförmige Einschnitt zwischen den Individuen immer flacher wird und diese mehr und mehr verwachsen, rücken die Kerne wieder auf einander zu und vereinigen sich schliesslich. Den Moment der Verschmelzung der Kerne habe ich einmal beobachtet. Eine Structurveränderung erleiden sie nicht hierbei, wohl aber vollführt der neugebildete Nucleus anfangs geringe amöboide Bewegungen. Die Bandgeisseln der Paarlinge verschwinden meist schon bei Beginn der Conjugation, und zwar werden sie entweder abgeworfen, in welchem Falle sie vorher zu einem runzeligen, welken Faden werden, oder sie werden allmählich eingezogen. Conjugationsthier, welche man in der feuchten Kammer hält, ermatten oft so sehr, dass sie nicht mehr im

---

1) Diese Beobachtung kann man sehr leicht an Thieren anstellen, die auf dem Objectträger etwas beunruhigt worden sind; sie scheint mir zu beweisen, dass BÜTSCHLI (in: Morpholog. Jahrbuch, Bd. X, p. 564) nicht im Rechte ist, wenn er der *Noctiluca* jede cuticulare Membran abspricht.

Stände sind, die oft dicht genäherten Kerne zur Verschmelzung zu bringen; sie erhalten sich 3—4 Tage in diesem doppelkernigen Zustande am Leben und stülpen auch zuweilen während dieser Zeit aufs neue jedes eine Bandgeißel aus.

Die Bildung der Schwärmknospen soll nach CIENKOWSKI dadurch eingeleitet werden, dass zwei Plasmahügel sich über das Niveau der Kugel erheben. Dieselben sollen sich darauf in 4 Hügel theilen, diese in 8 und so fort. Dass solche Stadien mit 2 und 4 Hügeln vorkommen, ist wohl gewiss, aber sicherlich treten sie nicht immer auf, denn vielfach fand ich nur eine dicke Plasmaschicht mit einigen wenigen Kernen, die wohl nach innen, aber nicht nach aussen vorsprang. — ROBIN verdanken wir Mittheilungen über die Veränderungen, welche der Kern bei seinen successiven Theilungen durchmacht; solche an das indirecte Schema erinnernde Umwandlungen treten aber nur während der ersten Theilungen auf; später zerfällt er, wie ich öfters beobachtet habe, durch einfache Durchschnürung. — Die Ausbildung der Cilien fällt nicht immer genau auf dasselbe Entwicklungsstadium; zuweilen erscheinen sie schon sehr früh, wenn die einzelnen Plasmaauswüchse noch eine Reihe von Theilungen durchzumachen haben. Dann ereignet es sich auch wohl, dass einzelne Knospen zwei Geißeln erhalten. Auch die Gestalt der Schwärmer ist manchen kleinen Schwankungen unterworfen, wie dies schon von CIENKOWSKI bemerkt wurde. Besondere Beachtung verdient nur der Umstand, dass die Quer- und die Längsfurche nicht selten völlig fehlen, was gegen den von BÜTSCHLI und POUCHET gemachten Versuch, an den Schwärmern der *Noctiluca* einen dinoflagellatenartigen Bau nachzuweisen, sprechen würde. Dieselben stellen in diesem Falle eiförmige oder ovale Körperchen dar, die an der Befestigungsseite der Geißel etwas abgeflacht sind. Eine besondere Mundöffnung fehlt den Thierchen, was auf eine kurze Dauer dieses Entwicklungsstadiums hindeutet. — Das Schicksal der Noctiluken, welche die Hauptmasse ihres Körpers bei der Knospenbildung eingebüsst haben, ist zur Zeit noch unbekannt. Bei einigen Thieren, welche eine reife, schon mit Cilien versehene Schwärmerplatte hatten, konnte ich noch einzelne Kernbrocken durch Tinction nachweisen. Es ist daher nicht unmöglich, dass einige Individuen nach der Loslösung der Knospen noch weiterleben, zumal da in dem dünnen Plasmanetz, welches stets zurückbleibt, ab und zu auch grössere Portionen angetroffen werden. Die von mir in der feuchten Kammer gehaltenen Noctiluken gingen stets zu Grunde, weil sie äusserst leicht collabiren.

Die Wirkung der verschiedenartigsten chemischen Körper und physikalischen Kräfte auf das Leuchtvermögen der *Noctiluca* ist schon von einer grossen Anzahl von Naturforschern untersucht worden. Diese kamen alle zu dem Resultat, dass sich das Leuchten durch jeden stärkeren Reiz, welcher Natur er auch sein mag, hervorrufen lässt, solange nur die Luft nicht abgeschlossen ist. Dieser letztere Umstand weist — da das Licht im Stickstoff erlischt — darauf hin, dass das Leuchten in die Kategorie der Oxydationsprocesse gehört. Es hält nicht schwer, einige weitere Beobachtungen zu erbringen, welche für die Richtigkeit dieses Satzes sprechen: so tritt z. B. das Leuchten nur in dem peripheren Körperplasma auf, und ferner sind die in einem ruhig stehenden Gefässe am Boden sich ansammelnden Regenerationszustände der *Noctiluca*, welche ihre Leuchtkraft noch in vollem Maasse besitzen, viel schwerer zum Phosphoresciren zu bringen als die an der Oberfläche schwimmenden normalen Individuen, weil diese in höherem Maasse unter dem Einfluss der atmosphärischen Luft stehen. Man sollte nun erwarten, eine Sättigung des Wassers mit Sauerstoffgas würde die thierische Phosphorescenz in besonderer Intensität hervorrufen, was QUATREFAGES<sup>1)</sup> bestreitet. Ich habe daher diesen Versuch wiederholt, und es ist mir auch in einigen Fällen gelungen, durch ein mehrere Minuten andauerndes Einleiten von reinem Sauerstoff ein mattes Licht zu veranlassen, das nach der Gasentwicklung noch ca. 10 Minuten ununterbrochen sichtbar war. Dass der Versuch zuweilen fehlschlug, lag vermuthlich an den primitiven Verhältnissen, unter denen ich zu arbeiten hatte. Legt man *Noctiluken* auf feuchtes Fliesspapier und betrachtet sie mit einer stärkeren Vergrösserung, so lässt sich das von ihnen ausstrahlende Licht in 4 Kategorien gliedern:

1) blitzartiges, intensives Aufleuchten der gesammten äusseren Plasmaschicht mit gleich darauf folgender Dunkelheit;

2) ebenso, jedoch folgt ein 1—2 Minuten währendes schwaches Nachleuchten;

3) mattes Leuchten der äusseren Plasmazone oder einiger grösseren Partien derselben und gleichzeitiges starkes Funkeln einzelner kleiner Punkte;

4) ein grösster Kreis der Kugeloberfläche ist ganz oder theilweise leuchtend, und zwar setzt sich derselbe aus vielen kleinen Punkten zusammen.

---

1) A. DE QUATREFAGES, *Mémoire sur la phosphorescence du port de Boulogne etc.*, in: *Comptes rendus* T. 31, 1850, p. 618.

Berücksichtigt man die Resultate, zu denen RADZISZEWSKI<sup>1)</sup> gelangt ist, so wird es wahrscheinlich, dass das diffuse Licht der Körperoberfläche von den kleinsten Fetttröpfchen des engmaschigen Plasmanetzes, welches sich überall direct unter der Cuticula vorfindet, ausgeht, während das aus einzelnen Punkten bestehende Licht den gröbereren Fetttröpfchen des peripheren Sarcodenetzes seinen Ursprung verdankt.

Die Frage, ob die Phosphorescenz der Noctiluca eine dem Willen des Thieres unterworfenene Erscheinung ist oder nicht, ist bis jetzt wenig erörtert worden. Ich schliesse mich POUCHET<sup>2)</sup> an, welcher von dem Leuchten der Cilioflagellaten sagt: „c'est une simple propriété physicochimique qui paraît chez les êtres inférieurs indépendante des manifestations vitales réciproques des individus“, und halte demgemäss das Leuchten der Noctiluca für einen unwillkürlichen Act, der durch einen äusseren Reiz bedingt wird, und dem sich das Thier nicht zu entziehen vermag. Beobachtet man nämlich lebensfrische Noctiluken, die sich an einem völlig ruhigen Orte befinden, so constatirt man ein vollständiges Schwinden des Lichtes. Dass Spuren desselben ab und zu wiederkehren, liegt wohl daran, dass sich die an der Oberfläche des Wassers in dichter Schicht ansammelnden Noctiluken theils gegenseitig beunruhigen, theils durch Entomostraken und andere kleine Thiere, deren Gegenwart sich nicht ausschliessen lässt, gereizt und dadurch zum Leuchten gebracht werden. Andererseits folgt die Erscheinung ausnahmslos und sofort jeder intensiven Reizung, wie der Donner dem Blitze.

Ob und inwiefern das wunderbare Phänomen, das seinen Ursprung dem Zusammenwirken von Tausenden und Abertausenden winziger Organismen verdankt — das Meerleuchten — von den jeweiligen Witterungsverhältnissen abhängt, ist meines Wissens noch wenig geprüft worden. Ich habe daher 1 $\frac{1}{2}$  Monate lang auf der Insel Borkum Wind und Wetter mit Rücksicht auf die grössere und geringere Intensität des Meerleuchtens controlirt und bin zu dem Resultat gekommen, dass nur der Wind und die Stärke des Wellenschlages einen nachweisbaren Einfluss auf das Zustandekommen jener schönen Erscheinung ausüben. Damit das Phänomen sich in seiner ganzen Pracht

1) BR. RADZISZEWSKI, Ueber die Phosphorescenz der organischen und organisirten Körper, in: LIEBIG'S Ann. d. Chemie, Bd. 203, 1880, p. 305.

2) G. POUCHET, Contribution à l'histoire des Cilioflagellés, in: Journ. Anat. Physiol., T. 19, 1883, p. 437.

zeige, muss der Wind einige Tage anhaltend von der offenen See auf die Küste zu geweht haben. Trifft dieser Umstand mit einer mässig bewegten Meeresoberfläche zusammen, so kann der Besucher unserer Nordseeküste, der sehr oft vergeblich Abends an den Strand zieht, mit Sicherheit auf den ersehnten Genuss rechnen. In Folge des Seewindes sammeln sich offenbar grosse Mengen von Noctiluken in unmittelbarer Nähe der Küste, während die Thiere durch Landwind wieder von derselben entfernt werden. Dass ein starker Wellenschlag das Schauspiel nicht zur vollen Schönheit heranreifen lässt, trotz der grösseren Reizung, welcher die Thiere dann ausgesetzt sind, erklärt sich leicht daraus, dass in diesem Falle die Noctiluken zu sehr unter die Oberfläche des Wassers gerissen werden, da ja jedes Wellentheilchen eine Curve beschreibt und um so tiefer herabsteigt, je höher die Welle war. Für die weit verbreitete Ansicht, dass das Phänomen besonders in gewitterschwülen Nächten sich zeige, habe ich keine Beweise gefunden. An mehreren Abenden war die Insel Borkum von allen Seiten von Gewittern umgeben, aber keine Spur von Meerleuchten war zu sehen, weil einige Zeit hindurch Landwind geherrscht hatte. Andererseits rief eine hohe electriche Spannung der Atmosphäre bei gleichzeitigem Seewind keine besondere Intensität der Erscheinung hervor. Diese Behauptung hat daher wohl nur deshalb Anklang gefunden, weil an Gewitterabenden die See sich zu beruhigen pflegt und dadurch das Zustandekommen des Meerleuchtens begünstigt.

### VIII. Die Copulation und die Conjugation von *Paramaecium putrinum* CL. et L.

Durch ENGELMANN <sup>1)</sup> sind wir mit der in theoretischer Hinsicht sehr wichtigen Thatsache bekannt gemacht worden, dass bei *Stylonychia mytilus*, *pustulata* und *histrion* zweierlei verschiedene Conjugationsprocesse vorkommen, welche er als Copulation und Conjugation s. str. unterscheidet. Die erstere besteht in einer totalen und dauernden Verschmelzung der beiden Paarlinge, wobei die zwei in jedem normalen Thiere vorhandenen Kerne, ohne weitere Structurveränderungen zu erleiden, sich vereinigen. Aus den vier ursprünglichen Nuclei werden demnach zwei. Diese verwachsen darauf mit einander, um nach einiger Zeit wieder in zwei gesonderte Körper zu zerfallen. Die Nebenkerne

---

1) l. c. p. 612 ff.



verhalten sich bei der Copulation ganz ähnlich wie die Hauptkerne. Auch sie verschmelzen mit einander. — Bei der eigentlichen Conjugation hingegen vereinigen sich beide Individuen nur mit ihrer vorderen Körperhälfte — zuweilen auch mit ihren Längsseiten — und bleiben für einige Zeit, etwa 24 Stunden, mit einander verbunden. Die Kerne und Nebenkerne durchlaufen während der Syzygie und nach Lösung derselben tiefgreifende, zu einer vollständigen Neubildung derselben führende Veränderungen, auf die ich hier nicht näher eingehen kann. — Conjugation und Copulation sind zwei in morphologischer Hinsicht vollkommen von einander verschiedene Processe, von denen man daher auch annehmen darf, dass sie physiologisch differenten Zwecken dienen, und zwar wird man wohl nicht irgehen, wenn man die Aufgabe der Copulation darin erblickt, zwei Thiere mit all' ihren individuellen Eigenthümlichkeiten zu einem einzigen Organismus zu vereinigen, während die Conjugation eine Regeneration, eine Verjüngung der Kerne herbeizuführen sucht.

Ein solcher Gegensatz zwischen einer Copulation und einer Conjugation findet sich nun auch bei *Paramecium putrinum*. Ich beobachtete eine Conjugationsepidemie im Juli 1887 und fand unter den Thieren derselben einige Paare — im Ganzen c. 12 bis 15 —, deren Individuen auf eine ungewöhnliche Weise verbunden waren. Die Thiere lagen nicht mit ihrer einen Längsseite aneinandergedrückt, sondern hatten sich nur mit der hinteren Leibeshälfte im stumpfen Winkel vereinigt (Taf. V Fig. 52). Als hintere Körperhälfte fasse ich hierbei diejenige auf, in deren Bereich die Mundöffnung fällt, weil die Paramecien in der Regel mit dem entgegengesetzten Körperende voran umherschwimmen. Beide Copulirenden verschmelzen vollständig und kehren sich dabei die Bauchseiten mit den Mundöffnungen zu. Auf den gegenüberliegenden Rückenflächen sieht man ausserdem die vier contractilen Vacuolen der beiden Paarlinge sich abwechselnd zusammenziehen und wieder ausdehnen. Auf den jüngsten Stadien des ganzen Vorganges beträgt der von beiden Individuen gebildete Winkel ungefähr einen Rechten, und die Mundöffnungen liegen ziemlich weit von einander entfernt. Allmählich aber wird die Verschmelzung eine immer innigere, der Winkel stumpfer und stumpfer, bis schliesslich beide Paarlinge zu einem geradlinigen Organismus verwachsen sind, dessen zwei Vestibula dicht neben einander stehen (Fig. 53). Von gewöhnlichen Individuen sind derartige Thiere meist an ihrer etwas abweichenden Gestalt schon mit schwacher Vergrösserung zu unterscheiden. Sie pflegen in der Mitte des Bauches und des Rückens buckelartig aufgetrieben zu sein und

zeichnen sich ausserdem durch besondere Grösse aus, da die Paarlinge nicht selten ausgewachsen sind. Leider sind die Copulationspaare sehr empfindlich, so dass ich sie nie länger als 24 Stunden in der feuchten Kammer am Leben erhalten konnte, ein Zeitraum, in dem die bis jetzt geschilderten Veränderungen durchlaufen wurden. Das weitere Schicksal der beiden Mundöffnungen und der pulsirenden Vacuolen bleibt aus diesem Grunde noch festzustellen; es schien mir, als ob erstere zu einer einzigen verwüchsen. — Die Kerne verhalten sich bei der Copulation sehr einfach; ohne sich irgendwie zu verändern, wandern sie einander entgegen und verschmelzen in der Mitte des gemeinschaftlichen Körpers oder in deren Nähe durch Nebeneinanderlagerung zu einem einzigen Gebilde. Auch die Nebkerne rücken auf einander zu, doch ist es mir nicht gelungen, ihre Vereinigung zu constatiren; trotzdem kann dieselbe kaum zweifelhaft sein, denn ich habe beide Paranuclei in unveränderter Gestalt öfters unmittelbar bei einander liegend gefunden. — Die Copulation ist bei *Paramaecium putrinum* eine seltene Erscheinung und wohl nur aus diesem Grunde bis dahin übersehen worden. Die von mir beobachteten Paare befanden sich sämtlich zwischen vielen Hunderten von Thieren, die mit wenigen Ausnahmen eine Conjugationsperiode eben durchlaufen hatten oder in den letzten Stadien derselben standen. Als die Epidemie fast vollständig erloschen war, habe ich auch vergebens nach Copulationspaaren gesucht. Dies scheint auf einen Zusammenhang beider Vorgänge hinzudeuten; doch können erst weitere Untersuchungen entscheiden, ob derselbe nicht bloss zufälliger Natur war und vielleicht bei anderen Epidemien fehlen wird.

Die Conjugation von *Paramaecium putrinum* stimmt in allen wesentlichen Zügen mit der von *Par. aurelia*<sup>1)</sup> überein, und da die zahlreichen Angaben, welche über den letzteren Vorgang von früheren Forschern gemacht worden sind, erst ganz kürzlich in vortrefflicher Weise durch GRUBER<sup>2)</sup> zusammengestellt und erweitert worden sind, will ich mich hier auf die Besprechung einiger controverser und zweifelhafter Punkte beschränken.

---

1) Diese beiden Arten stehen sich überhaupt sehr nahe. Namentlich scheint das Fehlen resp. das Vorhandensein einer Trichocystenschicht keinen Speciesunterschied auszumachen, denn ich traf öfters — wie auch BÜTSCHLI — dieselbe bei *Par. putrinum* sehr deutlich ausgebildet, (Fig. 53).

2) A. GRUBER, Der Conjugationsprocess bei *Paramaecium Aurelia*. in: Ber. Nat.-forsch. Ges., Freiburg i. Br., Bd. II.

Zunächst sei hervorgehoben, dass eine Eigenthümlichkeit des Nebenkernes im normalen Zustande bis jetzt übersehen worden ist. Derselbe besitzt eine spindelförmige, ovale oder auch wohl runde Gestalt und im Verhältniss zum Kern ein viel geringeres Tinctionsvermögen, eine Eigenschaft, die seine Derivate auch während eines grossen Theiles der Conjugation charakterisirt. Ausserdem weist der Nebenkern constant einen lichten, körnchenfreien Pol auf, der stets vollständig ungefärbt bleibt (Fig. 54). Derselbe macht den Eindruck, als ob ihm die Nebenkernsubstanz völlig fehle, und er nur von einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllt sei. Eine derartige lichte Stelle habe ich schon früher von den Paranuclci der *Spirochona gemmipara* beschrieben und sie auch bei einigen andern, nicht näher bestimmten Infusorien wieder gefunden. Ihr scheint daher eine weitere Verbreitung zuzukommen, wenn es auch sicher ist, dass sie manchen Arten fehlt. Die von JICKELI<sup>1)</sup> vertretene Ansicht, dass der Nebenkern mit dem Hauptkern bei den Infusorien irgenwie verbunden sei, trifft für *Par. putrinum* und *aurelia* nicht zu. Er liegt frei in einer Nische des Nucleus oder neben ihm.

Die conjugirenden Paramäcien vereinigen sich bekanntlich in schwach gekreuzter Stellung, und zwar so, dass die Verwachsungsstelle etwas vor die Mundöffnungen der Paarlinge fällt. Man erkennt diese Verhältnisse am besten an Thieren, die im Begriff sind, sich wieder zu trennen (Fig. 55). Beide Individuen der citirten Abbildung stehen durch einen kleinen Canal in offener Communication mit einander. Die Mundöffnungen liegen ein wenig hinter dieser Verbindungsbrücke, und zwar die eine unter, die andere über derselben. Beide Paarlinge kehren dem Beschauer daher auch nicht die gleiche Körperseite zu, sondern man erblickt die linke des einen und die rechte des andern. Es ist ein genaues Verständniss dieser Verhältnisse — die auch während der eigentlichen Syzygie die gleichen sind, nur dass dann die Thiere dichter aneinandergedrückt sind — wesentlich, weil sich eine wichtige Phase der Conjugation an der Verwachsungsstelle abspielt. Ich meine das Stadium der gekreuzt über einander liegenden Nebenkernspindeln, das so manchen der früheren Beobachter zu der irrigen Vorstellung<sup>2)</sup> eines gegenseitigen Austausches derselben ver-

1) C. JICKELI, Ueber die Kernverhältnisse der Infusorien, in: Zoolog. Anzeiger, 1884.

2) Sie wird neuerdings noch von E. MAUPAS (in: Comptes rendus Ac. Sc. Paris 1886, No. 26, Juni, p. 1569—73) aufrecht erhalten; doch

leitet hat. Wie schon aus der citirten Abhandlung GRUBER's hervorgeht, weiche ich von diesem Forscher nur in einem kleinen Punkte ab. Während er angiebt, dass die Nebenkernspindeln unter Annahme einer petschaftförmigen Gestalt mit einander vorübergehend verschmelzen, habe ich verschiedene Male beobachtet, dass dieselben, ohne ihre Form zu ändern, auf einander zurückten, sich kreuzten und nach einigen Stunden wieder auseinandergingen. Als ich jene Untersuchungen an *Param. aurelia* anstellte, glaubte ich auch noch an einen Austausch der Spindeln und achtete, um diese Frage zu entscheiden, vornehmlich auf die Gestalt der gekreuzten Samenkapseln. Es kommt nun nicht selten vor, dass dieselben leicht von einander zu unterscheiden sind, indem die eine etwas breiter oder in anderer Weise zugespitzt ist als die zweite (Fig. 56). Diese Unterschiede liessen sich nun auch noch deutlich nachweisen, als die Spindeln sich wieder von einander entfernt hatten, ein Umstand, der sich schwer mit der GRUBER'schen Ansicht vereinigen lässt. Kann man doch kaum annehmen, dass an Spindeln, die einmal petschaftförmig geworden sind, später wieder dieselben kleinen individuellen Eigenthümlichkeiten der Gestalt auftreten, die ursprünglich vorhanden waren. Ohne übrigens deshalb GRUBER's Beobachtungen für unrichtig erklären zu wollen, glaube ich doch, dass eine solche Verschmelzung der Samenkapseln nicht in allen Fällen eintritt. Bei der Untersuchung meiner Präparate von *Par. putrinum* bin ich zu denselben Resultaten gelangt. Auch hier fand ich die Spindeln nur über einander liegend, nicht verwachsen.

An die soeben besprochene Phase des Conjugationsprocesses knüpft sich noch eine zweite Frage, die zur Zeit noch einer sicheren Beantwortung harret. ENGELMANN hat jenen Vorgang bei *Param. aurelia* zu einer Zeit beobachtet, wo jeder Paarling nur eine Spindel besass. GRUBER findet in seltenen Fällen wohl auch Thiere, „bei welchen zwei lange, halbmondförmig gekrümmte, überaus umfangreiche Spindeln über einander gelagert waren, und sonst in keinem der Thiere ein Nebenkern sichtbar war.“ In der Regel soll die Annäherung aber auf dem Zweispindel-Stadium erfolgen. Ich traf sie bei *Par. putrinum* ungefähr gleich häufig bei Anwesenheit von 1, 2 oder 4 normal gebauten Spindeln in jedem Thier an. Besass jeder Paarling 2 Samen-

---

gehe ich hier nicht auf dieselbe ein, weil die interessanten, aber vielfach von den bisherigen Anschauungen abweichenden Angaben des französischen Forschers noch nicht in ausführlicher Mittheilung vorliegen.

kapseln, so lagen die zwei freien zuweilen unmittelbar neben den gekreuzten, als ob sie die Thätigkeit derselben zu unterstützen suchten. Zukünftige Untersuchungen werden nun zu entscheiden haben, wie die angegebenen Beobachtungen zu erklären sind; ob das Stadium der Spindelkreuzung nur einmal in jeder Syzygie — und zwar bald vor, bald nach der ersten oder zweiten Theilung der Spindeln — auftritt, oder ob sich dieser Vorgang mehrere Male wiederholt. Eine genaue Aufklärung dieser Verhältnisse würde auch Licht auf die Bedeutung der Spindelkreuzung werfen. Bei mehrfacher Wiederkehr dieses Stadiums wird es — vorausgesetzt, dass dasselbe stets sich gleich bleibt — unmöglich, einen Substanztausch zwischen beiden Spindeln im Sinne GRUBER's anzunehmen, da für die Erreichung dieses Zweckes eine einmalige innige Berührung genügen würde. Gehen doch alle 8 (resp. 16) Spindeln der beiden Paarlinge aus den zwei primären Samenkapseln hervor, die schon einmal in Wechselwirkung zu einander getreten sind. In diesem Falle würde man den Nebenkernspindeln die Beeinflussung und Förderung eines energischen Plasmaaustausches zwischen beiden Conjugirenden zuzuschreiben haben, eine Ansicht, die sich schon jetzt durch eine Thatsache stützen lässt: das Plasma nimmt in der Umgebung der Vestibula eine ganz veränderte Beschaffenheit an (Fig. 56). Es bildet einen lichten körnerfreien Hof um jede Spindel, wodurch man bei einiger Uebung in den Stand gesetzt wird, schon bei schwacher Vergrößerung die auf diesem Stadium befindlichen Paare zu erkennen. Diese hellen Plasmapartien verschwinden wieder, wenn die Spindeln auseinandergerückt sind, ein Beweis, dass letztere in der That das Cytoplasma irgendwie beeinflussen.

Von den durch BÜTSCHLI, GRUBER und BALBIANI vertretenen Ansichten über die nach Lösung der Syzygie erfolgenden Umwandlungen des Nebenkernes weiche ich in einem wichtigen Punkte ab: der neue Paranucleus entsteht nach meinen Beobachtungen aus einem der Bruchstücke des Hauptkernes und ist kein Derivat des ursprünglichen Nebenkernes. Ohne Zweifel kommt es manchmal in den Einzelthieren zur Bildung von 8 Nebenkernspindeln, von denen also möglicher Weise 4 zum neuen Hauptkern, die übrigen alle oder theilweise zum Nebenkern werden könnten. Ich glaube jedoch, dass in diesem Falle das betreffende Infusor sich theilt, und somit jedes Tochterthier 4 Spindeln erhält, die zu den bekannten grossen, lichten, und mit einem deutlichen Nucleolus versehenen „Keimkugeln“<sup>1)</sup> werden. Färbt man

---

1) Ich behalte diesen Ausdruck bei, natürlich nicht im Sinne der

nämlich mit Picrocarmin, zieht gehörig aus, so dass das Zellplasma ganz ungefärbt erscheint, und untersucht darauf in Wasser oder noch besser in Glycerin (nicht Canadabalsam oder Damarharz!), so unterscheiden sich die Nebenkernderivate während der ersten Tage nach Lösung der Syzygie auffallend von den Hauptkernbruchstücken: während diese sich intensiv tingiren, nehmen jene den Farbstoff gar nicht oder fast gar nicht auf. Viele hundert Präparate, die ich durchmusterte, zeigten nun stets neben zahlreichen Zerfallproducten des alten Kernes ausschliesslich 4 ungefärbte Keimkugeln, aber nie irgend welche Gebilde, die durch Färbung oder Structur sich von jenen zwei Gruppen von Körpern unterschieden, also eventuell ebenfalls Nebenkernderivate sein konnten. Auf diesem Stadium ist daher, wie ich überzeugt bin, der neue Nebenkern noch nicht in irgend welcher Form angelegt. — Jene 4 lichten Körper, die Eiern in der That so täuschend ähnlich sehen, dass man BALBIANI'S frühere Deutung wohl verzeihlich finden muss, wachsen nun zum Hauptkern heran, und zwar bald alle vier, bald nur zwei derselben, in welchem Falle die zwei anderen durch Theilung einem anderen Individuum zugeführt werden. Zuweilen trifft man sogar in Folge einer nochmaligen Theilung nur eine Keimkugel an. — Hinsichtlich der feineren Structur der Keimkugeln gehen die Angaben der verschiedenen Forscher ziemlich auseinander. KÖLLIKER<sup>1)</sup> und BALBIANI finden in denselben einen centralen Körper, der nach ersterem bald homogen, bald mit einem Hohlraum versehen sein soll. BÜTSCHLI<sup>2)</sup> hält dies Gebilde für eine einfache Vacuole, und GRUBER hebt nur die granulirte Beschaffenheit der lichten Körper hervor. Ich bin sicher, dass die beiden erstgenannten Forscher der Wahrheit näher gekommen sind als die beiden letzteren. Jene vier Gebilde besitzen nämlich in der That einen nach Abtödtung mit Osmiumsäure sehr deutlichen centralen Kern von dichtem, homogenem Bau und schwach ölartigem Glanz (Fig. 65). Derselbe wird 1—3  $\mu$  gross und ist rund oder auch wohl länglich. In Canadabalsam wird er unsichtbar. Er wird umgeben von einer schmalen Zone sehr lichten und körnchenfreien Plasmas, auf die nach aussen die Hauptmasse der Keimkugel folgt. Sie macht ebenfalls einen homogenen, hellen Eindruck, ist aber immer von mehr oder minder zahlreichen Körnchen

---

STEIN'Schen Embryonentheorie, sondern weil diese Kugeln die Keime des späteren Kernes sind.

1) *Icones histiologicae*, 1864, Heft I.

2) BÜTSCHLI, l. c. p. 92.

durchsetzt. Nach aussen liegt ihr eine Membran auf, die sich häufig abhebt und dann sehr in die Augen fällt. Die ganze Keimkugel bleibt bei der angegebenen Behandlungsweise farblos, weil eben von Anfang an der Nebenkern sehr arm an Chromatin ist. Sie entwickelt sich in der Weise aus einer längsstreifigen Spindel, dass ihre Substanz dicht und homogen wird und zahlreiche, ziemlich grobe Körnchen abscheidet (Fig. 57). Diese scheinen später zu zerfallen und sich über die ganze Grundmasse zu vertheilen; gleichzeitig wird das Gebilde rundlich. Wie sich auf diesem Stadium das centrale Korn anlegt, ist mir unklar geblieben. — Dasselbe bleibt häufig bis fast zum Schluss der Kernregeneration erhalten und liefert dann den sichersten Beweis für die Entstehung des neuen Nucleus aus jenen lichten Keimkugeln (Fig. 58, 59). Sobald diese letzteren vollständig ausgebildet sind, fangen die Bruchstücke des alten Kernes an, eine eigenartige Veränderung zu erleiden. Sie verlieren ihr Chromatin, und zwar zunächst nur auf einer kleinen, meist im Centrum gelegenen Stelle, die gleichzeitig etwas grobkörniger wird. Ist dieser Process weiter fortgeschritten, so erhalten die Trümmer des alten Kernes ein sehr charakteristisches Aussehen, das auch schon BÜTSCHLI<sup>1)</sup> aufgefallen ist (Fig. 60): inmitten eines stark tingirten Ringes liegt eine helle, körnige und ungefärbte Substanz, die von der Aussenzone nicht selten auch besonders abgesetzt erscheint (Fig. 61). Bei anderen Thieren verschwindet das Chromatin zuerst an irgend einer peripherischen Stelle (Fig. 62). In allen Fällen werden die Bruchstücke des alten Kernes auf diese Weise zu untingirten, dichtkörnigen Körpern, die sich anfangs noch vom umgebenden Plasma unterscheiden lassen, schliesslich aber ganz in dieses übergehen. In demselben Maasse nun, in dem das Chromatin die Trümmer des alten Kernes verlässt, fangen die Keimkugeln an, sich mehr und mehr zu färben, während sie gleichzeitig auch an Grösse zunehmen und körniger werden. Das Chromatin der Bruchstücke wird daher sehr wahrscheinlich im Cytoplasma gelöst und wandert in dieser für Farbstoffe nicht mehr besonders empfindlichen Form in die Keimkugeln über. Dabei kommt es häufig vor, dass die Grundsubstanz der letzteren sich schon gut tingirt hat, während das centrale Korn noch ganz ungefärbt hindurchschimmert.

Die Neubildung des Hauptkernes kann nun in verschiedener Weise erfolgen:

- 1) In der Regel verschwinden die Bruchstücke des alten Kernes

---

1) BÜTSCHLI, l. c. Taf. VIII, Fig. 21—23.



in der geschilderten Art bis auf einige wenige (2—10). Von diesen geht eins noch eines Theiles seines Chromatins verlustig, erhält einen hellen Pol und wird so zum Nebenkern. Alle übrigen verschmelzen mit den Körpern, welche aus den Keimkugeln hervorgegangen sind, und deren Anzahl je nach den eingetretenen Theilungen 4, 2 oder 1 beträgt (Fig. 63).

2) Nur wenige Bruchstücke des alten Kernes wandeln sich in Cytoplasma um; die meisten bleiben erhalten und verschmelzen unverändert mit den lichten Körpern zum neuen Hauptkern. Diesen Modus habe ich nur einige wenige Male nachweisen können (Fig. 64).

3) Es verschwinden alle Bruchstücke bis auf einen, der zum Nebenkern wird. Der neue Nucleus entsteht ausschliesslich aus der Verwachsung der Keimkugeln (Fig. 59). Da in diesem Falle manchmal auch der Paranucleus vor der Neubildung des Hauptkernes noch nicht vorhanden ist, so kann er dann nur durch Ablösung vom neuen Nucleus entstehen (Fig. 58).

Wie man sieht, erfolgt die Neubildung des Hauptkernes im Principe stets gleich, nur die Anzahl der hierbei benutzten Bruchstücke des alten Kernes unterliegt erheblichen Schwankungen.

## IX. Schlussbetrachtungen über das Wesen der Copulation und der Conjugation.

Aus den in der vorstehenden Abhandlung mitgetheilten Beobachtungen lassen sich, bei möglichster Berücksichtigung aller übrigen bis jetzt über die Conjugation gesammelten Erfahrungen, einige theoretische Schlüsse ziehen, die im Folgenden besprochen werden sollen. Ich gebe ihnen die Gestalt von Thesen, um sie in eine präcise Form zu kleiden.

I. Die bisher unter dem allgemeinen Namen der Conjugation bei den Protozoen bekannten Verschmelzungsprocesse zweier Individuen zerfallen in zwei scharf zu sondernde Vorgänge:

- 1) in die der Copulation, bei welcher die Zellkörper und die Kerne der beiden Paarlinge dauernd zu einem einzigen Organismus verwachsen, ohne dass ein Zerfall und eine Regeneration der Nuclei hierbei stattfindet. Sind Nebenkern vorhanden, so vereinigen sich diese ebenfalls, ohne bemerkenswerthe Structurveränderungen zu durchlaufen.

- 2) in die der Conjugation s. str., bei welcher die Zellkörper der Paarlinge vorübergehend oder dauernd mit einander verschmelzen, während die Kerne in allen Fällen eine mehr oder minder complicirte Regeneration erfahren<sup>1)</sup>).

Der wesentliche Inhalt dieser These ist früher schon von ENGELMANN hervorgehoben worden. Jedoch hat sich dieser Forscher damit begnügt, auf das Vorkommen von zweierlei verschiedenen Conjugationsprocessen bei den Stylonychien hinzuweisen, ohne dieser Thatsache eine allgemeinere Verbreitung und eine tiefere Bedeutung zuzuerkennen. Ich glaube, dass wir gegenwärtig schon diesen weiteren Schritt thun dürfen, weil wir einmal Copulation und Conjugation neben einander noch bei einer zweiten, der eben genannten ziemlich fernstehenden Infusorienform kennen gelernt haben — was mit einiger Wahrscheinlichkeit für eine weitere Verbreitung der Copulation bei den Ciliaten spricht — und weil wir zweitens über die grossen morphologischen Verschiedenheiten der beiden Vorgänge augenblicklich viel besser unterrichtet sind, als es zur Zeit des Erscheinens der wichtigen ENGELMANN'schen Untersuchungen der Fall war. Die Ausdrücke Copulation und Conjugation findet man nicht selten in der Protozoenliteratur mit dem Unterschiede gebraucht, dass mit ersterer die dauernde, mit letzterer die vorübergehende Verschmelzung zweier Individuen bezeichnet wird, gleichviel wie die Kerne sich hierbei verhalten. In diesem Sinne lässt sich aber unzweifelhaft eine scharfe Sonderung zwischen Copulation und Conjugation nicht vornehmen, da eine echte Kernregeneration sowohl im Zusammenhang mit einer dauernden Vereinigung (Vorticellinen) als einer vorübergehenden (die übrigen Ciliaten) angetroffen wird. Maassgebend für die Unterscheidung zweier Gruppen von Verschmelzungsprocessen der Protozoen kann daher nur das Verhalten der Kerne sein. Sobald die Nuclei der Paarlinge und, wenn sie vorhanden sind, auch die Nebenkerne einfach mit einander verwachsen, ohne dass erstere vorher zerfallen oder sich bemerkenswerth verändern, werden wir von Copulation reden. Läuft der ganze Vorgang dagegen darauf hinaus, den Kern zu regeneriren, d. h. ihn gänzlich oder theilweise aus neuen Elementen aufzubauen, so haben wir es mit einer Conjugation zu thun.

---

1) Aus practischen Gründen rede ich auch dann noch von einer Conjugation, wenn die Schlussstadien dieser Regeneration an Einzelthieren, also nach Aufhebung der Syzygie, sich abspielen.

Dass die beiden in Rede stehenden Prozesse in der That streng zu sondern sind, und dass man ihnen eine verschiedene physiologische Bedeutung zuschreiben muss, geht meines Erachtens aus ihrem gleichzeitigen Vorkommen bei denselben Species hervor. Möglich wäre ja es auch, dass die Conjugation und die Copulation nur verschieden hoch entwickelte Stadien eines und desselben Vorganges seien; aber dann dürften sie nicht beide bei derselben Art anzutreffen sein und vor allem nicht in einer so total verschiedenen morphologischen Ausbildung. Allein das Verhalten der Nebenkerne, die in einem Falle ebenso wie die Hauptkerne sich vereinigen, im anderen dagegen auf complicirte Weise zum neuen Hauptkern heranwachsen, weist klar darauf hin, dass beide Vorgänge verschiedener Natur sind. Ist diese Anschauung richtig, so braucht die Conjugation eine Copulation nicht auszuschliessen, und in der That stammten die von mir beobachteten Copulationsfälle sämmtlich aus kleinen Uhrschildchen, in denen eine intensive Conjugations-epidemie geherrscht hatte und noch herrschte. Ausserdem berichtet ENGELMANN: „einmal wurde Copulation von zwei mit grosser Placenta versehenen“ — d. h. also noch in Conjugation stehenden — „Exemplaren von *Stylonychia pustulata* beobachtet. Im Laufe einiger Stunden waren die Leiber beinahe und die Placenten vollständig ohne sonstige Veränderung zu einem einzigen Körper verschmolzen.“ Hierin liegt ein directer Beweis, dass die Conjugation und die Copulation verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben. Wie könnten sonst zwei noch in jenem Prozesse stehende Individuen schon in diesen eintreten!

Auch die verschiedene Verbreitung der uns hier interessirenden Verschmelzungserscheinungen spricht für eine verschiedene Natur derselben. Die Copulation ist weit verbreitet und bei den verschiedensten Abtheilungen der Protozoen nachgewiesen. Sie kehrt in der gleichen Form auch bei unendlich vielen niederen Pflanzen wieder. Wahre Conjugationsprocesse sind dagegen mit Sicherheit nur von den Infusorien, den Ciliaten und den Suctorien, bekannt. Diese nehmen offenbar eine Stufe hoher Differenzirung unter den Protozoen ein, und es ist daher wohl denkbar, dass sie im Zusammenhang mit dieser eigenartige Verjüngungsvorgänge erworben haben, für die es bei den übrigen Abtheilungen nichts Homologes giebt.

- II. Die Conjugation ist bei den Individuen einer und derselben Infusorienspecies mehr oder minder erheblichen Schwankungen unterworfen, ein Umstand, der auf ein verschieden intensives Regenerationsbedürfniss der betreffenden Thiere hinweist.

Die Richtigkeit dieses Satzes wird von keinem aufmerksamen Beobachter einer Conjugationsepidemie bezweifelt werden. Zunächst ist schon die Zahl der conjugirenden Individuen eine nicht ganz constante. Während als Regel nur 2 Thiere sich mit einander verbinden, kommt es auch vor, dass 3 oder sogar 4 derselben sich vereinigen. JICKELI hat zuerst 3 Paramäcien verschmolzen gesehen, und seine Angaben werden von GRUBER bestätigt. Ich selbst habe solche Drillinge gar nicht so selten angetroffen, doch ist es mir leider nicht geglückt, über den weiteren Verlauf des Vorganges in diesem Falle etwas zu ermitteln. Zuweilen waren zwei Individuen in normaler Weise verbunden, und das dritte hatte sich dem hinteren Körperende eines derselben angefügt. In anderen Fällen waren alle 3 Thiere zu einander gleich angeordnet. Bei der *Asellicola digitata* kommen, wie oben angegeben wurde, Drillinge ebenfalls dann und wann vor. Bei *Paramaecium putrinum* fand ich einmal 2 normale Paare mit ihren vorderen Körperenden zusammenhängend, so dass also in diesem Falle 4 Individuen conjugirten. Bei *Lagenophrys aselli* und anderen Vorticellinen ist es ebenfalls sicher constatirt, dass bald eine Microgonidie, bald deren zwei mit einem grossen Paarling verschmelzen.

Als ein weiterer Umstand, der den Verlauf der Conjugation bei den einzelnen Individuen variirt, ist die ungleich rasche Aufeinanderfolge der Theilungen anzusehen. Erst neuerdings hat MAUPAS <sup>1)</sup> in einem interessanten kleinen Aufsätze gezeigt, wie sehr die Theilungsfähigkeit der Infusorien von den jeweiligen Ernährungs- und Temperaturverhältnissen abhängig ist. Dies gilt in gleicher Weise für die normalen, wie für die in Conjugation stehenden Infusorien. GRUBER hebt hervor, dass je nach der Anzahl der vollzogenen Theilungen der neue Kern bei *Par. aurelia* aus 4, aus 2 oder aus einer Spindel aufgebaut wird; dasselbe habe ich bei *Par. putrinum* beobachtet und Aehnliches für manche andere Infusorien in der Literatur angegeben gefunden.

Wichtiger als die besprochenen Differenzen im Verlaufe der Conjugation scheinen mir die folgenden zu sein, die sich vornehmlich an den Paramäcien deutlich übersehen lassen. Bei denselben zerfällt bekanntlich der Hauptkern in eine Anzahl runder Stücke, deren Be-

---

1) in: Comptes rend. Ac. Sc. Paris, T. 104, 1886, No. 14, p. 1006 bis 1008.

stimmung es ist, ihr Chromatin an das Cytoplasma abzugeben und sich dann selbst in dieses zurückzuverwandeln. Offenbar vermag der alte Kern das Leben der Zelle nicht mehr in der richtigen Weise zu fördern, das harmonische Verhältniss zwischen ihm und dem Cytoplasma ist gestört, seine Substanz, wie man wohl geradezu sagen kann, ganz oder theilweise verbraucht. Zweck der Conjugation ist es nun, dies Missverhältniss zwischen Nucleus und Cytoplasma wieder aufzuheben und der Zelle wieder zu einem neuen lebenskräftigen Kern zu verhelfen. Die Paramäcien bedienen sich hierbei der Nebenkerne, indem in diese das Chromatin in demselben Maasse abgelagert wird, wie es aus den Bruchstückchen des alten Kernes schwindet. Die individuellen Variationen, auf die es uns hier ankommt, äussern sich nun darin, dass bei manchen Thieren die Bruchstücke des alten Kernes sämmtlich sich in Cytoplasma zurückverwandeln, während bei anderen ein mehr oder minder beträchtlicher Theil derselben erhalten bleibt und direct mit den Keimkörpern zum neuen Kern verwächst. Ich schliesse hieraus, dass die Regenerationsbedürftigkeit in den einzelnen Individuen verschieden gross ist; dass im ersteren Falle das gesammte Nucleoplasma eine innige Durchmischung mit dem Cytoplasma nöthig hat, während im letzteren ein Theil des Kernes noch brauchbar ist. Bei *Lagenophrys aselli* und *Epistylis simulans* liegen die Verhältnisse ebenso wie bei *Paramecium*, und sie werden sich ohne Zweifel noch für viele andere Infusorien nachweisen lassen.

III. Die Conjugation verläuft bei den verschiedenen Infusorienarten in mehr oder minder complicirter Weise. Man kann daher annehmen, dass sie keine fest normirten Prozesse umfasst, sondern solche, die in einer langsamen Weiterentwicklung begriffen sind. Das Ziel dieser Entwicklungsrichtung scheint die Herbeiführung eines der Befruchtung ähnlichen Vorganges zu sein. Trotzdem ist nur die Copulation als ein der Befruchtung des Metazooneies homologer Act zu bezeichnen. Die Conjugation ist hiervon morphologisch und physiologisch so verschieden, dass sie höchstens als eine Vorstufe der Sexualität angesehen werden darf.

Die Art und Weise, in der sich der Conjugationsprocess bei den verschiedenen Infusorienspecies abspielt, ist eine so mannigfache und wechselvolle, dass die Frage wohl berechtigt ist: welche Stellung nehmen die einzelnen Modi zu einander ein? Erreicht hier die Natur auf verschiedenen Wegen dasselbe Ziel oder verfolgt sie, im Grunde

genommen, nur eine Bahn, deren einzelne Etappen dem mehr oder minder complicirten Verlaufe der Conjugation bei den verschiedenen Arten entsprechen? Ich glaube, nur die letztere Anschauung lässt sich aufrecht erhalten, denn bei aller Verschiedenartigkeit im Einzelnen geht doch durch alle hierher gehörigen Erscheinungen ein gemeinsamer Zug: die Bildung eines Kernes aus Elementen, die eben erst unter dem Einflusse des Zellplasmas herangewachsen sind. Die Mannigfaltigkeit der Conjugationsprocesse kann demnach nur eine Folge ihrer ungleichen Differenzirung sein, und es verlohnt sich wohl der Mühe, diese näher ins Auge zu fassen.

Für den einfachsten Modus einer Conjugation halte ich den des *Dendrocometes paradoxus*. Hier vereinigen sich zwei einander völlig gleiche Thiere vorübergehend durch einen kurzen Canal und tauschen vermittelst desselben Theile ihres Cytoplasmas gegenseitig aus. Gleichzeitig wächst der Kern — Nebenkerne sind nicht vorhanden — zu einem langen Bande aus und zerfällt, nachdem der Verbindungsarm der Paarlinge wieder eingezogen worden ist. Auf späteren Stadien findet man in jedem Thiere eine besondere Kugel, die entweder ganz allein oder unter gleichzeitiger Verschmelzung mit einem Theil der Kernbruchstücke — dieser Punkt bedarf noch weiterer Aufklärung — zum neuen Nucleus heranwächst. Zwei Erscheinungen sind für diese Conjugation bezeichnend: 1) der wechselseitige Austausch von Cytoplasma zwischen den Conjugirenden und 2) die Auflösung des ganzen Kernes oder wenigstens eines Theiles desselben im Zellplasma. Der Zerfall des Kernes in einzelne Stücke ist nicht von wesentlicher Bedeutung, denn mir sind auch Fälle vorgekommen, wo sich derselbe in toto auflöste. Berücksichtigen wir nun, dass die Conjugation beim *Dendrocometes* einfacher sich gestaltet als bei irgend einer anderen daraufhin untersuchten Infusorienart, so werden wir nicht anstehen, jene beiden charakteristischen Merkmale als die Fundamentalerscheinungen der Conjugation überhaupt anzusehen. Mir ist auch aus der Literatur kein Fall bekannt, wo einer dieser beiden Processe mit Sicherheit ausgeschlossen wäre<sup>1)</sup>, dagegen haben sie sich bei vielen

---

1) Für *Param. bursaria* giebt BÜTSCHLI (l. c. p. 78) an, dass sich der Nucleus während der Conjugation nicht verändert; nur soll seine Structur gleichmässig feinkörnig werden. Ich vermuthe, dass ausserdem die Tinctionsfähigkeit geringer werden wird, indem das Chromatin theilweise in Lösung geht; dieser Punkt bedarf einer erneuten Untersuchung.

genauer untersuchten Conjugationen nachweisen lassen. GRUBER hält es für fraglich, ob beim *Dendrocometes* „nicht doch kleinste Bestandtheile von Kernsubstanz mit ausgetauscht werden könnten“. Soweit es sich hierbei um geformte Theile des Kernes handelt, muss ich diese Frage verneinen, denn der Kernzerfall tritt erst nach Aufhebung des Verbindungschanals ein. Anders aber liegt die Sache rücksichtlich der Elemente, die sich im Plasma lösen, also vornehmlich des Chromatins, das aus dem Kernfaden langsam verschwindet. Doch entzieht sich das Schicksal dieser Bestandtheile der Beobachtung, und es ist daher nutzlos, dasselbe zu discutiren.

Bei der im zweiten Capitel beschriebenen *Asellicola digitata* begegnen wir einer Conjugationsform, die sich als die zweite Stufe in der Entwicklungsreihe dieser Prozesse ansehen lässt. Die zwei für *Dendrocometes* charakteristischen Stadien des Plasmaaustausches und der Auflösung von Theilen des alten Kernes kehren hier in derselben Weise wieder. Zwischen sie aber fällt jene merkwürdige Periode, in der die Nuclei der beiden Paarlinge in der Mitte des Verbindungschanals, ohne ihre Structur zu verändern, dicht neben einander liegen und sich einen möglichst grossen Theil ihrer Oberfläche zukehren. Welche Bedeutung diesem Vorgange zukommt, ist sehr schwer zu sagen. Am nächstliegenden erscheint die Annahme, dass beide Kerne einen Theil ihrer Substanz austauschen, ähnlich wie es das sie umgebende Cytoplasma thut, dass wir es also hier mit einer Art Befruchtung zu thun haben. Aber hiergegen sprechen zwei gewichtige Bedenken: 1) ist von einem solchen Austausch nichts zu sehen, und da die Kerne ihre Structur nicht ändern, wird die Existenz desselben sehr problematisch; und 2) wird es schwer verständlich, warum die Nuclei nach einer solchen Periode gegenseitiger Befruchtung noch einen Zerfall und eine echte Regeneration durchzumachen haben. Dass die letzteren Vorgänge trotz jenes befruchtungsähnlichen Stadiums nöthig sind, beweist eben, dass dieses nicht so ohne Weiteres für identisch mit dem Copulationsacte der Protozoen oder der Befruchtung eines Metazooneies durch einen Samenfaden erklärt werden kann. Vielleicht ist daher die Bedeutung desselben in einer ganz anderen Richtung zu suchen: die beiden Kerne rücken in die Mitte des Verbindungschanals, um den

---

Nach einer jüngst erschienenen Mittheilung GRUBER's (Sexuelle Fortpflanzung und Conjugation, in: „Humboldt“, Januar 1888) bleibt der Hauptkern hier in der That ganz erhalten; seine Regeneration findet aber dadurch statt, dass ein Theil der Paranucleusderivate mit ihm verschmilzt.



hier stattfindenden Plasmaaustausch durch ihre unmittelbare Nähe energischer zu gestalten. Einem solchen Erklärungsversuche liegt die Anschauung zu Grunde, dass der Kern in vielen Fällen die ihn umgebenden Plasmamassen nur auf eine bestimmte Entfernung hin direct beeinflussen kann, jenseits derselben aber nicht mehr oder nur in schwachem Maasse zu wirken vermag. Daher haben langgestreckte Protozoen fast immer einen ebenso geformten Nucleus, in welchem Falle man annehmen kann, jedes Kerntheilchen vermöge nur auf die ihm zunächst liegenden Plasmaportionen bestimmend einzuwirken. Bei anderen Protozoen wird aus demselben Grunde der Nucleus in viele Stücke zerfällt, das Thier also vielkernig.

Für die beiden geschilderten Differenzierungsstufen der Conjugation weiss ich keine anderen Vertreter als die beiden genannten Acineten anzuführen, obwohl sicherlich der Vorgang bei anderen nebenkernlosen Formen ebenso oder ganz ähnlich verlaufen wird. Die grosse Menge der bis jetzt bekannten Conjugationsfälle vertheilt sich daher auf die folgenden Gruppen.

Als dritte Stufe derselben möchte ich jene Prozesse ansehen, in denen bei vorübergehender Verschmelzung ein besonderer Nebenkern schon von vornherein vorhanden ist, mit der Bestimmung, während der Conjugation zum neuen Nucleus heranzuwachsen. Der Paranucleus ist also offenbar, wie dies zuerst BÜTSCHLI in seiner grundlegenden Arbeit gezeigt hat, ein Ersatz- oder Reservegebilde, das nur mit Rücksicht auf die Conjugation entstanden ist. Er stellt die Kernanlage für die nächste Lebensperiode des betreffenden Infusors dar, während bei den nebenkernlosen Formen die Anlage des neuen Kernes erst dann sichtbar wird, wenn der alte in Stücke zerfallen ist. In manchen Fällen lässt sich nachweisen, dass einige von diesen Bruchstücken zum neuen Nucleus heranwachsen. Diese würden also den Nebenkernen entsprechen. Eins steht jedenfalls fest, dass der Verlauf der Conjugation bei nebenkernlosen Arten und solchen mit Paranucleus nicht wesentlich verschieden ist. Das bestuntersuchte Beispiel für die letzteren bieten die Paramäcien. Das bis jetzt nur von diesen bekannte Stadium der gekreuzt über einander liegenden Nebenkernspindeln entspricht offenbar dem Vorgange, der sich zwischen den Kernen der *Asellicolen* im Verbindungs canale abspielt. Die Schwierigkeiten, welche sich der Deutung desselben entgegenstellen, sind ähnlicher Art wie bei *Asellicola*. Doch will ich hier auf dieselben nicht eingehen, weil sie schon im vorigen Capitel besprochen worden sind. Weitere Untersuchungen müssen ferner entscheiden, ob die Nebekerne bei allen In-

fusorien eine solche Periode gegenseitiger Annäherung durchmachen, oder ob dieselbe auch fehlen kann.

Bei den bis jetzt betrachteten Conjugationen waren die sich vereinigenden Individuen stets gleich gross und verschmolzen nur vorübergehend mit einander. Es fragt sich nun, welche Stellung wir der Conjugation der Vorticellinen einräumen wollen, bei welchen die Paarlinge mit wenigen Ausnahmen dauernd zu einem Thiere verwachsen. Hierin liegt eine unverkennbare Aehnlichkeit mit der Copulation: in beiden Fällen verschmelzen zwei Individuen zu einem einzigen Organismus, dessen Kern daher auch wohl 2 verschiedene Idioplasmen in sich birgt. Im übrigen aber verläuft die Conjugation bei den Vorticellinen ebenso wie bei den anderen Infusorien. Der alte Kern zerfällt, seine Bruchstücke werden theilweise oder sämmtlich aufgelöst, und der neue Kern entsteht entweder aus einigen, besonders heranwachsenden Bruchstücken des alten, oder der Nebenkern übernimmt, wo er vorhanden ist, die Rolle des letzteren. Diese vierte und höchste Differenzierungsstufe der Conjugation weist noch eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit auf: bei vielen Vorticellinen verschmelzen nicht gleich grosse Individuen, sondern es kommt zur Ausbildung von sogenannten Micro- und Macrogonidien. Zu einer Zeit, wo es noch nicht feststand, dass das Wesen der Befruchtung in einer einfachen Vereinigung der Kerne bestehe, wie sie uns z. B. in der Copulation entgegentritt, durfte man gewiss hieraus den Schluss ziehen, welchen ENGELMANN im letzten Capitel seiner Arbeit aussprach: „die Vorticellinen sind für gewöhnlich geschlechtslos, werden aber zeitweise getrennt geschlechtlich: Gonochoristen.“ Gegenwärtig aber gilt es, sich nicht zu verhehlen, dass zwischen der Befruchtung eines Metazoeeneies durch einen Samenfaden und der Verschmelzung einer Micro- und Macrogonidie doch erhebliche Unterschiede bestehen. Vor allem darf man nicht vergessen, dass der Zerfall eines Kernes und dessen theilweise Auflösung Vorgänge sind, die sich absolut nicht mit irgend einem Stadium des Befruchtungsactes der Metazoen vergleichen lassen, und dass es sich augenblicklich noch nicht entscheiden lässt, ob die Kernkugeln der Microgonidie sich direct an dem Aufbau des neuen Kernes der Macrogonidie betheiligen, oder ob sie nicht vielmehr im Cytoplasma der letzteren aufgelöst werden. Meiner Ansicht nach ist es nur erlaubt, die Copulationsvorgänge mit dem Befruchtungsact zu homologisiren, die Conjugation ist dagegen nur als eine Vorstufe der Sexualität anzusehen. Während Copulation und Befruchtung aus dem dem ganzen organischen Reiche innewohnenden Bedürfniss ent-

standen sind, die Eigenschaften zweier verschiedenen Individuen auf ein Thier zu vereinigen, ist die Conjugation der Infusorien eine Folge besonderer biologischer Verhältnisse, welche es nöthig machten, verbrauchte Theile des Kernes periodisch auszuscheiden, und denselben neu zu kräftigen. Dabei haben die Conjugationsprocesse sich allmählich so entwickelt, dass sie, ohne ihrer ursprünglichen Aufgabe untreu zu werden, eine gewisse Aehnlichkeit mit der Befruchtung gewonnen haben und vermuthlich den Vorticellinen auch schon einen Theil der durch diese erzielten Vortheile gewähren. Bei den Paramäcien und Stylonychien ist dieser Höhepunkt noch nicht erreicht, und deshalb finden wir neben der Conjugation eine echte Copulation.

Bei dieser Auffassung der Conjugation ist es natürlich nicht ausgeschlossen, dass dieselbe schliesslich zu einem Stadium führt, das als ein directer Uebergang von der Conjugation zur Copulation angesehen werden darf. Ich denke hier an die *Spirochona gemmipara*, deren Conjugation in mehr als einer Hinsicht bemerkenswerth ist. Zwei jugendliche Thiere, von denen jedes mit 3 Nebenkernen versehen ist, verschmelzen mit einander. Während das Cytoplasma des einen Paarlings durch einen breiten Canal in den Körper des anderen überströmt, durchlaufen beide Kerne sehr merkwürdige, von einander verschiedene Veränderungen, die eine innige Durchmischung der ursprünglich getrennten chromatischen und achromatischen Substanz herbeiführen. Beide Kerne nehmen darauf wieder ihre ursprüngliche Gestalt an und verwachsen. Die Nebekerne werden zu streifigen Spindeln, betheiligen sich aber nicht, wie man erwarten sollte, an dem Aufbau des neuen Kernes, sondern je zwei derselben vereinigen sich zu einem. Hier haben wir in der That einen Vorgang vor uns, der genau zwischen Conjugation und Copulation steht. Durch jene tumultuarischen Umwälzungen werden die Kerne regenerirt und copuliren sodann. Dabei ist es interessant, dass der geschlechtliche Gegensatz der Kerne schon vor ihrer Vereinigung in der Verschiedenartigkeit ihrer inneren Veränderungen zum Ausdruck kommt.

Schliesslich möchte ich an dieser Stelle noch kurz auf die Ausstossungserscheinungen zurückkommen, die ich im dritten Capitel von verschiedenen Lagenophryen geschildert habe. Etwas Aehnliches ist schon früher von JICKELI in dem oben citirten Aufsätze beschrieben worden. Nach ihm löst sich zuweilen bei *Colpidium colpoda* von dem mächtig angewachsenen Kern ein beträchtlicher Theil ab und zerfällt in viele Stücke, die nach einander am hinteren Ende des Thieres aus-

gestossen werden. Gleichzeitig wird auch etwas Cytoplasma entfernt, indem sich eine Knospe bildet, die im Momente der Lostrennung sofort auseinandergeht. Ferner fand er, dass bei *Chilodon cucullulus* der Kern vor der Encystirung im Innern krümelig wird. Diese Brocken „zerstreuen sich entweder in das Protoplasma des Thieres, oder aber sie wandern in eine gleichzeitig entstandene Protoplasma-knospe ein und lösen sich mit dieser zugleich vom Organismus ab.“ JICKELI sieht in diesen Ausstossungen eine der Bildung der Richtungskörper ähnliche Erscheinung. Ich glaube, man geht nicht fehl bei der Annahme, dass auf diese Weise abgenutzte Theile des Cyto- und Nucleoplasmas entfernt werden, dass es also Vorgänge sind, die in physiologischer Hinsicht eine entfernte Aehnlichkeit mit der Conjugation haben.

Marburg, 3. Juli 1887.

---

## Erklärung der Abbildungen.

In sämtlichen Zeichnungen bedeutet:

<i>N</i> = Hauptkern.	<i>br</i> = Bruchstück des Hauptkernes.
<i>n</i> = Nebenkern.	<i>c. v</i> = contractile Vacuole.
<i>o</i> = Mundöffnung.	<i>t</i> = Tentakel.
<i>k</i> = Keimkugel.	<i>ti</i> = Tinctinkugel.
G = starke Vergrößerung = 540/1.	
g = schwache „ = 235/1.	
* = beliebige „	

## Tafel III.

- Fig. 1—3. *Acinetoides greeffii* n. sp. 1, 2 = \*. 3 = G.  
 „ 4. *Acinetoides zoothamni* n. sp. G.  
 „ 5—19. *Asellicola digitata* St.  
 „ 5. G.  
 „ 6—9. \*  
 „ 10—11. g.  
 „ 12—13. \*  
 „ 14—19. G.  
 „ 20—40. *Lagenophrys aselli* und *aperta* n. sp. G.  
 „ 20. *Lagenophrys aselli* n. sp. G.  
 „ 21. „ *aperta* n. sp. G.  
 „ 23—26. \*  
 „ 27, 28. G.

## Tafel IV.

- Fig. 29, 30. \*
- „ 31. G.
- „ 32, 33.
- „ 34—39. G.
- „ 40. \*
- „ 41—45. *Epistylis simulans* n. sp.
- „ 41, 43. G.
- „ 42, 44, 45. \*
- „ 46. *Aegyria oliva* CL. et L.
- „ 47, 48. *Noctiluca mitiariis* SUR. g.
- „ 49—51. *Heliochona sessilis* n. sp. G.

## Tafel V.

- „ 52—65. *Paramecium putrinum* CL. et L.
- „ 52. \* 53. g. Copulation.
- „ 54. \* Nebenkern in normalem Zustande.
- „ 55—65. Conjugation.
- „ 62. G., alles Uebrige \*.

# Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden.

Von

**Dr. Ludwig Will,**

Assistenten am Zoologischen Institut zu Rostock.

---

Hierzu Tafel VI—X.

---

## Literaturverzeichnis.

1. AYERS, HOWARD, On the development of *Oecanthus niveus* and its Parasite, *Teleas*. in: *Mem. Boston. Soc. Nat. Hist.* Vol. 3, No. VIII, Boston, Jan. 1884.
2. BALBIANI, Mémoire sur la génération des Aphides, in: *Ann. Sciences Natur. Zool.* (Sér. 5), T. 11, 1869, T. 14, 1870, T. 15, 1872.
3. BALFOUR, Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch von VETTER. Bd. 1, 1880.
4. BLOCHMANN, Ueber Richtungskörperchen bei Insecteneiern, in: *Morphol. Jahrbuch* Bd. 12.
5. BOBRETZKY, N., Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten, in: *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 31, 1878.
6. BRANDT, AL., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren mit besonderer Berücksichtigung der Embryonalhülle derselben, in: *Mém. Acad. Pétersbourg* (Sér. 7) T. 13, 1869.
7. — —, Ueber das Ei und seine Bildungsstätte, Leipzig 1878.
8. BRASS, A., Zur Kenntniss der Eibildung und der ersten Entwicklungsstadien bei den viviparen Aphiden. Halle a./S. 1883.
9. BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene, in: *Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd. 20, 1870.
10. DOHRN, Notizen zur Kenntniss der Insectenentwicklung, in: *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 26, 1876.
11. GANIN, M., Neue Beobachtungen über die Fortpflanzung der viviparen Dipterenlarven, in: *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 15, 1865.
12. — —, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Insecten. Ebenda, Bd. 19, 1869.
13. — —, Ueber die Embryonalhülle der Hymenopteren und Lepidopterenembryonen, in: *Mém. Acad. Pétersbourg.* (Sér. 7), T. 14, 1870.



14. GRABER, V., Vergleichende Embryologie der Insecten. Vorl. Mitth., in: Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 15, 1878.
15. — —, Die Insecten. II. Theil, 2. Hälfte. Vergl. Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insecten. Naturkräfte. Bd. 22, München, Oldenbourg 1879.
16. GRASSI, B., Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo, in: Atti Soc. Ital. Scienz. Nat. Vol. 24, Milano 1883.
17. — —, Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo, in: Atti Acad. Gioen. Scienz. Nat. Catania. (Sér. 3), Vol. 18. (Stand mir nicht zur Verfügung).
18. GRIMM, O. v., Zur Embryologie von Phthirus pubis, in: Bull. Acad. Pétersbourg 1869.
19. — —, Die ungeschlechtliche Vermehrung einer Chironomusart und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei, in: Mém. Acad. Pétersb. (Sér. 7), T. 15, 1870.
20. — —, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Entwicklung der Arthropoden. Ebenda, T. 17, 1872.
21. HATSCHKE, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11, 1877.
22. HEIDER, K., Ueber die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus picceus L. in: Abhandl. k. Preuss. Acad. Wissensch. Berlin 1885. Berlin 1886.
23. HERTWIG, O. und R., Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblatts, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15, 1881. — Separat. Jena 1881.
24. HUXLEY, TH. H., On the agamic reproduction and morphology of Aphis, in: Transact. Linn. Soc. London, vol. 12, II. 1857.
25. KENNEL, J. v., Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii Blanch. und Peripatus torquatus n. sp. I und II, in: Arb. Zool. Zoot. Institut. Würzburg, Bd. 7 u. 8, 1884 u. 1886.
26. KOROTNEFF, A., Die Embryologie der Gryllotalpa, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, 1884.
27. KOWALEVSKY, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, in: Mém. Acad. Pétersbourg. (Sér. 7). T. 16, 1871.
28. — —, Zur embryonalen Entwicklung der Musciden, in: Biol. Centralbl. Bd. 6, 1886—87.
29. KUPFFER, C., Ueber das Faltenblatt an den Embryonen der Gattung Chironomus, in: Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 2, 1866.
30. LUBBOCK, J., On the ova and pseudova of insects, in: Philos. Transact. Roy. Soc. vol. 149, 1859.
31. LEYDIG, F., Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse.
32. LEUCKART, R., Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insecten, Frankfurt 1858 (auch in: MOLESCHOTT'S Untersuchungen zur Naturlehre. Bd. 4, 1858).
33. — —, Ueber die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen. Halle 1858 (auch in: Abhandl. Naturf. Gesellsch. Halle, Bd. 4, 1858).

34. LEUCKART, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyialarven, in: Arch. f. Naturg. 1865.
35. MAYER, P., Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 10, 1876.
36. MELNIKOW, N., Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insecten, in: Arch. f. Naturg. Jahrg. 35, 1869.
37. METSCHNIKOFF, E., Embryologische Studien an Insecten, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 16, 1866.
38. — —, Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha). Ebenda, Bd. 24, 1874.
39. — —, Embryologisches über Geophilus. Ebenda, Bd. 24, 1874.
40. — —, Embryologie des Scorpions. Ebenda, Bd. 21, 1870.
41. PACKARD, A. S., Embryological studies on Diplax, Perithemis and the Thysanourous genus Isostoma in: Mem. Peabody Acad. Science vol. 1, II, 1871.
42. — —, Embryological studies on hexapodous insects. Ebenda, vol 1, III, 1872.
43. — —, The embryological development of the locust, in: Third Report of the United States Entomological Commission, 1883.
44. PATTEN, W., The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of Blatta germanica, in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 24, 1884.
45. TICHOMIROFF, Die Entwicklung des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei, in: Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau. Bd. 1, Heft 4. (Russisch).
46. WEISMANN, A., Die Entwicklung der Dipteren im Ei, in: Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 13, 1863.
47. — —, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei, in: Beiträge zur Anatomie und Embryologie, J. HENLE von seinen Schülern als Festgabe dargebracht. 1882.
48. WILL, L., Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden, in: Arb. Zool.-Zoot. Institut. Würzburg, Bd. 6.
49. WITLACZIL, E., Zur Anatomie der Aphiden, in: Arb. Zool. Institut. Wien. Bd. 4, 1882.
50. — —, Entwicklungsgesch. d. Aphiden, in: Ztschr. f. w. Zool. Bd. 40, 1884.
51. ZACHARIAS, O., Neue Untersuchungen über die Entwicklung der viviparen Aphiden, in: Zool. Anz. 1884.

## N a c h t r a g.

52. BALBIANI, E. G., Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les insectes. in: Recueil Zool. Suisse, Bd. 2, 1885.
53. CHOLODKOVSKY, N., Ueber die Bildung des Entoderms bei *Blatta germanica*. (Vorläuf. Mitth.), in: Zool. Anz. 1888, No. 275.
54. VOELTZKOW, A., Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*, in: Zool. Anz. 1888, No. 278.
55. WILL, L., Ueber die Embryonal-Entwicklung der viviparen Aphiden. Sitz.-Ber. naturf. Ges. Rostock vom 24. Mai 1887, in: Arch. Ver. Freund. Naturgesch. Mecklenb. 1887, 41 Jahr. 1888.
56. — —, Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden, in: Biol. Centralbl. Bd. 8, No. 5, 1888.

### Vorbemerkung.

Ich hätte es nach einer so ausgedehnten Arbeit, wie derjenigen WITLACZIL's (50) über die Entwicklung von *Aphis*, wohl kaum unternehmen, denselben Gegenstand nochmals einer Untersuchung zu unterziehen, wenn nicht bereits im Juli 1883 die nachfolgende Arbeit mit Text und Tafeln, wenn auch in ganz anderer Form, vor mir gelegen hätte. Die Herausgabe der Arbeit unterblieb damals, weil ich hoffte, im Laufe der Zeit noch einige Lücken ausfüllen zu können, was mir jedoch nicht so vollständig, wie ich gewünscht hätte, gelungen ist. Wie dann ein Jahr später die Arbeit WITLACZIL's erschien, konnte ich sofort ersehen, dass dieselbe gerade in den wichtigsten Punkten verfehlt war. WITLACZIL's Fehler war, dass er die Hilfsmittel unbenutzt liess, welche ihm die moderne Technik an die Hand gab; er verliess sich vollständig auf die Durchsichtigkeit des Objectes und unterliess es, gleichzeitig auch an Schnitten zu studiren. — Doch erst jetzt, nach vier Jahren, komme ich zur Veröffentlichung meiner Untersuchungen, nachdem sowohl Text wie Tafeln einer gänzlichen Umarbeitung unterzogen sind. Bezüglich des Inhalts der Arbeit muss ich bemerken, dass ich auf die Entstehung der allgemeinen Körperform nur theilweise, auf die Umrollung des Embryos und auf die Entstehung der Mundwerkzeuge aber gar nicht eingehe, weil diese Punkte bereits bei WITLACZIL ihre völlige Erledigung gefunden haben.

Ueber die angewandte Untersuchungsmethode habe ich nur noch zu bemerken, dass ich zur Tödtung heisses Wasser, das nahe vor dem Kochen war, als das beste Mittel erprobte. Da die Wirkung bei der Kleinheit des Objects eine fast momentane ist, werden selbst die feinsten Zellstructuren sehr schön erhalten. Zur Färbung wurde Pikrokarmine, Boraxkarmine und Hämatoxylin benutzt.

Als Untersuchungsobject diente mir in erster Linie *Aphis pelargonii* KALT.; ferner wurden berücksichtigt *Aphis saliceti* KALT. und *Aphis rosae* L.

## I. Kurze Uebersicht über die Entstehung des Blastoderms.

Die ersten Stadien der Blattlausentwicklung bis zur Bildung des Blastoderms habe ich bereits vor vier Jahren beschrieben (48), sodass ich einfach auf jene Arbeit verweisen kann.

Während bei den oviparen Aphiden das Ei wie bei allen übrigen Insecten zu einer völligen Reife gelangt, bevor es seinen Entwicklungslauf beginnt, kommen bei den viviparen Aphiden die Verhältnisse dadurch ganz anders zu liegen, dass bei ihnen die Embryonalentwicklung im Interesse möglichst beschleunigter Nachkommenerzeugung bereits früher anhebt. Dieser eine modificirte Factor erklärt alle Eigenthümlichkeiten, welche die Entwicklung der viviparen Blattläuse von der der oviparen Generation unterscheidet. Das Ei der lebendig gebärenden Blattlaus wird bereits von dem Eintritt der Embryonalentwicklung überrascht, wenn es eben angelegt ist, wenn sich eben die ersten Reifungserscheinungen in dem Auftreten kleiner Deutoplasmatröpfchen bemerkbar gemacht haben. Gegenüber den Angaben BÜTSCHLI'S bestritt ich in der citirten Abhandlung ebenso wie BRASS (8) und WITLACZIL (50) das Austreten von Richtungskörperchen und liess den Eikern in toto in den ersten Furchungskern übergehen. Neuerdings jedoch behauptet BLOCHMANN (4) in sehr positiver Weise das Vorhandensein von Richtungskörperchen auch bei den viviparen Aphiden, sodass ich auf Grund seiner Zeichnungen die Möglichkeit eines Irrthums auf meiner Seite gerne zugebe.

Während sich der erste Furchungskern zur Theilung anschickt, nehmen die hellen Deutoplasmatröpfchen im Innern des Eiplasmas an Zahl zu, ordnen sich aber in bestimmter Weise zur Eioberfläche sowie zum Furchungskern an. Immer lassen sie das oberflächliche Protoplasma vollständig frei, sodass die Peripherie des Eies stets von einer Schicht homogenen Protoplasmas eingenommen wird, die man mit WEISMANN als Rindenschicht bezeichnen kann. Nun kann entweder

der Furchungskern peripherisch oder im Centrum des Eies liegen. Im ersteren Falle ist er einer Verdickung der Plasmarinde eingelagert, und es wird dann das ganze Eiinnere von den hellen Dottertröpfchen eingenommen, die in einem zarten Protoplasmanetz suspendirt liegen, das unmittelbar mit dem Plasma der Rindenschicht zusammenhängt (Fig. 13 meiner unter 48 citirten Arbeit). Liegt aber der Furchungskern im Centrum des Eies, so lassen die Deutoplasmatröpfchen ausser der peripheren Plasmarinde auch eine den Kern umgebende Plasmamasse frei (Fig. 10 der früheren Arbeit), welche von grösserer oder geringerer Ausdehnung sein kann.

Der Furchungskern theilt sich und ebenso der umgebende Plasmahof. Aus den beiden neuen Kernen werden durch abermalige Theilung 4, 8 u. s. w. Eikernderivate, die, alle von Protoplasma umgeben, an die Peripherie rücken und sich der Plasmarinde einlagern. Auf diese Weise wird die Oberfläche des Eies mit einem Blastoderm umgeben, das vorläufig noch ein Syncytium darstellt, d. h. aus jener Plasmarinde mit den eingelagerten Eikernderivaten besteht. Erst später, während der Gastrulation, gliedert sich dieses Blastoderm in einzelne Zellen, deren Plasmaleib aber noch längere Zeit mit dem die Dottertröpfchen umpinnenden Plasmanetz zusammenhängt.

Sonderbarer Weise macht WITLACZIL bei Besprechung meiner Angaben über die Blastodermbildung p. 575 (50) die Bemerkung, dass er bei frischen Eiern nie eine hervortretende Protoplasmaschicht um die Kerne beobachtet habe, wie ich sie zeichne. Ich habe sie jedoch stets sowohl auf Schnitten wie an frischen Eiern sehr klar hervortreten sehen. Da überdies das Vorhandensein eines Protoplasmahofes in der Umgebung der jungen Embryonalkerne eine weit verbreitete Erscheinung ist und bei den Insecten allgemein vorkommt, so hat dieser Widerspruch WITLACZIL'S wenig zu bedeuten und ist wohl nur seiner einseitigen Untersuchungsmethode zuzuschreiben, indem er es versäumte, seine am frischen Object angestellten Beobachtungen an Schnittpräparaten zu controliren. Uebrigens geräth der genannte Autor p. 567 seiner Abhandlung mit sich selbst in Widerspruch, indem er hier wie noch an andern Stellen angiebt, dass das Keimbläschen von einer geringen Protoplasmanenge umgeben ist. Damit scheint mir dieser Widerspruch von selbst hinfällig zu werden.

In einem Punkte habe ich meinen Beobachtungen über die Blastodermbildung eine Ergänzung hinzuzufügen. Sie betrifft die Kerntheilungsvorgänge während des Furchungsprocesses. Ich beschrieb und erläuterte durch Abbildungen, dass bei den Kerntheilungsvorgängen

sich sehr regelmässig eine Stäbchenfigur bilde, die den Moment kurz vor der Theilung andeute. Schon damals musste es mir nahe liegen, diese eigenthümliche Figur, die noch neuerdings von AYERS (1) in den jungen Geschlechtsanlagen von *Oecanthus niveus* ohne die richtige Deutung beschrieben wurde, für den Durchschnitt der Kernplatte einer Spindelfigur zu halten. Allein der Umstand, dass ich nie zwei Kernplatten neben einander als den Ausdruck des auf die Spindel nothwendig folgenden Tonnenstadiums fand, liess mich von einer solchen Deutung absehen und nöthigte mich, die Stäbchen für eine besondere Bildung zu halten. Ich bin jedoch zu anderer Ueberzeugung gekommen, da meine bereits vor vier Jahren angefertigten Präparate sich im Lauf der Zeit so aufgehellt haben, dass ich diese feineren Strukturverhältnisse mit bedeutend grösserer Deutlichkeit wahrnehmen konnte. Es gelang mir nicht nur, in den verschiedensten Entwicklungsstadien Kerne mit zwei parallelen Kernplatten nachzuweisen, sondern ich konnte sogar in manchen Fällen jene die Kernplatten verbindenden Faserzüge erkennen (Fig. 1, 2), welche die Kernfigur mit Sicherheit als die bekannte Tonnenform characterisiren. Es ist daher unzweifelhaft, dass das einfache Stäbchen die Kernplatte einer Spindelfigur darstellt, deren nach beiden Seiten convergirende Kernfasern ich allerdings nicht wahrnehmen konnte. Da ich die Kernplatte der Spindel bereits am Furchungskern beobachtet habe (Fig. 13 meiner vorigen Arbeit) und sie ebenso wie die Tonnenform während der ganzen Embryonalentwicklung an sich theilenden Zellen constatiren konnte (Fig. 4, 16, 22) so folgt daraus, dass sich in der Entwicklung von *Aphis* sämtliche Kerntheilungen auf dem Wege der Karyokinese vollziehen.

## II. Die Entstehung der Keimblätter und der Embryonalhüllen.

### 1. Die Gastrula.

Während des Verlaufs der Blastodermbildung hat das Anfangs nahezu kuglige Ei allmählich eine länglich gestreckte (Fig. 3, 6, 7, 8), oft birnförmige (Fig. 4, 5) Gestalt angenommen, die während der weiteren Entwicklung mehr oder weniger erhalten bleibt.

Wie ich bereits am Schlusse meiner oben citirten Abhandlung bemerkte, überzieht das Blastoderm nicht die ganze Oberfläche des Eies. Vielmehr verjüngt es sich, während es das ganze übrige Ei in ziem-

lich gleichmässiger Schicht überzieht, nach dem untern Eipol zu bald ganz allmählich (Fig. 3), bald ziemlich plötzlich (Fig. 5), um diese untere Partie des Eies ganz frei zu lassen. Am untern Eipol tritt demnach der in dem zarten Plasmanetz suspendirte Dotter direkt an die Oberfläche.

Diese untere Oeffnung des Blastoderms, die in einigen Fällen schon an ganz jungen Stadien (Fig. 1 und 2) durch eine sehr geringe Dicke der Plasmahinde angedeutet wird, wurde bereits von METSCHNIKOFF (37) beschrieben und abgebildet, obwohl er ihr eine besondere Bedeutung nicht beizulegen wusste. Ebenso beschrieb derselbe die Verjüngung des Blastoderms nach dem untern Eipol zu, glaubt aber irrthümlicher Weise, dass die von diesem Theil des Blastoderms umgebene Partie des Eies für die fernere Entwicklung verloren gehe. Schon in meiner vorigen Arbeit wies ich an der Hand meiner Fig. 21, 22 auf diese Verhältnisse hin und machte gleichzeitig auf ihre grosse Bedeutung aufmerksam. Nichtsdestoweniger hat WITLACZIL dieselben völlig übersehen; derselbe lässt im Gegensatz zu METSCHNIKOFF und mir das Ei allseitig vom Blastoderm umschlossen werden.

Die Sonderung des Blastoderms in einzelne distincte Zellen erfolgt zu verschiedener Zeit, meist während oder kurz nach der Gastrulation. In Fig. 4, wo die letztere relativ früh eingetreten ist, befindet sich das Blastoderm noch in einem ziemlich primitiven Zustand. Dasselbe besitzt erst wenige Kerne, die sämmtlich im Begriff sind, sich zu theilen, von Zellgrenzen ist noch keine Spur vorhanden. In Fig. 5 dagegen, in welcher gleichfalls die Bildung des Entoderms eben ihren Anfang genommen hat, ist das Blastoderm schon zu viel höherer Entwicklung gediehen; dasselbe enthält bereits eine viel grössere Anzahl von Kernen, und es sind ausserdem zwischen diesen schon Zellgrenzen aufgetreten, von denen nur der verjüngte Blastodermtheil frei bleibt. Man kann jetzt also bereits von Cylinderzellen reden, die nur nach dem von ihnen umschlossenen Dotter zu noch des Abschlusses entbehren, indem sie nach dieser Seite hin nach wie vor mittelst ihres Plasmaleibes mit dem protoplasmatischen Netzwerk des Eiinnern in directer Verbindung stehen. Erst später wird diese Abgrenzung der Blastodermelemente nach dem Dotter hin erreicht; so z. B. ist sie in Fig. 9 eingetreten, einem Stadium, in dem der Process der Entodermbildung bereits seinen vollständigen Abschluss erreicht hat. Wie grossen Schwankungen das Auftreten der Zellgrenzen der Zeit nach unterliegt, lehren am besten die Fig. 6, 7, besonders aber die Fig. 8, sämmtlich Stadien, in denen die Entodermbildung bedeutend mehr



vorgerückt ist als in Fig. 5, und die trotzdem von einem Zerfall des Blastoderms in einzelne Zellen noch keine Spur erkennen lassen.

Der Process der Entodermbildung selbst verläuft bei unseren Aphiden in einer Weise, die im Stande ist, das richtige Verständniss der Insectenentwicklung wesentlich zu erhöhen.

Die untere weite Oeffnung des Blastoderms stellt einen Blastoporus, ein ächtes Prostoma (*Blp* in Fig. 4—8) dar, dessen Ränder, die verjüngten nicht in einzelne Zellen zerfallenen Blastodermtheile, das Entoderm liefern. In der sehr instructiven Fig. 5 sehen wir in den erwähnten verjüngten Rändern des Blastoporus zahlreiche Kernspindeln angehörende Kernplatten, die auf eine rege Kernvermehrung in diesem Blastodermtheil hinweisen. Ausserdem ist ein Kern sammt einer ihn umhüllenden zarten Protoplasmaschicht im Begriff, sich vom Blastoporusrande abzulösen, was bei einem andern benachbarten bereits geschehen ist, um dann nach erfolgter Ablösung in die oberen Partien des Dotters aufzusteigen, woselbst wir schon auf dem betreffenden Schnitt vier andere gelegen sehen. In Fig. 4 ist die Gastrulation schon auf einem früheren Zeitpunkt eingetreten. Das Syncytium des Blastoporusrandes zeigt eine Reihe von protoplasmatischen Hervorragungen, in welche relativ grosse Kerne eingetreten sind, welche genau den Kernen jener Entodermzellen gleichen, die bereits in den Dotter eingewandert sind.

In lebhafterem Schwunge finden wir die Entodermbildung in den Figuren 6, 7 u. 8, welche sämmtlich etwas ältere Stadien darstellen. Hier haben sich ziemlich gleichzeitig so zahlreiche Entodermzellen losgelöst, dass sie, namentlich in Fig 8, den Blastoporus zeitweilig fast verstopfen, welcher letzterer erst wieder frei wird, nachdem die jungen Entodermelemente weiter in das Innere des Eies vorgedrungen sind. Ihren Abschluss hat die Bildung von Entodermzellen in der Fig. 9 erfahren, einer Figur, die noch andere erst später zu berücksichtigende Eigenthümlichkeiten aufweist. Hier hat sich auch schon der Blastoporusrand in distincte Zellen gegliedert, ein Zeichen, dass sich von ihm keine weiteren Zellen ablösen werden. Die entstandenen Zellen des Entoderms aber haben hier ausnahmsweise eine oberflächliche Lage im Dotter angenommen, so dass sie direct unter dem Blastoderm zu liegen kommen.

Ueber die histologische Natur des Entoderms kann kein Zweifel sein. Jede einzelne Entodermzelle besteht aus einem runden Kern nebst Kernkörperchen und einem ziemlich schwächtigen Protoplasma-

leib, der nur ausnahmsweise (Fig. 9, 14, 15 *En*) eine ansehnlichere Grösse erreicht. Wenn sie daher durch ihre Zusammensetzung aus Kern- und Protoplasmaleib eine zellige Natur documentiren, so bedarf es doch trotzdem noch einer Verständigung, bevor wir sie kurzweg als Zellen, als Entodermzellen, bezeichnen. Wir müssen uns nämlich darüber im Klaren sein, dass sie nicht Zellen in dem Sinne sind wie die Cylinderzellen des Blastoderms, da sie nicht wie diese allseitig umgrenzt sind. Vielmehr stehen sie durch ihre Ausläufer mit einander in Verbindung und stellen so in ihrer Gesamtheit lediglich ein Syncytium dar, ein Syncytium jedoch, dessen Grundsubstanz nicht von einer gleichmässigen Masse, sondern von einem feinen protoplasmatischen Netzwerk gebildet wird, das mit seinen Maschen die Tröpfchen des hellen Dotters umschliesst. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, stellen unsere Entodermzellen nur knotige Verdickungen mit eingelagerten Kernen dar, welche sich an solchen Stellen finden, wo mehrere Fäden des Netzwerks zusammenlaufen. Indem ich diese wahre Beschaffenheit des Entoderms strenge im Auge behalten werde, begehe ich keinen Fehler, wenn ich, um bei der Beschreibung einen kurzen Ausdruck zu gewinnen, die einzelnen Entodermelemente kurzweg als Zellen bezeichne.

In dem eben besprochenen Entwicklungsstadium haben wir eine echte Gastrula vor uns, ein Stadium, das man in so typischer Gestalt bisher vergeblich bei den Insecten gesucht hat und wohl am wenigsten bei den Blattläusen erwartet hätte. Wir werden sehen, dass die Auffassung der basalen Oeffnung als Blastoporus durchaus in keinem Widerspruch mit jener Ansicht steht, welche die Mesodermfurchung der Insecten als Prostomialnaht aufzufassen gewohnt ist, sondern dass im Gegentheil beide Ansichten im besten Einklange mit einander stehen.

In Folge der Gastrulation ist eine Sonderung in zwei verschiedene Keimblätter eingetreten, von denen das oberflächlich gelegene Blastoderm das Ectoderm, die inneren vom Prostomiarande entsprungenen Zellen das Entoderm darstellen.

Die Form der Aphiden-Gastrula steht ihrer ganzen Entstehung nach der embolischen Gastrula am nächsten. Sie unterscheidet sich von ihr nur dadurch, dass hier keine continuirliche Zellschicht als Archenteron eingestülpt wird, sondern der Invaginationsprocess die Gestalt der Einwanderung von einzelnen Entodermzellen vom Rande her annimmt.

Sehr häufig trifft man in Eiern mit noch unfertigem Blastoderm noch kurz vor der Gastrulation Zellen im Innern des Dotters, die sich im Ganzen nicht deutlich von den künftigen Entodermzellen unterscheiden lassen (Fig. 3), die jedoch mit diesen in keiner Beziehung stehen. Es sind dies einfach Blastodermelemente, die noch nicht an die Oberfläche des Eies gerückt sind, das Versäumte aber, nach zahlreichen Bildern zu urtheilen, noch nachholen. So gewahrt man in Fig. 3, einem Stadium kurz vor der Gastrulation, im Innern des Dotters eine solche verspätete Blastodermzelle; rechts im Bilde aber bemerken wir zwei andere, die eben erst in das Blastoderm eingetreten sind, allein noch zum grössten Theil in den Dotter hineinragen, um erst allmählich ganz vom Blastoderm aufgenommen zu werden.

Möglich bleibt es ja immerhin, dass einige Blastodermzellen wirklich im Dotter zurück bleiben und dann mit zur Bildung des Entoderms verwandt werden, obwohl ich es für unwahrscheinlich halte. An der Auffassung dieser Embryonalform als Gastrula könnte natürlich ein derartiges Vorkommniss in keiner Weise etwas ändern; es würde dadurch lediglich der Character als embolische Gastrula eine Trübung erfahren.

Wie schon erwähnt, ist WITLACZIL (50) die Gastrula der Aphiden gänzlich unbekannt geblieben. Er hat sowohl den Blastoporus wie die Zellbildungen an den Rändern derselben übersehen und kommt in Folge dessen zu der Auffassung, dass bei den Aphiden die Bildung des Entoderms auf gleiche Weise wie nach BOBRETZKY (5) bei den Lepidopteren vor sich gehe, indem einzelne Blastodermzellen im Dotter zurückbleiben und direct zum Entoderm werden.

BRASS (8) allein hat dieses Stadium als eine Gastrula erkannt und sie in seinen Figuren 16, 17 und 20 abgebildet. Wie dieser Autor aber bei der Untersuchung der früheren Furchungsstadien offenbar künstlich deformirte Eier vor sich gehabt hat, so war er auch bei der Beschreibung der Gastrulation vom Missgeschick verfolgt. Er hat nämlich Embryonen vor sich gehabt, wie meine Fig. 10, 11, 12 sie abbilden, Embryonen, bei denen die später zu beschreibende ganz regelmässig auftretende Verschmelzung des hintern Eipols mit dem Follikelepithel abnormer Weise nicht eingetreten ist und daher auch die Entwicklung einen von der gewöhnlichen abweichenden Verlauf genommen hat, trotzdem der Gastrulacharakter gewahrt geblieben ist. Wenn er über die Entstehung dieser Gastrula, die er als „Amphigastrula“ bezeichnet, vollkommen irrthümliche Ansichten hat, so ist

das eine logische Folge seiner bereits in meiner vorigen Arbeit zurückgewiesenen Angaben über den Furchungsprocess.

## 2. Anlage von Scheitelplatte und Serosa, Auftreten der bilateralen Symmetrie.

Die ersten Veränderungen, die man für gewöhnlich an der wachsenden Gastrula wahrnimmt, bestehen in einer Verdickung des Blastoderms am Scheitelpol, die uns sehr gut durch die Fig. 9 veranschaulicht wird. Wir können diese Ectodermverdickung mit Fug und Recht als *Scheitelplatte* bezeichnen, da sie der Scheitelplatte der Würmer vollkommen homolog ist und hier wie dort aus ihr dieselben Bildungen hervorgehen, nämlich ausser einem Theil der Hypodermis des Kopfes vor allen Dingen das Hirn und die Augen.

Eine andere Veränderung besteht in dem allmählichen Hervortreten der bilateralen Symmetrie, welche sich bald nach Entstehung des Entoderms bemerkbar zu machen beginnt. Noch in der Fig. 9 hat der Embryo einen ausgesprochenen strahligen Bau. Der Scheitelpol seiner Hauptachse wird von der Scheitelplatte, der Gegenpol vom Prostoma eingenommen, und alle Ebenen, welche man durch die Hauptachse legt, zerlegen das Embryo in congruente Hälften. Der Uebergang zur bilateralen Symmetrie hat nun zweierlei Ursachen, erstens Lageverschiebungen innerhalb des äusseren Keimblattes und zweitens das Auftreten einer neuen Bildung, der Bauchplatte.

Sehr bald nach Anlage der Scheitelplatte bemerkt man ein ungleiches Wachsthum in den verschiedenen Theilen des Blastoderms, was zunächst eine Verschiebung der Scheitelplatte zur Folge hat. Diese, bisher genau am oberen Pol gelegen, verlässt denselben und rückt, Anfangs nur ein wenig (Fig. 15, 16, 21, 22), auf die Seite und zwar in den Zeichnungen stets nach rechts. (Da meine Figuren alle in gleicher Weise orientirt sind, kann ich zur leichteren Verständigung die Ausdrücke rechts und links gebrauchen).

Bald aber wird diese Lageverschiebung noch auffallender (Fig. 17, 18) und gleichzeitig bemerken wir, dass die *cerebrale* Blastodermhälfte, d. h. diejenige, welche an ihrem oberen Ende die Scheitelplatte trägt und aus der später der *präorale* Abschnitt des Kopfes hervorgeht, beträchtlich an Dicke zunimmt. Das ist vor allem in demjenigen Theil der Fall, welcher der Scheitelplatte entspricht; hier werden die Zellen palissadenförmig unter gleichzeitiger entsprechender Verjüngung der anderen Hälfte des Blastoderms, welche

wir als die seröse bezeichnen können, da sie später zur äusseren Embryonalhülle, zur Serosa wird. So ist denn in Fig. 19 die cerebrale Blastodermhälfte zu einer ausserordentlich mächtigen Zellschicht geworden, welche am Scheitelpol ganz plötzlich, ohne jeden Uebergang in den zu einer dünnen Haut gewordenen serösen Theil des Blastoderms übergeht. Doch auch in dieser seitlichen Lage findet die Scheitelplatte noch nicht ihre Ruhe, sondern sie rückt unter auffallender gleichzeitiger Verkürzung und zunehmender Dicke nunmehr weiter nach unten (Fig. 24, 25, 26, 27), bis sie in Fig. 28, 29 ff. ihre definitive Lage am untern Eipol erreicht hat.

Selbstverständlich muss diese Lageverschiebung andre im Gefolge haben, von denen jedoch an dieser Stelle nur der Veränderungen im serösen Theil des Blastoderms gedacht werden soll. Dieser, welcher in Fig. 19 nur vom untern Eipol bis an den Scheitelpol reichte, wird durch das Abwärtsrücken der Scheitelplatte immer mehr zu einer dünnen Haut ausgezogen und nimmt einen immer grösseren Theil der Eioberfläche ein, wie man an den Figuren 24—27 verfolgen kann. (Auf die folgenden Figuren verweise ich hier deshalb noch nicht, weil in diesen weitere Complicationen eingetreten sind, die erst später besprochen werden können). Die verdünnte Blastodermhälfte verliert in Folge dieser Vorgänge ihren blastodermalen Character vollständig und geht damit für den Aufbau des Embryos gewissermaassen verloren. Ihre einzige Function kann darin gesehen werden, dass sie dem Embryo als schützende Hülle dient; wir betrachten sie in Folge dessen nunmehr als äussere Embryonalhülle und bezeichnen sie nach Analogie der entsprechenden Bildung bei den Vertebraten als Serosa.

In Folge dieser Lageverschiebungen hört der Embryo auf, durch beliebige durch die Scheitelachse gelegte Ebenen in congruente Hälften getheilt zu werden. Es giebt jetzt nur noch eine Ebene, die Medianebene, welche den Embryo nicht mehr in congruente, sondern nur noch in symmetrische Hälften zerlegt. Diese Medianebene ist genau festgelegt einerseits durch die Scheitelachse, andererseits durch die Mitte der Scheitelplatte.

Noch mehr wird die bilaterale Symmetrie ausgebildet durch eine auf der Innenseite der Scheitelplatte auftretende Längsfurche (Fig. 36), welche dieselbe in zwei mächtige Scheitellappen theilt, die bereits die Anlagen der beiden spätern Hirnhälften darstellen.

### 3. Anlage von Bauchplatte und Amnion, Auftreten der Genitalanlage und des Mesoderms.

Im Verfolg der Verschiebung der Scheitelplatte sind wir der übrigen Entwicklung bedeutend vorangeilt und müssen daher wieder auf ein Stadium zurückgreifen, in dem die Entodermbildung eben ihren Abschluss erreicht hat. Die erste Veränderung, die uns nach der Ablösung der Entodermzellen am basalen Pol entgegentritt, besteht in einer hier stattfindenden Verschmelzung des Eies mit dem Follikelepithel (Fig. 9) einer Erscheinung, die mit der Bildung des dunklen Dotters in Beziehung steht und für die hier zu beschreibenden Vorgänge vorläufig nicht in Betracht kommt.

Als bald nach der Anheftung des Eies beginnen die Zellen des Blastoporusrandes auf's Neue lebhaft zu wuchern; doch lösen sich jetzt die neugebildeten Zellen nicht mehr ab, sondern bilden eine ringförmige Verdickung der Lippen des Blastoporus (Fig. 14), welche die erste Anlage des Keimstreifens darstellt. Dieser Ringwulst bringt bereits einen Theil des Prostomas zum Verschluss, wie es das Schema Fig. 52 *a* und auch Fig. 14 zeigt, in der *Blp* die ehemalige Ausdehnung des Blastoporus angiebt. Der vom Epithel her durch den Blastoporus eindringende Strom secundären Dotters hindert nun aber den vollständigen Verschluss des Gastrulamundes und in Folge dessen auch das Zustandekommen einer über dem Blastoporus gelegenen Keimscheibe. Vielmehr sind die verdickten Lippen des letzteren, welche die ersten Anfänge einer Keimscheibenbildung darstellen, bei ihrem weiteren Wachsthum genöthigt, sich in den Dotter einzustülpen (Fig. 52 *b*, Fig. 14). Diese Einstülpung (Fig. 14, 15 u. s. f.) hat die Form eines Hohlcyinders, der unten und oben offen ist. Das ehemalige Prostomialfeld (*Blp*<sup>1</sup>, Fig. 52 *a*) wird in Folge dieser Invagination ausserordentlich in die Länge gezogen, wie durch die punktirte Linie des Schemas (Fig. 52 *b*) angedeutet ist. Die obere Oeffnung dieses Keimcyinders ist nichts anderes als der hoch in den Dotter emporgehobene, noch offene Theil des Blastoporus, während wir die untere Oeffnung als *Invaginationspor* bezeichnen können. Im Umkreis dieser letztern geht der Cylinder allmählich in das Blastoderm über.

Ebenso wie das Blastoderm zeigt nun auch der eingestülpte Keimcylinder eine ungleiche Dicke seiner Wandungen, und zwar ist von Anfang an die dem serösen Theil des Blastoderms anliegende Seite

die dünnere. Wie ich schon hier erwähnen will, wird diese Hälfte des Keimcylinders zur Bildung der inneren Embryonalhülle, des Amnions, verwandt, sodass nur die verdickte Cylinderwand zur Bildung der Bauchplatte übrig bleibt (Fig. 14 u. ff.). Von untergeordneter Bedeutung ist der Umstand, dass in den meisten Fällen die dünnere Hälfte auch niedriger als die gegenüberliegende Seite ist (Fig. 15, 16 u. a.), ein Verhalten, das in der Fig. 14 allerdings noch nicht zum Ausdruck gekommen ist. Dafür zeigt aber diese Figur eine Besonderheit, die ich sonst nur noch in wenigen Fällen beobachtet habe; sie besteht darin, dass sich noch von dem in den Dotter emporgehobenen Rande des Blastoporus einige wahrscheinlich verspätete Entodermzellen loslösen, um in den Dotter aufzusteigen.

Eine bestimmte Anordnung der Zellen ist auf den ersten Stadien der Invagination (Fig. 14) noch nicht vorhanden, wie überhaupt in den wenigsten Fällen zu dieser Zeit etwas von Zellgrenzen zu bemerken ist. Bald aber sieht man die obersten Zellen der verdickten Cylinderseite sich in besonderer Weise differenzieren; sie wachsen sehr schnell zu ansehnlicher Grösse heran (Fig. 15), nehmen polyedrische Gestalt an und zeichnen sich durch eine geringere Tinctionsfähigkeit ihres Plasmaleibes sowie eine andre Beschaffenheit des Kernes aus. Durch rege Theilung vermehren sie sich sehr lebhaft (Fig. 16) und stellen bald einen rundlichen Zellenhaufen, die Geschlechtsanlage, dar, welche in dieser Gestalt während der nächsten Entwicklungsstadien verharret.

Die Geschlechtszellen liegen auf der Grenze zwischen dem Entoderm, dem Ectoderm der Bauchplatte und dem gleich sich bildenden Mesoderm. Ueber ihre Zugehörigkeit zu einem der drei Keimblätter lässt sich streiten; mir genügt es vollkommen, zu constatiren, dass wir in ihnen indifferente Gebilde vor uns haben, die gerade dort entstehen, wo die drei Keimblätter an einander stossen.

Querschnitte durch diese Stadien bestätigen nur, was wir an den medianen Längsschnitten bereits gesehen haben. Von den Querschnitten Fig. 13 *a* und *b*, die einem Embryo auf dem Stadium der Fig. 15 entnommen sind, ist der erste durch den untern, der andere durch den oberen Theil der Einstülpung geführt. Beide zeigen, dass das Lumen des Cylinders auf dem Querschnitt wirklich kreisförmig, und dass die rechtsseitige Cylinderwand bedeutend verdickt ist. Weiter zeigen sie, dass von der späteren epithelartigen Anordnung der Ektodermzellen noch keine Spur vorhanden ist. In der Fig. 13 *a* vermessen wir links



die Wandung des Cylinders, die naturgemässe Folge davon, dass die verdickte Cylinderwand die gegenüberliegende beträchtlich überragt.

In Fig. 17 ist der Entwicklungsprocess in ein weiteres Stadium gerückt. Die Einstülpung ist höher geworden, ausserdem aber haben sich ihre Zellen in Form eines Cylinderzellenepithels angeordnet, das deswegen auf dem Längsschnitt nicht ganz klar zur Anschauung gekommen ist, weil gleichzeitig die Mesodermbildung schon eingetreten ist.

Das Auftreten des Mesoderms wird durch die Figuren 19 und 20 illustriert, welche letzteren einer anderen Species, *Aphis saliceti* KALT., entnommen sind. Alle diese Längsschnitte zeigen uns, dass die Bauchplatte in Folge des Auftretens eines dritten Keimblatts mehrschichtig geworden ist. Das Ectoderm der Bauchplatte besteht aus einer einfachen Schicht hoher Cylinderzellen, über welcher die neugebildete Zellenmasse des Mesoderms gelegen ist, das in Fig. 19 erst in seinen oberen Theilen deutliche Zellgrenzen aufweist. An die Mesodermzellen schliessen sich nach oben die Zellen der Genitalanlage, deren Elemente denen des Mesoderms ausserordentlich an Gestalt gleichen, von denen sie sich jedoch deutlich durch ein weit heller gefärbtes Protoplasma unterscheiden. Die Figuren 18 und 19 ergeben ferner, dass diejenige Hälfte des Keimcylinders, welche zum Amnion wird, von der Mesodermbildung vollkommen frei bleibt. Ein entsprechend anderes Bild bietet natürlich die Figur 20, welche zwar ebenfalls einen Längsschnitt durch dasselbe Stadium darstellt, der aber nicht median, sondern senkrecht zur Medianebene geführt ist. Hier ist nichts von der Scheitelplatte zu sehen, sondern es ist nur der zur Serosa verjüngte Theil des Blastoderms getroffen. Der eingestülpte Keimcylinder ist da durchschnitten, wo Bauchplatte und Amnion in einander übergehen, und zeigt daher jederseits über dem Entoderm noch die Mesodermschicht.

Nach solchen Längsschnitten könnte man bezüglich der Mesodermbildung leicht in den Irrthum verfallen, dem auch WITLACZIL (50) nicht entgangen ist, dass das Mesoderm aus dem Ectoderm durch einfache Abspaltung entstehe, indem sich von jeder ectodermalen Cylinderzelle der Bauchplatte eine zu Mesoderm werdende Zelle der Quere nach abtheile. Dem ist jedoch nicht so; vielmehr ergiebt das Studium von Querschnitten (Fig. 37 *a, b, c*, 38) dieses Stadiums, dass sich von der oberen prostomialen Oeffnung des Cylinders bis zum basalen Uebergang desselben in das Blastoderm eine wenn auch äusserlich wenig ausgeprägte Mesodermfurchung längs der Median-

linie der Bauchplatte hinzieht, innerhalb welcher das Mesoderm durch Einstülpung entsteht.

Auf die Details der Mesodermbildung will ich an dieser Stelle noch nicht eingehen, weil dieselben später im Zusammenhang geschildert werden sollen; es genügt daher hier die Constatirung einer medianen Mesodermrinne.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die bezüglichen Arbeiten anderer Autoren, von denen hier besonders METSCHNIKOFF (37) und WITLACZIL (50) in Betracht kommen, so finden wir, dass die hier gegebene Schilderung vollkommen von derjenigen dieser beiden Autoren abweicht. Beide lassen bekanntlich ein geschlossenes Blastoderm sich zum inneren Keimstreifen einstülpen und haben die obere Oeffnung der Invagination vollständig übersehen. Auf alle specielleren Abweichungen einzugehen, halte ich jedoch für überflüssig, weil sie alle mehr oder weniger eine Folge des einen wichtigsten Beobachtungsfehlers sind. Gleichfalls wurde von ihnen die Entstehung des Mesoderms innerhalb der erwähnten Rinne übersehen.

#### 4. Die Bildung des secundären Dotters.

Wir kommen jetzt zu der, wenn auch nicht wichtigsten, so doch zu der auffallendsten Erscheinung während der ganzen Aphidenentwicklung, zu der Entstehung des secundären Dotters.

Ich habe bereits im Anfang meiner Schilderung erwähnt, dass der vom jungen Ei selbst gebildete Dotter, den wir den primären nennen wollen, wenig beträchtlich ist und zum grössten Theil aus Fetttröpfchen und nur aus verhältnissmässig wenigen festen Granulationen besteht, die dem sich entwickelnden Ei eine ziemliche Durchsichtigkeit bewahren. Auf Schnitten durch Eier und junge Embryonen (Fig. 1—8) sind die Deutoplasmatröpfchen in Folge der Behandlung mit Alcohol extrahirt und nur das feine protoplasmatische Maschenwerk erhalten geblieben, welches jene suspendirt enthielt. Auf dem Schnitt erscheint daher der vom Blastoderm umschlossene Dotter bis zum Gastrulastadium ganz hell, und man ist um so mehr erstaunt, im nächsten Stadium (Fig. 9) an derselben Stelle, die vorhin vom primären Dotter eingenommen war, eine dunkle feinkörnige Dottermasse vorzufinden, die den secundären Dotter darstellt.

METSCHNIKOFF (37) ist der Erste gewesen, der die Entstehung dieses eigenthümlichen Gebildes ausführlich beschrieben hat. Nach ihm soll sich von dem sich einstülpenden Keimstreifen eine Zelle

ablösen, die sich im frischen Zustande durch besondere Grösse und Färbung auszeichnet, und durch lebhaftere Vermehrung den fraglichen Dotter bilden. Dieser ist nach ihm eine Summe von rundlichen Zellen, die den primären Dotter allmählich verdrängen.

Blieb schon nach der METSCHNIKOFF'schen Untersuchung der secundäre Dotter ein sehr räthselhaftes Gebilde, so wurde seine wahre Bedeutung noch mehr durch WITLACZIL verdunkelt. In einer anatomischen Arbeit über den Bau der Blattläuse (49) glaubte dieser Autor im fertigen Thier eine Verbindung des zu dieser Zeit in Strängen angeordneten secundären Dotters mit dem Darm aufgefunden zu haben, und meint daher den secundären Dotter für die bislang bei den viviparen Aphiden vermissten MALPIGHI'schen Gefässe in Anspruch nehmen zu müssen. Darnach hätte also der secundäre Dotter aus einer Ausstülpung des Enddarms hervorgehen müssen. Bei seiner später publicirten entwicklungsgeschichtlichen Arbeit (50) musste der Verfasser natürlich finden, dass er mit seiner wunderlichen Ansicht gänzlich fehlgegangen war, dass der secundäre Dotter nicht erst bei Gelegenheit der Darmbildung entstehe, sondern schon in eine so frühe Zeit des Embryonallebens hinabreiche, dass von einer Beziehung zu den MALPIGHI'schen Gefässen auch nicht im Entferntesten die Rede sein kann. Die in seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung geschilderte Entstehung des secundären Dotters enthält nun allerdings ein Korn von Wahrheit, dasselbe ist aber in solchem Grade in neue Irrthümer gehüllt, dass man auch nach dieser Darstellung noch keine Vorstellung von der wahren Natur des secundären Dotters erlangt.

Nach unserm Autor entsteht dieser räthselhafte Dotter etwa auf folgende Weise. Auf einem Stadium, das meiner Gastrula entspricht, bildet sich in der Gegend des hinteren Eipols im Follikelepithel eine Anschwellung durch stärkeres Wachstum einiger Zellen. Eine von diesen Follikelepithelzellen wächst nun gegen das Ei zu und verursacht, indem sie durch Wachstum und lebhaftere Theilung sich in einen Zellenhaufen umwandelt, am hinteren Eipol eine Einstülpung des hier geschlossenen Blastoderms. Dieser, in das Ei einwuchernde, vom Follikelepithel entstammende Zellenhaufen stellt die erste Anlage des secundären Dotters dar, der allmählich immer weiter in das Ei eindringt, von dem emporgehobenen Blastoderm jedoch umhüllt bleibt. Im Lauf der Zeit soll dieser blastodermale Ueberzug allerdings dünner und dünner werden, um sich schliesslich ganz zu verlieren. Demnach weist zu dieser Zeit das Ei zwei verschiedene Einstülpungen auf, die von einander ganz unabhängig sind. Die eine wird gebildet von dem

invaginierten Keimstreifen, die andere von dem eben geschilderten secundären Dotter. Die nach der Fig. 20 WITLACZIL's entworfene schematische Fig. 53 mag zur Erläuterung dieser etwas complicirten Ansicht unseres Verfassers dienen. In derselben stellt *a* die Scheitelplatte, *b* den eingestülpten Keimstreifen, *c* das Amnion und *d* den Invaginationsporus dar. Daneben findet sich die andre Einstülpung für den secundären Dotter (*e*), welche letzterer durch den Stiel *f*, der sich bis in das späteste Embryonalleben, bis zur Umrollung des Embryo erhalten soll, mit dem verdickten Theil des Follikelepithels (*g*) in Verbindung steht. Mit *h* ist der angebliche blastodermale Ueberzug des secundären Dotters bezeichnet, der natürlich an der Einstülpungsöffnung in das Blastoderm übergehen muss, wie auch aus dem Schema ersichtlich. Nun fragt es sich aber, wo beim Vordringen der compacten Zellenmasse des secundären Dotters der primäre Dotter mit seinen Zellen bleibt, die doch auch nach WITLACZIL das Entoderm bedeuten. Leider spricht der Verfasser sich hierüber nicht ganz klar aus, doch scheint er anzunehmen, was auch ich für richtig halte, dass der primäre Dotter in dem Maasse von den Entodermzellen resorbirt wird, als der secundäre Dotter in das Ei vordringt. Die Entodermzellen selbst aber, und das ist vollständig unrichtig, sollen nun an den vordern Eipol gedrängt werden und können hier noch längere Zeit unterhalb des Blastoderms in Form von 3—8 amöboiden Zellen erhalten bleiben (*i* in Fig. 53). Wie dann aus seinen weiteren Ausführungen p. 648 hervorgeht, nimmt er an, dass „diese letzten Reste des Dotters“ später zu Grunde gehen, ohne irgend einen Antheil am Aufbau des Organismus genommen zu haben. Mit anderen Worten, der Autor theilt uns hier die allerdings überraschende Thatsache mit, dass in einem gewissen Zeitpunkte das Entoderm zu Grunde geht und der Embryo alsdann nur noch aus Ektoderm und Mesoderm besteht. In Folge dieser sonderbaren Angabe kann sich nun nach WITLACZIL der Mitteldarm später nicht aus dem Entoderm aufbauen, sondern der Verfasser ist genöthigt, denselben vom Ektoderm herzuleiten.

In Wirklichkeit liegt nun aber der eigentliche Sachverhalt ganz anders und weit einfacher, als das nach WITLACZIL der Fall ist. Von seiner ganzen Darstellung ist nur das Eine richtig, dass der secundäre Dotter vom Follikelepithel seinen Ursprung nimmt.

Die Entstehung des secundären Dotters reicht in die Zeit des frühesten Embryonallebens hinab. Während das Ei bis zum Gastrulastadium völlig frei innerhalb des Follikelepithels gelegen und allseitig von demselben durch einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum getrennt

war, beginnt sich noch während der Gastrulation der untere Eipol eng an den Follikel anzulegen (Fig. 5, 7, 8), so dass das am Blastoporus frei zu Tage tretende protoplasmatische Netzwerk mit der Wand des Eifollikels in unmittelbare Berührung tritt und darauf eine Verschmelzung erfolgt. Diese Verschmelzungsstelle liegt nicht genau in der queren Wand, welche zwei aufeinanderfolgende Eikammern von einander trennt, sondern, wie Fig. 21 zeigt, regelmässig seitlich von derselben. An dieser Stelle beginnt nun die sonst zarte Follikelwand sich mächtig zu verdicken in Folge des besonderen Grössenwachstums der hier gelegenen Zellen und ihrer Kerne. In Fig. 12, einem abnorm sich entwickelnden Ei, in dem es nicht zur Bildung von secundärem Dotter gekommen ist, sieht man seitlich von der Verbindungsstelle der beiden aufeinanderfolgenden Eikammern trotzdem diese verdickte Stelle des Follikelepithels (bei *ep*) mit ihren mächtigen Kernen von eigenthümlich granulirter Beschaffenheit. Innerhalb dieser Epithelverdickung nimmt nun das Protoplasma (Fig. 9, 16, 20, 21, 22, 23) eine feinkörnige Beschaffenheit an und verwandelt sich in eine Summe feiner Dotterkörnchen, bei deren Bildung die Kerne in Mitleidenschaft gezogen werden und der Atrophie anheimfallen. So findet man bald an der verdickten Stelle des Follikelepithels nur noch eine feinkörnige Dottermasse ohne jede Spur der früher vorhandenen Kerne (Fig. 9, 16, 20–23). Höchstens sind von den letzteren zur Zeit der Dottereinwanderung nur noch spärliche Trümmer in Gestalt zerstreuter Chromatingranula nachzuweisen.

Diese innerhalb der Epithelverdickung producirte Dottermasse ist es nun, welche in das Ei eintritt und demselben den sogenannten secundären Dotter liefert. Dass es sich dabei nicht um eine Einwanderung von Zellen, sondern lediglich eines todten Nahrungsdotters handeln kann, liegt auf der Hand. Die Zeit der Einwanderung ist ziemlich variabel; in einigen Fällen (Fig. 9) ist sie schon mit Ablauf der Gastrulation vollendet, während sie wohl am häufigsten gleichzeitig mit dem Auftreten des Keimstreifens verläuft (Fig. 21, 22). Die Fig. 22 stellt einen Embryo dar, bei dem in Folge lebhafter Zellvermehrung in den Lippen des Blastoporus schon ein kurzer Keimcylinder entstanden ist, der unten und oben offen, an seiner Spitze den unverschlossenen Theil des Blastoporus trägt. Da der Schnitt nicht in die Medianebene gefallen ist, tritt ein Unterschied von Amnion und Keimstreif nicht hervor. Durch das Lumen dieses Cylinders dringt nun der feinkörnige Dotter in das Einnere ein und hat in unserer Figur bereits ein Drittheil des Lumens eingenommen. Etwas weiter ist der

Process in der Fig. 21 gediehen, die sonst ein ähnliches Bild bietet wie Fig. 22, nur dass die Wandungen des Cylinders sehr ungleich hoch sind und der Keimstreif eine auffallende Krümmung zeigt. Nahezu vollendet ist die Einwanderung des Dotters in der Fig. 23, indem derselbe hier schon dreiviertel des gesammten Eiinhalts ausmacht. Doch ist zu dieser Zeichnung zu bemerken, dass der Schnitt nicht genau durch die Mitte der Invagination ging, sondern den eingestülpten Cylinder, der sonst dieselbe Form hat wie in Fig. 19, nur seitlich getroffen hat. In Folge dessen ist die Dottersäule, die das Lumen des Cylinders ausfüllt, nicht zur Anschauung gekommen. In den Figuren 9, 14—20 ist bereits der gesammte primäre Dotter durch den secundären ersetzt; auch sieht man an den meisten Schnitten den mächtigen säulenartigen Strang, welcher bis zum Schluss der prostomialen Oeffnung des Keimcylinders die Verbindung mit dem Follikelepithel herstellt.

Während die ringsum scharf begrenzten Cylinderzellen des Blastoderms zum guten Theil ihre Nahrung auf endosmotischem Wege aus der den Embryo umgebenden Flüssigkeit hernehmen mögen, ist es von vornherein klar, dass die amöboiden Entodermzellen besonders auf die in ihren Protoplasmamaschen suspendirten Tröpfchen primären Dotters angewiesen sind. Bei der lebhaften Vermehrung dieser Zellen muss natürlich der letztere allmählich aufgebraucht werden, und zwar geht dieser Aufbrauch am raschesten am untern Eipol vor sich, weil hier die Entodermzellen ihre erste Entstehung nehmen und sie an dieser Stelle während der Zeit der Gastrulation immer in grösster Anzahl (Fig. 6, 7, 8) angetroffen werden, bis sie nach und nach ihren Entstehungsort verlassen. Von diesem untern Eiende aus schreitet der Dotterverbrauch ganz allmählich nach oben fort.

In gleichem Maasse nun aber, wie der primäre Dotter aufgezehrt wird, dringt vom Follikelepithel her der secundäre Dotter nach, um in der gleichen Richtung sich vorwärts zu bewegen. Bei diesem Vordringen des dunklen Dotters werden jedoch nicht die restirenden Entodermzellen in eine Ecke geschoben, wie WITLACZIL genöthigt war anzunehmen, sondern die feinkörnige Substanz desselben lagert sich in dieselben Maschenräume, die vorhin vom primären Dotter eingenommen waren. Das Protoplasmnetz mit seinen Entodermzellen aber bleibt bestehen, als wenn gar nichts vorgefallen wäre. Dasselbe Maschenwerk, das in der Fig. 21 und 22 durch seine Regelmässigkeit unsere Aufmerksamkeit erregt, finden wir in den Figuren 19 und 20 wieder; während dort die Lückenräume wegen des vom Alcohol extrahirten

primären Dotters bis auf einige Körnchen leer waren, sind sie in den letzteren Figuren durch die feinkörnige Masse des secundären Dotters ausgefüllt. Die einen Theil des Protoplasmanetzes ausmachenden Entodermzellen haben ihre Lagebeziehungen durchaus nicht geändert.

An den Figuren 19 und 20, sowie an allen andern Stadien mit eingestülptem Keimcylinder fällt der Umstand auf, dass stets der Dotter im Lumen des Cylinders ganz frei von den Entodermzellen und ihrem Protoplasmanetz ist. Das hat indessen gar nichts mit einer Verdrängung der letzteren Elemente durch den vordringenden Dotter zu thun, sondern hat einen ganz andern Grund. — Wenn der invaginirte Keimcylinder von vorne herein die Gestalt hätte, die er erst später (Fig. 24) erreicht, d. h. wenn er, wie METSCHNIKOFF und WITLACZIL glaubten, durch Einstülpung eines geschlossenen Blastoderms entstände und von Anfang an die obere Oeffnung fehlte, wie das bei andern Insecten, nach den vorhandenen Untersuchungen zu urtheilen, der Fall ist, so müssten sich nothwendiger Weise die Entodermzellen vor der andringenden Einstülpung des Keimstreifens zurückziehen. Verschiedene später zu erörternde Anzeichen sprechen nun dafür, dass bei den Vorfahren der Aphiden, denen ein secundärer Dotter noch abging, der Blastoporus sich gleich nach der Entodermbildung und bereits vor dem Eintritt der Invagination schloss. Die Einstülpung müsste demnach bei den Vorfahren oben geschlossen sein und die Entodermzellen, die schon gleich bei ihrer Entstehung am Prostomarande das Bestreben haben, nach oben zu wandern, vor sich herdrängen. Unsere heutigen Aphiden haben im Anschluss an ihre besonderen Fortpflanzungsverhältnisse den secundären Dotter als etwas ganz Neues hinzuerworben. Es ist nur eine Anpassung an diesen nachträglich einwandernden Dotter, dass bei *Aphis* ein Theil des Blastoporus länger erhalten bleibt, als es ohne diese merkwürdige Dotterbildung der Fall wäre. Die Entodermzellen aber mit ihrem plasmatischen Netzwerk, die von der neuerworbenen Dotterbildung gar nicht tangirt werden, verhalten sich genau so, wie wenn die obere Oeffnung des invaginirten Cylinders gar nicht vorhanden wäre, d. h. sie behalten die von den Vorfahren ererbte Eigenschaft bei und ziehen sich vor der eindringenden Invagination freiwillig zurück, als ob die letztere oben geschlossen wäre. Aus diesem Grunde findet man bei weiter vorgeschrittener Einstülpung (Fig. 19, 20) im Lumen des Cylinders weder die Entodermzellen noch ihr plasmatisches Netzwerk, sondern lediglich die feinkörnige Masse des secundären Dotters.

Dass es in der That nicht der Dotter ist, der das Entoderm aus



dem Cylinderlumen verdrängt, geht ausserdem auch noch daraus hervor, dass alsdann auch oberhalb des Cylinders das Protoplasmanetz mit den Zellen fehlen und in eine Ecke gedrängt sein müsste, was ja aber nach meinen Zeichnungen ganz und gar nicht der Fall ist. Da auch der sich einstülpende Cylinder selbst keine verdrängende Wirkung ausüben kann, weil er eben an seiner Spitze offen ist, so kann das Zurückweichen des Entoderms nur in dem ihm von Anfang seiner Entstehung an eigenthümlichen Bestreben seinen Grund finden, sich möglichst vom Blastoporusrande zu entfernen.

Dass der secundäre Dotter der Aphiden im Lumen des Keimcylinders völlig frei von zelligen Elementen ist, kann im Interesse der richtigen Deutung seiner morphologischen Natur nur als ein sehr glücklicher Umstand gedeutet werden. Durch nichts konnte schlagender die Unrichtigkeit der Ansicht meiner Vorgänger erwiesen werden, nach welcher der secundäre Dotter eine zellige Beschaffenheit besitzen soll. Wäre diese Ansicht richtig und wären seine Zellen hervorgegangen aus der wiederholten Theilung einer Zelle des Follikelepithels, so müsste als nothwendige Consequenz gerade das Lumen des Cylinders mindestens Kerne enthalten, von denen ich aber weder an frischen Objecten noch an den zahlreichen Schnitten, welche ich von diesem Stadium besitze, irgend eine Spur wahrnehmen konnte. Stets war das Lumen des Cylinders lediglich von einer ganz gleichmässigen, feinkörnigen Masse eingenommen, in der ich nur ein einziges Mal, nämlich in Fig. 22, ausserdem noch einige wenig grössere tinctionsfähige Körnchen in Form einer Gruppe an der linken Wand des Cylinders wahrnehmen konnte. Diese Körnchengruppe ist aber weit davon entfernt, einen intacten Kern darzustellen, sondern kann nur als die letzten Trümmer eines solchen aufgefasst werden, die bei der Dottereinwanderung noch vor ihrem Verbrauch zur Bildung von Dottersubstanz mit in das Ei gerathen sind, aber selbstverständlich nur als todte Nahrungsmasse in Betracht kommen können.

Es ist ein sehr häufiges, fast regelmässiges Vorkommniss, das nicht das gesammte entodermale Maschenwerk mit secundärem Dotter angefüllt wird, sondern (wie in Fig. 14, 16, 19) zwischen Blastoderm und dunklem Dotter ein Quantum hellen Dotters mit einigen Entodermzellen übrig bleibt. Diese Zellen sind identisch mit jenen amöboiden Wanderzellen, die WITLACZIL als die letzten Reste des vom secundären Dotter verdrängten Entoderms angesehen hat. Dieselben gehen aber durchaus nicht zu Grunde, wie er meint, sondern

sind in ihrer Bedeutung und ihrem ferneren Schicksal völlig identisch mit den im secundären Dotter liegenden amöboiden Entodermzellen und wie diese bestimmt, noch wichtige Rollen beim Aufbau des Embryos zu übernehmen.

Wie bereits erwähnt und an zahlreichen Figuren ersichtlich, ist während des gesammten Processes der Einwanderung des secundären Nahrungsdotters der letztere durch einen mächtigen soliden Strang von Dottersubstanz mit jener Verdickung des Follikelepithels in Verbindung, welche physiologisch einer Placentenbildung gleichkommt. Dieser Dotterstrang im wahren Sinne des Worts ist stets von ausserordentlicher Mächtigkeit und bald von einer beträchtlichen Länge (Fig. 16), bald ganz kurz wie in Fig. 14. Er bleibt durchaus nicht bis zur spätern Umrollung des Embryos erhalten, wie WITLACZIL meint (wenn dieser Autor wirklich dasselbe Gebilde gesehen hat, was mir sehr zweifelhaft erscheinen muss), sondern er geht schon zu Grunde, bevor sich die obere Oeffnung des Keimcylinders geschlossen hat. Die Loslösung des Embryos vom Follikelepithel bedeutet das Aufhören der Dottereinwanderung. Das letzte Stadium derselben stellt die Figur 18 dar. Wie man aus diesem sagittalen Längsschnitt ersieht, legen sich zunächst an der äusseren Invaginationsöffnung des Keimcylinders die beiderseitigen Ränder, Amnion und Keimstreifbasis, dicht an einander, so dass die vorher runde Oeffnung (Fig. 13 *a, b*) zu einem queren Spalt (Querschnitt Fig. 37 *a, b*) wird und dadurch der bereits im Ei befindliche Theil des Dotters vom Epithel abgeschnürt wird. Indem nun dieses Aneinanderlegen der gegenüberliegenden Cylinderwände von unten nach oben fortschreitet, wird aller noch im Lumen des Cylinders gelegene Dotter durch die obere Oeffnung der Invagination in das Eiinnere hineingepresst. Erst wenn aus dem Hohlraum des Keimcylinders aller Dotter verschwunden ist, schliesst sich die an seiner Spitze gelegene prostomiale Oeffnung, und wir erhalten das Bild der Fig. 24. Genau an derselben Stelle, an der der letzte Rest des Blastoporus zum Verschluss kommt, tritt später die Einstülpung für den Enddarm auf.

Der secundäre Dotter ist nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, lediglich auf die Sommereier beschränkt, sondern kommt auch beim Winterei der oviparen Generation, wenn auch nicht in derselben Mächtigkeit vor. Da nun aber das Winterei vollständig ausreift und auswächst, bevor es seine Entwicklung beginnt, und bei ihm der primäre, d. h. der im Ei selbst entstandene Dotter, dieselbe Mächtigkeit

erlangt, wie der Nahrungsdotter anderer Insecteneier, so erscheint es zunächst höchst wunderbar, dass diese Eier trotzdem noch mit einem secundären Dotter versehen werden. Man kann es verstehen, wie diese Verhältnisse beim Winterei BALBIANI (2) zu seiner geistreichen Hypothese verleiteten, nach der die Aphiden Zwitter und der secundäre Dotter eine männliche Keimdrüse sein sollte. Nachdem wir aber gesehen haben, dass der secundäre Dotter der viviparen Aphiden lediglich eine amorphe Nahrungsmasse darstellt, die ihrer ganzen Entstehung und, wie wir erfahren werden, auch ihrem ferneren Schicksal nach unter keinen Umständen eine solche Deutung zulässt, müssen wir für die Existenz des secundären Dotters im Winterei eine andere Erklärung suchen. Ich glaube, sie bietet sich ohne Weiteres in dem Umstande, dass im Gegensatz zu andern Insecten auch der im Winterei entwickelte Embryo bereits als Embryo das Geschäft der Fortpflanzung beginnt, indem er bereits vor seinem Ausschlüpfen wiederum junge Embryonen in seinem Innern aufweist. Hierdurch aber werden Anforderungen an die im Ei aufgespeicherten Reservestoffe gestellt, die allein der im Ei selbst gebildete Dotter nicht erfüllen kann und bei anderen Insecten auch nicht zu erfüllen braucht; ihm ist daher auch im Ei der oviparen Aphis ein secundärer Dotter zur Seite gestellt. Wenn aber im Laufe der Entwicklung der secundäre Dotter nicht vollständig aufgebraucht wird, sondern Theile desselben noch im ausgebildeten Thier in strangartiger Anordnung jederseits vom Darm gesehen werden, so spricht das ebenso sehr für mich wie für BALBIANI. Nach meiner Ansicht können diese übrigbleibenden Dottermassen auch noch fernerhin als Reservestoffe gelten, die als Regulatoren dem Interesse einer regelmässig fortschreitenden Fortpflanzung dienen: sie werden angegriffen in dem Moment, in welchem Nahrungsmangel an das Thier herantritt, und sichern auf diese Weise die Nachkommenschaft.

In Bezug auf die Entstehung des secundären Dotters im Winterei von Aphis sind wir nun gänzlich auf die Angaben BALBIANI's (2) angewiesen, die jedoch mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden müssen, weil die angewandte Untersuchungsmethode der Schwierigkeit des Objects nicht gewachsen war und manche wichtige Punkte der Arbeit sich bereits als unzuverlässig erwiesen haben. Nach BALBIANI wächst dem aus dem Keimfach in die Eikammer übertretenden Eichen vom untern Ende des Follikels aus eine Epithelzelle entgegen, die in den Plasmaleib des Eies eindringt, mit ihrem Stiel aber dem Follikel angeheftet bleibt. Diese „Antipodenzelle“ vermehrt sich lebhaft durch Theilung und producirt so einen am untern Ende des Eies gelegenen

Zellenhaufen, der die Anlage des secundären Dotters darstellt und erst im reifen Ei seine Verbindung mit dem Follikelepithel aufgibt. Dieser zellige secundäre Dotter liegt nun zwar innerhalb des Chorions, aber doch nicht im Eikörper selbst, sondern ist dem letzteren während des Reifestadiums des Eies vielmehr nur angelagert. Er liegt in einer tiefen Grube des untern Eipols, deren Ränder bald näher bald weiter aneinandergerückt sind und sogar vorübergehend die Oeffnung schliessen können; immer aber liegt er ausserhalb der Plasmarinde des Eies, um erst nach dem Eintritt der Embryonalentwicklung wirklich in das Ei einzudringen. Von diesem eigentlichen Eindringen in den Eikörper erfahren wir aber von BALBIANI im Grunde sehr wenig. Er beschreibt nur, wie das Blastoderm sich bildet, dass es auch die basale Grube auskleidet und dass sich gleichzeitig diese letztere ausserordentlich vertieft, wodurch der secundäre Dotter zwar weit vorgeschoben wird, aber immer noch ausserhalb des Blastoderms liegt. Wenn wir nun berücksichtigen, dass, wie BALBIANI angiebt, die Wandungen<sup>1)</sup> der Grube oder Invagination zum Keimstreifen werden, wie ich es für die viviparen Aphiden geschildert, so muss ich nach Analogie dieser letzteren annehmen, dass sich auch beim Winterei an der Spitze dieser cylindrischen Invagination eine Oeffnung finde, durch welche der secundäre Dotter wirklich in das Eiinnere gelangen kann.

Wie wir aus dieser Schilderung BALBIANI's erschliessen können, geht auch bei dem Winterei die Bildung des secundären Dotters im Grossen und Ganzen in derselben Form vor sich, wie das beim Sommerei der Fall ist. Vor allen Dingen ist er auch beim Winterei epithelialen Ursprungs; was nun aber die von BALBIANI behauptete zellige Beschaffenheit dieses Dotters anlangt, so liegen hier zweierlei Möglichkeiten vor. Entweder irrt sich BALBIANI, und der Dotter zeigt von Anfang an, genau untersucht, dieselbe Struktur wie der des Sommereies, oder aber der secundäre Dotter ist anfangs wirklich zellig, um aber später sich in eine amorphe Masse zu verwandeln. Beim Sommerei entsteht, wie geschildert, der betreffende Dotter ebenfalls aus einer Umwandlung von Zellen, von Epithelzellen, allein hier findet die Umwandlung noch innerhalb des Epithels selbst statt, und der Dotter tritt bereits als amorphe Masse in das Ei ein. Wenn nun die Schilderung BALBIANI's richtig ist, so geht beim Winterei dieser Umwandlungs-

1) Wenn diese Wandungen zum Keimstreifen werden sollen; wie BALBIANI angiebt und wie es auch mir wahrscheinlich dünkt, so hat er dieselben wohl etwas sehr dünn gezeichnet.

process, der sich äusserlich durch das Auftreten der grünen Dotterfärbung anzeigt, ausserhalb des Epithels, nämlich innerhalb jener Grube vor sich, welche am untern Eipol gefunden wird. BALBIANI beschreibt eben, wie eine einzelne Epithelzelle in diese Grube tritt, sich hier durch Theilung vermehrt und in einen Zellenhaufen umwandelt, der anfangs noch ungefärbt erscheint. Dieser Zellenhaufen repräsentirt daher zu dieser Zeit lediglich ein Stück losgelöstes Epithel. Die durch das Auftreten der grünen Färbung angezeigte Umwandlung in Dottersubstanz kann aber naturgemäss nur allmählich fortschreiten, und so ist es sehr wohl möglich, dass der französische Forscher noch längere Zeit hindurch Kerne in dieser Masse vorfand. Das schliesst aber durchaus nicht aus, dass später, wenn die Umwandlung vollendet ist, diese Kerne verschwunden sind und der Dotter alsdann auch beim Winterei als amorphe Masse in das Eiinnere eindringt.

Immerhin ist für mich die erste der beiden Möglichkeiten, nach der sich BALBIANI geirrt und der Dotter von Anfang an dieselbe Beschaffenheit wie im Sommerei hat, die wahrscheinlichere. Bestimmend ist für mich noch besonders, dass auch bei *Psylla*, deren Ei ähnliche Verhältnisse darbietet wie das Winterei von *Aphis*, der secundäre Dotter von Anfang an dieselbe Beschaffenheit hat und genau so entsteht wie im Sommerei von *Aphis*. Zur Zeit der Eireife, wo bei *Psylla* der secundäre Dotter genau dieselbe Lage einnimmt, wie das zu dieser Zeit beim Winterei von *Aphis* der Fall ist, schildert METSCHNIKOFF (37) die Structur dieses Dotters folgendermaassen: „In einem reifen, zum Ablegen bereiten Ei der genannten Species finden wir am untern Ende (wo sich das Eistielchen inserirt) einen runden,  $\frac{1}{15}$  mm im Durchmesser haltenden Körper, welcher, bei näherer Betrachtung, sich als aus einer Menge dicht aneinanderliegender Körperchen einer Eiweisssubstanz bestehendes Organ erweist. In diesem Organe können wir noch ebenso wenig wie im übrigen Theile des Eies eine Spur der Zellenstruktur wahrnehmen.“ In Betreff dieser nichtzelligen secundären Dotters kommt er bei *Psylla* zu einem richtigeren Resultat, als das bei *Aphis* der Fall war. „Während das Ei im Wachsthum begriffen ist, erfährt der unterste Theil der Keimfachwandung folgende Veränderung. Die früher so deutlich differenzirten cylindrischen Zellen des bezeichneten Theiles fangen an mit einander zu verschmelzen, wobei sie ihre Kerne und Kernkörperchen verlieren und schlechtweg in eine strukturlose Masse übergehen. Diese Masse wird scharf von den seitlich liegenden, sehr deutlichen Zellen begrenzt und nimmt bald eine mehr abgerundete Gesamtform an. Allmählich gestaltet sie

sich zu einem kugelförmigen Körper, welcher nun mehr und mehr seine Lage verändert, indem er sich in die Höhe schiebt und dabei von dem feinkörnigen, an der Peripherie des Eies liegenden Dotter umgeben wird. In gleicher Zeit wird eine derartige Veränderung in der Zusammensetzung des runden Körpers bemerkbar, dass dieser aus einer Anzahl Eiweisskörperchen bestehend erscheint.“ Weiter heisst es dann: „Es ist aus dem oben Gesagten zu schliessen, dass das runde Organ unverändert bis zum Ablegen der Eier bleibt, an welchen mittlerweile sich das Chorion mit dem röhrigen Fortsatze gebildet hat und in denen man zur betreffenden Zeit auch kein Keimbläschen mehr findet.“ Man ersieht aus dieser interessanten Beschreibung, dass bei *Psylla* die Bildung des secundären Dotters genau so vor sich geht, wie ich sie vom Sommeri von *Aphis* geschildert habe, und dass ferner in Bezug auf die Struktur des so entstandenen Dotters dieselbe Uebereinstimmung herrscht. Erst später, nach der Vollendung des Blastoderms, liessen sich nach unserm Verfahren Kerne in dem secundären Dotter von *Psylla* nachweisen, Kerne, die nach meiner Ueberzeugung aber Entodermzellen angehören, welche man ja auch im Sommeri von *Aphis* (Fig. 19 u. a. m.) später innerhalb des Dotters antrifft, die aber mit einer zelligen Structur des letzteren nichts zu schaffen haben.

Da demnach das Sommeri von *Aphis* und das Ei von *Psylla* in Bezug auf den secundären Dotter die vollste Uebereinstimmung zeigen, so kann ich nicht glauben, dass das Winteri von *Aphis* eine Ausnahme machen sollte.

Schliesslich kommt auch noch bei den Schildläusen ein secundärer Nahrungsdotter vor, in Bezug auf dessen Entstehung METSCHNIKOFF (37) jedoch in dieselben Irrthümer verfallen ist wie bei den viviparen Aphiden.

## 5. Das Auswachsen des Keimstreifens und der Embryonalhüllen.

Mit dem Schluss des letzten Prostomarestes tritt der Embryo in eine neue Entwicklungsperiode, die lediglich dem Auswachsen des Keimstreifens und der bereits früher angelegten Embryonalhüllen gewidmet ist, und in der keinerlei Neubildungen auftreten. Es ist diese Periode schärfer umgrenzt als andere, einerseits durch den bereits angeführten Schluss der oberen Oeffnung des Keimcylinders, andererseits durch das Auftreten der Segmente.

An den Figuren 14—23 sahen wir, dass die Einstülpung für den Keimcylinder genau am untern Eipol auftritt. Mit dem Schluss der

oberen Cylinderöffnung aber tritt gleichzeitig eine Verschiebung der Invaginationsöffnung ein, die lediglich eine Folge der bereits besprochenen Lageverschiebung der Scheitelplatte ist. Indem letztere nach dem Verlassen ihrer ursprünglichen Lage am Scheitelpol immer weiter nach abwärts rückt, wird die Invaginationsöffnung entsprechend auf die Seite geschoben. Die einzelnen Phasen dieses Vorganges werden durch die Figuren 24—29 veranschaulicht. In der letzteren Figur, in der die Scheitelplatte an das Ziel ihrer Wanderung, an den untern Eipol, gelangt ist, hat auch die Invaginationsöffnung ihre endgültige Lage eingenommen. Sie ist hoch auf die Seite des Eies hinaufgerückt und hat eine Drehung von fast  $90^{\circ}$  gemacht, während die Scheitelplatte selbst einen Weg von  $180^{\circ}$  zurückgelegt hat.

Der Keimcylinder ist bei Erlangung des prostomialen Abschlusses bei verschiedenen Embryonen derselben Species stets von etwas verschiedener Länge. Diese Unterschiede, die übrigens der definitiven Länge des Keimcylinders gegenüber kaum ins Gewicht fallen, hängen mit der Bildung des secundären Dotters zusammen. Wenn die Production des letzteren früh einsetzt, findet auch die Einwanderung desselben früh ihren Abschluss, sodass in diesem Fall sich auch der Rest des Prostomas früher, d. h. zu einer Zeit schliessen kann, wo der Keimcylinder noch relativ kurz ist. Ausserdem aber bestehen in diesem Punkte auch Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, die z. B. zwischen *Aph. pelargonii* und *Aph. saliceti* recht bedeutend sind, indem bei letzterer Art der Keimcylinder bereits vor seinem Schluss eine weit beträchtlichere Länge erreicht (Fig. 19, 20), als das bei *Aph. pelargonii* in der Regel der Fall zu sein pflegt. Ich halte mich bei meiner Schilderung ausschliesslich an letztere Art.

Schon der ganz junge eben geschlossene Keimcylinder (Fig. 24) beginnt sich etwas zu krümmen, indem er sich mit seiner Spitze der zur Serosa gewordenen Blastodermseite anlegt, was einerseits durch zunehmende Verdickung des Keimstreifens in Folge der Mesodermbildung, andererseits durch die terminale Lage der Genitalanlage bedingt wird. Gleichzeitig nun mit der durch die Lageverschiebung der Scheitelplatte hervorgerufenen allmählichen Ortsveränderung der Invaginationsöffnung nimmt der ganze Cylinder an Länge zu. Da er hierbei durch den Dotter einen Widerstand erfährt, fängt seine Spitze an, sich umzulegen (Fig. 25). Diese Biegung ist auf dem folgenden Stadium (Fig. 26) zu einer deutlichen Knickung geworden, welche bei weiterer Längenzunahme des Ganzen vorangeschoben wird, bis sie in Fig. 27 die Serosa erreicht hat.



Wir können jetzt einen aufsteigenden und absteigenden Theil des Keimcylinders unterscheiden; da Keimstreif und Amnion ganz gleich bei dieser Knickung betheiligt sind, lässt natürlich jedes derselben einzeln betrachtet dieselbe Eintheilung zu. Der aufsteigende Theil des Keimstreifens reicht vom Invaginationsporus bis zur Umbiegungsstelle und stellt die Anlage für die drei Kopf- und die drei Thorakalsegmente dar; der absteigende Theil reicht von der Knickung bis zum Ende des Cylinders und hat die Segmente des Abdomens zu bilden. Da nun die Serosa beim weiteren Wachsthum den Cylinder hindert, in derselben Richtung weiter zu wachsen, muss sich derselbe in der Weise, wie es Fig. 28 zeigt, entsprechend der Oberfläche des Eies krümmen, so dass also die Knickungsstelle senkrecht über der Invaginationsöffnung zu liegen kommt. Der aufsteigende Theil des Keimstreifens hat hiermit seine definitive Länge erreicht, weshalb die Knickungsstelle auch während des folgenden Stadiums (Fig. 29) ihre Lage nicht mehr verändert hat. Der abdominale Theil des Keimstreifens jedoch, der, wie aus einem Vergleich der Figuren 27 und 28 erhellt, etwas im Wachsthum zurückgeblieben ist, holt jetzt das Verlorene nach und gelangt, dem Kopftheil der aufsteigenden Keimstreifenhälfte folgend (Fig. 29), allmählich mit seiner Spitze dicht über dem Invaginationsporus an.

Obwohl nun der secundäre Dotter mit dem Entoderm wegen seiner leichten Verschiebbarkeit nach Möglichkeit dem wachsenden Keimstreifen ausweicht und daher die grössten Lageveränderungen erfährt, muss er dennoch dem Keimstreifen einen gewissen Widerstand entgegensetzen, der bewirkt, dass dieser seine frühere regelmässig symmetrische Lagerung zur Medianebene aufgibt. Am meisten wird hiervon das abdominale Ende des Keimstreifens betroffen, welcher ganz zur Seite gedrängt wird, wie man leicht aus dem Querschnitt Fig. 39 ersieht, der in der Gegend der Geschlechtsanlage durch einen Embryo vom Alter der Fig. 28 geführt ist, und in welcher der aufsteigende Theil des Keimstreifens mit  $Kstr_1$ , der absteigende mit  $Kstr_2$  bezeichnet ist. Eine gute körperliche Vorstellung von dem complicirten Bau eines Embryos dieser Periode erhält man, wenn man zu dem eben erwähnten Querschnitt und zu dem medianen Längsschnitt (Fig. 28) nach den frontalen Längsschnitt (Fig. 40) durch dasselbe Stadium hinzunimmt. Den unteren Theil dieser letzteren Figur nimmt der Querschnitt durch die Scheitelplatte ein, welche durch die mediane Kopffurche in die beiden Scheitellappen getheilt ist; auf die Scheitelplatte folgt nach oben der Querschnitt durch den Kopftheil

des Keimstreifens, dessen Ränder, wie das auch bei den beiden andern Schnitten durch den Keimstreifen der Fall ist, seitlich in das Amnion übergehen. Von den beiden andern Keimstreifquerschnitten geht der obere durch den letzten Theil der Thorakalgegend, der untere durch den aus der Medianebene verdrängten abdominalen Abschnitt. Uebrigens trifft man in allerdings seltenen Fällen auch auf Embryonen dieses Alters, bei denen ausnahmsweise eine asymmetrische Lageverschiebung nicht stattgefunden hat. Nur wenn man das Glück hat, auf solche Eier zu stossen, kann man so vollständige Medianschnitte erwarten, wie ich sie in den Figuren 28 und 29 wiedergegeben habe.

Mit dem allmählichen Auswachsen des Keimstreifens erhalten auch die Embryonalhüllen ihre definitive Ausbildung. In gleicher Weise, wie die seröse Seite des Blastoderms durch die weitgehende Lageveränderung der Scheitelplatte im Laufe der Zeit zu einer dünnen Haut, der Serosa, ausgezogen wird, wird auch das Amnion durch das Längenwachsthum des Keimcylinders dünner und dünner, indem seine Zellen, die sich zu vermehren aufgehört haben, flacher und flacher werden.

Wenn wir in der Fig. 27 die Embryonalhüllen mit der Anlage des Embryos vergleichen, dem sie als Schutz dienen, so fällt uns auf, dass sie denselben nicht in seiner ganzen Ausdehnung umhüllen, sondern die Scheitelplatte vollständig frei lassen. — Wie wir gesehen haben, gehen die in Fig. 27 zur Ausbildung gekommenen Embryonalhüllen direct aus der Metamorphose von Embryonaltheilen hervor, die noch bei den Myriapoden unmittelbar zum Aufbau des Embryos verwandt werden. Das Blastoderm, das sich bei den Insecten zum grössten Theil zur Serosa umbildet, nimmt bei den Tausendfüsslern noch in seiner Gesammtheit Theil am Aufbau der Körperwand. Jene auffallende Invagination, welche wir bei *Aphis* und andern Insecten zur Bildung des Amnions hinführen sehen, finden wir gleichfalls bei den Myriapoden bereits in der Anlage vor. Auch bei ihnen erfährt nach den Untersuchungen METSCHNIKOFF'S (37, 38) der Keimstreif in Folge starken Längenwachsthums eine Krümmung, die zu seiner schliesslichen Einstülpung führt, welche in ihrer ganzen Form dem inneren Keimstreifen der Insecten ausserordentlich gleicht. Während nun aber bei den Myriapoden die ganze Invagination Keimstreif bleibt und daher auch in ihrer ganzen Ausdehnung Extremitäten entwickelt, ist bei unseren Insecten mit innerem Keimstreifen in Folge des Wegfalls der hintern Leibessegmente nur die eine Hälfte Keimstreif geblieben; die andere Seite hat aber eine ähnliche Umwandlung wie das Blastoderm erfahren und ist zum Amnion geworden.

Demnach sind die Embryonalhüllen von *Aphis* (wie später gezeigt werden wird, gilt dasselbe auch von den übrigen Insecten), soweit wir sie in der Fig. 27 angelegt finden, in der Anlage bereits bei den Vorfahren vorhanden; sie sind demnach altererbte Bildungen, die sich bei den Insecten nur in besonderer Weise metamorphosirt haben. Ich bezeichne daher diese Theile der Embryonalhüllen als die primären zum Unterschied einer weiteren, jetzt auftretenden secundären Embryonalhülle, welche zur Einschliessung der Scheitelplatte dient und nicht ererbt, sondern als eine erworbene Bildung aufzufassen ist.

Diese secundär auftretende Embryonalhülle, die ganz passend als Kopfserosa bezeichnet werden kann, entsteht nun bei *Aphis* dadurch, dass sich an der Uebergangsstelle der Serosa in die Ränder der Scheitelplatte (Fig. 55 *a*) und in das Amnion (dies. Fig. *b*) eine Hautfalte bildet. Diese ist zwar an ihrem Grunde doppelwandig, wächst aber nicht in derselben Weise weiter, sondern die freien Ränder derselben ziehen sich zu einer einfachen Lamelle aus, die als einschichtige Zellhaut weiter wuchert, bis am untern Eipol (Fig. 28—31, Fig. 40, 41) eine Verwachsung der hier zusammentreffenden Ränder eintritt. So erhält die Embryonalhülle die Gestalt, wie wir sie in den eben angeführten Figuren vorfinden.

Im Gegensatz zu dieser Schilderung giebt WITLACZIL an, dass der Kopftheil des Embryos von einer doppelten Hülle umgeben werde. Obwohl nun ein solches Verhältniss die Uebereinstimmung mit den Embryonalhüllen anderer Insecten noch deutlicher hervorheben würde, als es so schon der Fall ist, muss ich doch leider erklären, dass seine Darstellung auf einem übrigens verzeihlichen Irrthum beruht, zu dem er durch das ausschliessliche Studium ganzer Embryonen nur zu leicht geführt werden konnte. Diese vermeintliche doppelte Kopfhülle entsteht nach ihm ebenso wie meine einfache aus der in Fig. 55 gezeichneten Falte. Diese Falte soll nun aber doppelwandig weiter wachsen und, sich am untern Eipol begegnend, in der Weise zur vollständigen Verwachsung kommen, wie es das Schema Fig. 56 darstellt. Hierdurch ist dann der Kopftheil des Embryos von zwei Hüllen, einem innern Amnion und der äussern Serosa, umgeben. Es wäre somit zu einer vollkommenen Trennung zwischen Serosa und Amnion gekommen, wie das sonst nur bei Insecten mit äusseren Keimstreifen der Fall ist. Wie ich jedoch mit Zuhülfenahme von Schnitten darthun konnte, entspricht eine derartige Darstellung der Wirklichkeit nicht, vielmehr

bleiben Amnion und Serosa stets mit einander in Zusammenhang und wird der Kopf des Embryos nur von einer einfachen Haut, der Kopfserosa, umgeben.

### III. Vergleichende Betrachtungen.

#### 1. Ueber die Gastrula der Insecten.

Bevor ich zum histiogenetischen Theil dieser Abhandlung übergehe, muss ich nothwendiger Weise kurz die Stellung erörtern, welche die Aphidenentwicklung zur Entwicklung anderer Insecten einnimmt.

Es sind uns in der Insectenentwicklung zwei verschiedene Stadien bekannt, die beide mit demselben Recht als *Gastrula* bezeichnet werden können.

Das erste Stadium, das ich kurz als *Gastrula I* bezeichne, fällt schon in eine sehr frühe Zeit, in die Zeit der Blastodermbildung, und ist uns bisher in zwei Hauptvarianten bekannt geworden. Die eine derselben ist zuerst von BOBRETZKY (5) für die Schmetterlinge beschrieben worden. Ein Theil der Derivate des Furchungskernes sammt einem zarten sie umgebenden Plasmahof rückt an die Peripherie des Eies, um das Blastoderm (Ectoderm) zu bilden, während der andere Theil im Dotter zurückbleibt und das Entoderm darstellt. Die andere Modification dieser *Gastrula I* ist von KOROTNEFF (20) bei *Gryllotalpa*, von PATTEN (44) bei Phryganiden beobachtet worden<sup>1)</sup>. Hier rücken sämmtliche Furchungsderivate zur Blastodermbildung an die Oberfläche des Eies, und erst nachträglich lösen sich vom Blastoderm an beliebigen Stellen amöboide Zellen ab, die in den Dotter zurückwandern und das Entoderm liefern. KOROTNEFF bezeichnet diese *Gastrula* sehr treffend als „diffuse *Gastrula*“. Zwar vermischen wir an diesen beiden Modificationen der *Gastrula I* eine als Blastoporus aufzufassende Oeffnung, doch hindert uns dieser Umstand um so weniger an der Auffassung dieses Entwicklungszustandes als *Gastrula*, als von zahlreichen Insecten bekannt ist, dass die beiden so entstandenen Keimblätter sich wirklich als Ectoderm und Entoderm verhalten. Das äussere Blatt liefert Epidermis, Nervensystem und Sinnesorgane, die im Dotter enthaltenen Zellen bilden Darmepithel, Blut und Fettkörper, wenigstens bei einer grossen Anzahl der Insecten.

Das andre als *Gastrula* in Anspruch genommene Stadium, unsere *Gastrula II*, fällt in eine viel spätere Zeit. Wenn bereits das ganze

1) Nach VOELTZKOW (54) ist dasselbe auch bei den Musciden der Fall.

Ei vom Blastoderm umschlossen ist, fangen die an der künftigen Ventralseite gelegenen Zellen an, zu hohen Säulenzellen auszuwachsen, in Folge dessen sich an dieser Stelle eine Verdickung bildet, welche als Bauchplatte bezeichnet wird. Die medianen Theile dieser Platte senken sich nunmehr in den Dotter ein und bilden so eine langgestreckte Rinne, die Keimfurche oder Mesodermrinne. Die gegenüberliegenden Ränder derselben, die Anfangs ziemlich weit von einander entfernt liegen, nähern sich, von hinten nach vorn fortschreitend, einander allmählich, bis sie schliesslich zusammenstossen und mit einander verwachsen. Dadurch wird der invagirierte Theil der Bauchplatte zu einem geschlossenen Rohre abgeschnürt, dessen Wandungen nicht nur das Mesoderm, sondern nach KOWALEVSKY (27) und Anderen auch Entoderm liefern. Die Keimfurche stellt daher den Blastoporus der Gastrula vor.

Diese beiden sowohl der Zeit als auch der Form nach grundverschiedenen Gastrulaformen vertheilen sich nun nicht etwa in der Weise auf die verschiedenen Insectentypen, dass der einen Gruppe die Gastrula I, der andern die Gastrula II zukommt, sondern zu unserem grössten Kummer finden sich beide Arten der Gastrulation in der Entwicklung jedes einzelnen der bisher genauer untersuchten Insecten. Sie finden sich in der Einzelentwicklung jedes Insects in der Reihenfolge, dass zuerst die Gastrula I abläuft und dann der Embryo in jene Phase tritt, welche ich als Gastrula II bezeichnete.

Der Antheil jedoch, den die aus den beiden verschiedenen Gastrulationsprocessen hervorgehenden Keimblätter am Aufbau der Gewebe nehmen, ist nach den Angaben der Forscher bei den verschiedenen Insecten etwas verschieden. Bei den einen (*Hydrophilus*, Musciden) betheiligen sich die aus der Gastrula I hervorgehenden Entodermzellen (Dotterzellen) nicht weiter am Aufbau des Embryos — was ich jedoch nicht als erwiesen ansehen kann —, sondern Mesoderm und Entoderm werden von der Invagination der Gastrula II geliefert. Bei anderen Insecten dagegen (Lepidopteren, Phryganiden, Aphiden) liefern die aus der Gastrula I hervorgehenden Entodermzellen das gesammte Bindegewebe (Fettkörper), das Blut sowie vor allen Dingen das Epithel des Mitteldarms. Die Invagination der Gastrula II dagegen liefert bei diesen Insecten nur das eigentliche, in die Bildung des Muskelgewebes und des Peritoneums übergehende Mesoderm.

Es liegt aber auf der Hand, dass in der Existenz dieser zwei verschiedenen Gastrulae in der Entwicklung ein und desselben Thieres ein Widerspruch liegt, wie er grösser gar nicht gedacht werden kann.

Es widerstreitet unserer gesammten embryologischen Erfahrung sowie dem Begriff „Entwicklung“ selbst, dass diese Entwicklungsphase, welche wir Gastrula nennen, zweimal in derselben Einzelentwicklung wiederkehrt. Um diesen Gegensatz aus der Welt zu schaffen, hat man versucht, die eine oder die andere dieser Gastrulae hinweg zu disputiren, indem man der einen oder der anderen die Berechtigung, als Gastrula aufgefasst zu werden, absprach. Es haben sich jedoch im Laufe der letzten Jahre für die Berechtigung beider so viele schwerwiegende Beweise aufgehäuft, dass man schon gezwungen ist, andere Wege aufzusuchen, um sich aus diesem Dilemma zu retten.

Meiner Meinung nach liegt nun der einzige Ausweg darin, dass man, wie es schon von WEISMANN geschehen ist, die beiderlei Gastrulae lediglich als verschiedene Phasen eines und desselben Gastrulationsprocesses auffasst, die ursprünglich zeitlich verbunden, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung so sehr auseinander gerückt sind, dass bei allen bisher untersuchten Insecten ihre Zusammengehörigkeit unkenntlich geworden ist und man dieselbe nur noch durch Vergleiche feststellen kann.

Dass diese Ansicht richtig ist, beweist die Entwicklung von *Aphis*, eines Thieres, das manche von den Vorfahren ererbte Charactere getreuer bewahrt hat als andere Insecten. Bei *Aphis* stehen die beiden erwähnten Phasen noch in unmittelbarem Zusammenhang, dessen Erkenntniss jedoch durch das Vorhandensein eines secundären Dotters bis zu einem gewissen Grade erschwert wird.

Bei *Aphis* finden wir noch eine ganz typische Gastrula. Die Derivate des Furchungskernes begeben sich sämmtlich an die Oberfläche zur Bildung eines Blastoderms, welches nur am untern Eipol eine rundliche Stelle frei lässt, die zum Blastoporus wird. Am Rande des letzteren vermehren sich die Blastodermzellen sehr lebhaft; ein Theil derselben löst sich los und wandert in Form amöboider Zellen in das Innere des Eies, um das Entoderm zu bilden.

Nach demselben Vorgange bei anderen Thieren urtheilend, sollte man nun erwarten, dass sich, nachdem das Entoderm gebildet ist, der Blastoporus in einer Längsnaht schliesst und an seiner Stelle einen kurzen, scheibenartigen Keimstreifen entstehen lässt.

Dass das in der That der Fall wäre, wenn nicht der secundäre Dotter die Bildung eines Keimstreifens vom gewöhnlichen Habitus hinderte, beweisen einige abnorme Fälle, wie sie durch die Figuren 10, 11 und 12 illustriert sind. — Wie zu erwarten, ist die Anheftung des

basalen Eipols an das Follikelepithel mancherlei Zufälligkeiten unterworfen. Daher trifft ein aufmerksamer Beobachter immer auf verhältnismässig zahlreiche Embryonen, denen es nicht geglückt ist, diese Anheftung zu erreichen. Da in solche Eier natürlich von aussen her kein secundärer Dotter gelangen kann, so hat sich in Folge dessen hier der Blastoporus (Fig. 10, 11) schon zu einer sehr frühen Zeit, d. h. unmittelbar nach der Entodermbildung, geschlossen. Ueber demselben aber hat sich aus den verwachsenen Lippen des Blastoporus ein kurzer, gedrungener Keimstreif in Form eines Hügels („Keimhügel“) gebildet, der die im Ei vorhandenen Entodermzellen (*En*) vor sich her schiebt. Fig. 12 bietet uns deswegen ein anderes Bild, weil die Entodermzellen hier unter dem Druck des anwachsenden Keimstreifens ihre amöboide Gestalt aufgegeben und eine polyëdrische Form angenommen haben. Dieser kurze Keimstreif ist nun eine Bildung, die sich in nichts unterscheidet von dem kurzen Keimstreif von *Corixa* (METSCHNIKOFF Taf. XVI, Fig. 3—6), *Lipeura* (Fig. 57), *Calopteryx* (Fig. 59) etc., nur dass bei diesen und auch bei den Myriapoden Beziehungen zu einem Blastoporus noch nicht nachgewiesen sind.

Der secundäre Dotter ist nun eine Bildung, die ausser den Aphiden nur noch ihren allernächsten Verwandten, den Cocciden und Psylliden, zukommt, bei andern Insecten sowie bei sämtlichen übrigen Arthropoden aber völlig vermisst wird. Es kann daher wohl als feststehend angesehen werden, dass die Aphiden diesen eigenthümlichen Dotter in Anpassung an ihre eigenthümlichen Fortpflanzungsverhältnisse selbständig erworben und nicht von etwaigen Vorfahren ererbt haben.

Da demnach die Vorfahren unserer heutigen Aphiden einer solchen Dotterzufuhr entbehrten, muss bei ihnen die Entwicklung einen ähnlichen Gang genommen haben, wie das in den eben erläuterten Fällen der Fall war. Berücksichtigen müssen wir nur noch, dass sie jedenfalls nicht vivipar waren und ihre Entwicklung daher erst begannen, nachdem die Eier vollkommen ausgereift und ausgewachsen waren. Nach dem Gesagten können wir auf Grund des Entwicklungsganges unserer heutigen Aphiden mit Zuhülfenahme jener als eine Art Rückschlag aufzufassenden abnormen Fälle recht wohl auf die Entwicklung jener hypothetischen Stammformen zurückschliessen.

Auch bei ihnen rückten die Derivate des Furchungskernes an die Eioberfläche, um das Blastoderm zu bilden; auch hier liessen sie, wie das noch bei unseren heutigen Aphiden der Fall ist, den untern Eipol frei, welche Oeffnung dann zum Blastoporus wurde. Am Rande des



letzteren lösten sich amöboide Zellen ab, welche als Entodermzellen aufwärts wanderten und sich (Fig. 54a) dem dunklen Nahrungsdotter einlagerten. Nach der Production der Entodermzellen schloss sich der Blastoporus, vermuthlich in einer Naht, wie wir das von so vielen Thieren kennen, und in der ganzen Ausdehnung des ehemaligen Blastoporus bildete sich über demselben ein kurzer Keimstreif. So ergibt sich ein Bild (Fig. 54b), das genau der Figur 10 gleicht, nur dass der ganze Umfang des Eies im Verhältniss zum Keimstreifen bedeutend grösser ist, als das natürlich in den Figuren 10—12 der Fall sein kann.

Die Anfangs auffallend kurze Ausdehnung der jungen Anlage des Keimstreifens ist eine für die Arthropoden höchst charakteristische Erscheinung. Besonders auffallend ist das bei den Myriapoden, bei Thieren also, die sich später durch eine ganz ausserordentliche Körperlänge auszeichnen. Auch bei den Insecten, besonders bei den Innenkeimern, macht sich dies Verhältniss in auffallendem Grade bemerkbar. Ich verweise nur auf die bereits angeführten Zeichnungen METSCHNIKOFF'S von *Corixa*, sowie auf die von mir in den Figuren 57, 58 im Schema wiedergegebenen Bilder BRANDT'S und MELNIKOW'S von *Calopteryx* und *Lipeura*. In allen diesen Fällen tritt nun, wenn der Keimstreif in die Länge zu wachsen beginnt, eine Erscheinung ein, die man im Allgemeinen als Bauchkrümmung bezeichnen kann; der Keimstreif krümmt sich in Folge des Längenwachsthums etwas nach innen, bleibt nun aber bei den Myriapoden und unsern Insecten hierbei nicht stehen, sondern stülpt sich tief in den Dotter ein und bringt auf diese Weise bei den Insecten den sogenannten inneren Keimstreifen hervor, der sich in seiner Entstehung in keiner Weise von dem der Tausendfüssler unterscheidet.

Nicht anders kann der kurze Keimstreif der Figur 10, nicht anders der der hypothetischen Stammform der Aphiden (Fig. 54b) sein Längenwachsthum bewerkstelligt haben. Er stülpte sich, wie es die schematische Fig. 54c erläutert, in den Dotter ein und wuchs dann zu einem ebenso complicirten Gebilde aus, wie es die heutigen Aphiden zeigen. Da sich nach den Figuren 10, 11, 54b die erste kurze Anlage des Keimstreifens über der Stelle zeigte, wo das Prostoma zum Verschlusse kam, so muss mit dem Auswachsen des Keimstreifens auch das Anfangs kurze, von GÖTTE so benannte Prostomialfeld in der gleichen Weise an Länge zugenommen haben. Die Schlussnaht des Prostomas, wenn sie noch so lange als Naht existirt, wird dadurch ebenfalls bis zur Länge des Keimstreifens ausgezogen, sodass sie ent-

weder unmittelbar zur Mesodermfurche werden kann, oder, falls sie schon zum Schwund gekommen, die Mesodermfurche sich doch an derselben bilden kann, die ehemals von der Prostomialnaht eingenommen war<sup>1)</sup>.

Genau so verhalten sich nun, wie wir in den früheren Capiteln gesehen haben, unsere heutigen Aphiden auch noch, nur dass bei ihnen das Auftreten eines secundären Dotters einige im Grunde untergeordnete Veränderungen im Gefolge gehabt hat. Da vor oder während der Gastrulation die Anheftung des Eies und damit die Einwanderung des Dotters beginnt, kann es bei ihnen nicht sogleich zu einem vollständigen Schluss des Prostomas und folglich auch nicht zur Bildung eines regulären Keimstreifens kommen, wie ihn die Vorfahren zeigten und die übrigen Insecten (Fig. 57, 58) noch haben. Dieselbe Zellwucherung der Lippen des Blastoporus, die wir vorhin zu einem soliden Keimstreifen führen sahen, kann bei unsern heutigen Aphiden nur einen durchbohrten Keimstreifen (Fig. 52 *a*, Fig. 14), einen cylindrischen Wulst zu Tage bringen, dessen Lumen von dem einwandernden Dotter ausgefüllt ist. Niemand wird bezweifeln, dass dieser durchbohrte Keimstreif vollkommen homolog jenem soliden (Fig. 10, Fig. 54 *b*) ist. Auch er ist (Fig. 14, Fig. 52 *a*) über dem ehemaligen Blastoporus entstanden, hat aber nur einen Theil desselben zum Verschluss gebracht und eine runde Oeffnung für den Dotter offen gelassen.

Bei den Myriapoden, den endoplastischen Insecten und Aphiden-vorfahren sahen wir das Längenwachsthum des soliden Keimstreifens dadurch ermöglicht, dass sich der letztere wie ein Handschuhfinger in den Dotter einstülpt. Analog spielt sich der Vorgang an dem durchbohrten Keimstreifen der heutigen Aphiden ab; nur dass hier die Invagination keine geschlossene ist. Der Ringwulst der Fig. 52 *a* wächst zu dem Cylinder der Fig. 52 *b* aus, der an seiner oberen Spitze als Oeffnung den emporgehobenen Rest des Prostomas trägt. Das ehemals kurze Prostomialfeld hat die Länge erreicht, welche die punktirte Linie angiebt, und nimmt mit dem weiteren Auswachsen des Keimstreifens noch fortwährend in demselben Maasse an Länge zu. In gleichem Maasse ist natürlich auch die Anfangs kurze hypothetische Prostomialnaht ausgewachsen, auch sie ist stets von derselben Länge wie der ganze Keimstreif. Anfangs muss sie sich natürlich in ihrer Mitte, d. h. an der Spitze des Keimcylinders, zu der runden Oeffnung

1) Auf die Umwandlung gewisser Theile des Keimstreifens in das Amnion komme ich im nächsten Capitel.

des Prostomarestes erweitern, bis auch hier der Schluss eintritt. Da nun aber bei unsern Aphiden gleich wie bei andern Insecten die ganze eine Hälfte des invagirten Keimstreifens, wie im nächsten Capitel ausgeführt werden soll, sich zum Amnion umbildet, so kann natürlich nur die andere Seite ihren Character als Keimstreif bewahren und ebenso auch nur die eine Hälfte der Prostomialnaht wirklich zur Mesodermfurche werden.

So ergibt denn die Entwicklung der viviparen Aphiden, dass diese Thiere trotz der vielen Eigenthümlichkeiten, welche sie sich in Anpassung an ihre besonderen Fortpflanzungsverhältnisse neu erworben haben, dennoch den Entwicklungsgang der Vorfahren reiner bewahrt haben, als andere uns bisher in ihrer Entwicklung bekannt gewordenen Insecten. Bei ihnen kommt noch eine typische Gastrula vor; über dem Blastoporus derselben bildet sich der Keimstreif; an der Stelle, an der die Prostomialnaht zu suchen ist, entsteht die Mesodermfurche. Die Ränder des Blastoporus geben damit sowohl dem Entoderm als auch dem Mesoderm ihre Entstehung. Bei *Aphis* stehen daher die im Anfange dieses Capitels als Gastrula I und Gastrula II unterschiedenen Stadien noch in unmittelbarstem Zusammenhang und documentiren sich daher lediglich als verschiedene Phasen ein und desselben Vorganges. Bei den übrigen Insecten sind diese beiden Phasen des Gastrulationsprocesses so weit auseinandergezogen, dass ihre Zusammengehörigkeit nur noch auf vergleichendem Wege erkannt werden kann. Die richtige Erkenntniss der letzteren wird in den meisten Fällen noch dadurch erschwert, dass sich meist die als Gastrula I bezeichnete Phase stark verwischt erweist.

## 2. Ueber den Ursprung der Embryonalhüllen bei den Insecten.

Die Embryonalhüllen der Insecten, die ausser dieser Classe in derselben Form nur noch den höchsten Wirbelthieren zukommen, sind so auffallende Bildungen, dass sich Jedem, der sich mit der Entwicklung der Hexapoden beschäftigt, nothwendig die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung derselben aufdrängen muss. Da bei den Insecten allein diese Frage nicht zu lösen war, musste sich natürlich die Aufmerksamkeit der Forscher auch auf andere Tracheaten richten.

So erfahren wir durch METSCHNIKOFF (40), dass sich beim Scorpion während der Bildung des Blastoderms eine zellige Hülle um den Embryo entwickelt, über deren Entstehung nur vermuthungsweise ge-

äussert wird, dass ihre Elemente von Zellen des Entoderms herrühren. Auch von *Polyxenus lagurus* giebt derselbe Autor (38) an, dass sich äusserlich vom Keimstreifen amöboide Zellen loslösen, von denen er aber ein etwaiges Aneinanderlegen zur Bildung einer einfachen Embryonalhülle nicht beschreibt. Sodann schildert KENNEL (25) in seiner interessanten Arbeit über *Peripatus* bei diesem Thier eine Embryonalhülle, die auffallend der vom Scorpion beschriebenen gleicht. Es lösen sich hier schon in einem sehr frühen Stadium einzelne Zellen vom Keim ab, die sich zu einer einschichtigen, den Embryo umhüllenden Zellhaut aneinanderlegen, welche der Verfasser als „Amnion“ bezeichnet. Ferner kommen bei den Araneinen, Acarinen und Myriapoden noch Embryonalhüllen in Gestalt von cuticularen Membranen vor, die als Abscheidungsproduct des Blastoderms aufzufassen sind.

Obwohl nun offenbar diese einfachen Hüllen in physiologischer Beziehung dieselben Dienste thun wie die complicirten Bildungen der Insecten, so ist es doch jedem Unbefangenen von vorne herein ersichtlich, dass es sich hier um morphologisch ganz heterogene Bildungen handelt. Auf der einen Seite ganz einfache Cuticularbildungen und Abspaltungen von Zellen, auf der anderen die complicirtesten Faltenbildungen.

Da nun eine so complicirte Bildung, wie sie bei den Insecten den Embryonalhüllen den Ursprung giebt, unmöglich mit einem Male als Neubildung bei den Hexapoden in die Erscheinung getreten sein kann, man aber bei anderen Tracheaten nichts dem Aehnliches fand, worauf sie zurückzuführen gewesen wäre, bemühte man sich verschiedentlich trotz der geringen Aussichten auf Erfolg, die Embryonalhüllen der Insecten auf die einfachen Hüllenbildungen bei Arachnoiden und Myriapoden zurückzuführen. So noch neuerdings in ganz auführlicher Weise KENNEL, der all die verschiedenen Hüllenbildungen der Tracheaten als homologe Dinge hinzustellen sucht. Wer jedoch seiner Darstellung mit Aufmerksamkeit folgt, kann sich des Gefühls einer gewissen Geschraubtheit seiner Ausführungen nicht erwehren. Immerhin wollte er, wie er selbst sagt, auch nur einen Versuch zur Lösung dieser Frage machen, einen Versuch, dessen Resultate von recht zweifelhafter Natur sind und die er auch wohl selbst nur als einen Nothbehelf angesehen wissen will. Vielleicht hätte er selbst gewünscht, die Embryonalhüllen der Insecten in ungezwungenerer Weise abzuleiten, wenn ihm nur die Entwicklung von *Peripatus* Anhaltspunkte dafür geboten hätte.

KENNEL hat ganz Recht, wenn er die Hauptschwierigkeit der Ableitung der Embryonalhüllen der Insecten in ihrer Entstehung durch Faltenbildung erblickt, und wenn er an der Hand der Entwick-

lung der Epheriden und Hemipteren versucht, sie auf eine Einstülpung des Keimes zurückzuführen. Wir müssen uns nur genau klar werden, was sich hierbei einstülpt. KENNEL begeht aber von vorne herein einen Fehler, wenn er mit Bezug auf die eben erwähnten Insecten sagt, dass sich die Embryonalanlage einseitig, mit dem Hinterende voran einstülpt und dadurch einen Theil des vorhin schon fertigen Blastoderms mit sich hineinzieht, der zum Amnion wird, weswegen eben das Amnion nur einen Theil der Serosa darstellen würde. Damit trägt aber der Verfasser einen Sinn in die Darstellungen BRANDT'S (6) und METSCHNIKOFF'S (37) hinein, der diesen von Hause aus nicht innewohnt und der sich weder mit ihren Zeichnungen, noch mit dem wirklichen Thatbestand verträgt. Die Einstülpung besteht nicht aus Keimstreif und einem mit hineingezogenen Theil des Blastoderms, sondern das, was sich einstülpt, gehört alles zum Keimstreif.

Halten wir uns zunächst an die Insecten mit sogenanntem innerem Keimstreifen, also an Libellen und Hemipteren. Bei ihnen schildern alle Autoren den Vorgang der Invagination folgendermaassen: Es macht sich zunächst am untern Eipol oder in der Nähe desselben eine Verdickung des Blastoderms bemerkbar, deren oberer Abschnitt (*Sp* in Fig. 57, 59) zur Scheitelplatte wird, während der untere Theil den Keimstreifen darstellt (*Kstr*), der aber zu jener Zeit, aus der diese Untersuchungen stammen, gewöhnlich als Keimhügel bezeichnet wurde. Dieser Keimhügel wölbt sich gegen den Dotter zu vor und gleicht dann einer napfartigen Einstülpung, die mehr und mehr auswächst und zu den bekannten Bildern führt. Dass es sich hierbei nur um eine Einstülpung der Keimstreifens handelt und der Vorgang nie so aufgefasst werden kann, wie es von KENNEL geschieht, geht noch besonders aus den Worten BRANDT'S hervor (l. c. p. 14): „Der Keimhügel sondert sich bald in den eigentlichen Keim und das sogenannte Deckblatt“ (Amnion). Ebenso sagt MELNIKOW (36), p. 162 seiner Arbeit, dass der sich einstülpende Keim (bei *Lipeura*) aus zwei Segmenten besteht, von denen aber das hintere sich bald in eine einzellige Schicht (unser Amnion) umwandelt, während das vordere zum Keimstreifen wird. Von einem Mithineinziehen eines Theils des Blastoderms (Serosa) ist nirgends die Rede. Auch die Zeichnungen, die uns METSCHNIKOFF, MELNIKOW und BRANDT von diesen Vorgängen geliefert, zeigen, dass KENNEL unrichtig interpretirt. So zeigen die Figuren 3—5 von *Coxixia* (METSCHNIKOFF Taf. XXVI), dass die Spitze der auftretenden Invagination genau in der Mitte des Keimstreifens liegt und nicht am

Hinterende desselben, wie es nach KENNEL'S Auffassung der Fall sein müsste. Dasselbe zeigen die Zeichnungen von *Lipeura* (MELNIKOFF Fig. 26, meine Fig. 57) und *Calopteryx* (BRANDT, Fig. 4, meine Fig. 59). Wenn das Amnion nur ein mit hineingezogener Theil des Blastoderms wäre, so müsste es von Hause aus ungefähr die Dicke des letzteren haben; dem gegenüber aber sehen wir überall, dass in den ersten Stadien der Invagination das Amnion auffallend stärker als das benachbarte Blastoderm ist und in dieser Beziehung vielmehr dem Keimstreifen gleicht. Auffallend ist seine ursprüngliche Dicke besonders bei *Corixa* (METSCHNIKOFF, Taf. XXVI, Fig. 7) und *Aphis*. Alle diese Thatsachen beweisen nur, dass lediglich der Keimstreif an der Invagination betheiligt ist, und dass das Amnion als ein rückgebildeter oder metamorphosirter Theil des Keimstreifens aufzufassen ist.

Die Ursachen dieser Einstülpung sind sehr einfache; sie liegen in dem Längenwachsthum eines Anfangs sehr kurzen Keimstreifens. Wenn dieser an Länge zunehmen soll, so muss er sich krümmen, und da ihn nach aussen hin das Chorion hindert, so ist er genöthigt, sich in den Dotter einzustülpen.

Ebenso einfach löst sich auch die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung des Amnions. Wir müssen hierbei jedoch von physiologischen Beziehungen völlig absehen und uns ausschliesslich an die morphologischen Verhältnisse halten. Fragen wir uns demnach, wo sonst noch bei Verwandten oder Vorfahren der Insecten eine derartige Einstülpung des Keimstreifens vorkommt, so brauche ich nur darauf hinzuweisen, dass das bei den Myriapoden der Fall ist. Wie die Arbeiten METSCHNIKOFF'S (38, 39) ergeben haben, ist auch bei ihnen die erste Anlage des Keimstreifens im Vergleich zu seiner künftigen Länge ausserordentlich kurz and verhält sich bei seinem Auswachsen genau so, wie es von Insecten mit innerem Keimstreifen geschildert wird. Der kurze Keimstreif krümmt sich zunächst und senkt sich ein wenig in den Dotter ein; diese anfangs flache, napfartige Einstülpung wächst immer mehr aus, bis schliesslich eine tiefe Invagination entsteht, die genau dem uns von den Insecten bekannten Bilde gleicht. Bei den Myriapoden aber, bei denen es überhaupt nicht zur Bildung von Embryonalhüllen kommt, die denen der Insecten als Homologa an die Seite gestellt werden könnten, bewahrt der ganze eingestülpte Keimstreif in seiner ganzen Ausdehnung seinen Character als Keimstreif; bei ihnen entwickelt noch der ganze Keimstreif Extremitätenanhänge und geht demnach in seiner ganzen Länge in die Bildung des Embryos ein. Bei den Insecten dagegen bewahrt nur der aufsteigende

Theil des Keimstreifens seinen Character als Keimstreif; der absteigende Abschnitt desselben erfährt eine Rückbildung und wird zur Bildung einer inneren Embryonalhülle, des Amnions, verwandt. Diese Rückbildung eines grossen Theils des Keimstreifens ist gleichzeitig vielleicht geeignet, um eine Erklärung für die so bedeutend geringere Segmentzahl bei den Hexapoden zu geben.

Einfachere Verhältnisse bietet die Serosa. Sie geht, wie ohne Weiteres ersichtlich, aus der directen Umwandlung des grössten Theiles des Blastoderms, also aus einem wesentlichen Theil des Embryos, hervor, den wir bei den Myriapoden natürlich ebenfalls bereits vorfinden, der hier aber noch direct am Aufbau des Embryos sich betheiligt.

Demnach ist das kurze Resultat dieser Betrachtung, dass bei den mit einem inneren Keimstreifen versehenen Insecten die Embryonalhüllen aus der directen Umwandlung von Embryonaltheilen hervorgehen, die bei den Vorfahren bereits in der Anlage vorhanden waren, bei diesen aber noch sich activ am Aufbau des Embryos betheiligten. Die Einstülpung des Keimstreifens aber ist nicht als eine besondere zur Hervorbringung der Embryonalhüllen hinführende Bildung aufzufassen, sondern ist auf eine Bauchkrümmung des Keimstreifens in Folge starken Längenwachsthums zurückzuführen, auf einen Vorgang also, der in demselben Grade bereits den Myriapoden zukommt, ohne dass er bei diesen zur Bildung von embryonalen Hüllen dient.

Bekanntlich weisen die Embryonalhüllen der Insecten hinsichtlich ihres Verhältnisses zu dem von ihnen umgebenen Embryo in den verschiedenen Gruppen recht erhebliche Unterschiede auf. Nichtsdestoweniger hat man es schon seit lange verstanden, die einzelnen Variationen, wenn auch nicht immer in der richtigen Weise, auf einander zurückzuführen. Es erhebt sich nun für uns die Frage, welche Form der Embryonalhüllen als die älteste und ursprünglichste anzusehen ist. Sicherlich ist es diejenige, welche sich am engsten an die bei den Myriapoden vorgefundenen Verhältnisse anschliesst.

Die Zeichnungen METSCNIKOFF'S von der Myriapodenentwicklung zeigen, dass lediglich der Keimstreif sich einstülpt, dass dagegen die in die Bildung des Hirns eingehende Scheitelplatte äusserlich liegen bleibt. Die ursprünglichste Form der Embryonalhüllen bei den Insecten wäre daher diejenige, welche, ohne dass secundäre Bildungen hinzutreten, einfach aus der Umwandlung des Blastoderms (mit Ausschluss der Scheitelplatte) und der absteigenden Hälfte des Keimstreifens hervorgeht. Die Scheitelplatte bliebe hier stets unbedeckt, und die Embryonalhüllen verharrten auf einem Stadium, wie es meine Figur 27



von *Aphis* zeigt. Allein wir kennen bis jetzt kein Insect, bei dem die Embryonalhüllen diesen primitiven Zustand bewahrten; bei allen uns bisher bekannt gewordenen Hexapoden treten zu diesen primären Embryonalhüllen secundäre Bildungen hinzu, die zu einer mehr oder minder vollständigen Umhüllung auch der Scheitelplatte führen.

Unsere *Aphis* schliesst sich dadurch noch am nächsten an die Myriapoden an, dass auch bei ihr nur der Keimstreif sich einstülpt, während die Scheitelplatte stets ihre oberflächliche Lage bewahrt und auch später nicht mit in die Einstülpung hineingezogen wird. Hier macht sich jedoch bereits eine secundäre Bildung bemerkbar, welche zur Umhüllung der Scheitelplatte führt und darin besteht, dass (Fig. 55) an der Uebergangszelle von Serosa und Amnion einerseits und Serosa und Scheitelplatte andererseits sich eine Falte erhebt, die als einfache Lamelle weiter wächst und sich am untern Eipol begegnet und verwächst (Fig. 28—31, 40). Diese Kopfserosa ist demnach als eine secundäre Neubildung aufzufassen.

In einer ebenfalls noch sehr ursprünglichen Form finden sich die Embryonalhüllen bei den parasitischen Hemipteren. Auch bei ihnen stülpt sich nur der Keimstreif ein, während die Scheitelplatte zunächst ihre äussere Lage bewahrt und so lange unbedeckt erscheint. Bevor jedoch noch das Amnion seine definitive Structur erhält, so sagt MELNIKOW p. 163, wird auch der Ueberrest des Schildes, d. h. die Scheitelplatte, mit in die Einstülpung hineingezogen, so dass dieselbe nunmehr als ein vorderer Abschnitt des Keimstreifens erscheint. Es spielt sich bei den Pediculinen und Mallophagen demnach der Process der Embryonalhüllenbildung in zwei wohl getrennten Phasen ab: zuerst stülpt sich nur der Keimstreif ein, und daran schliesst sich erst später ein secundärer Vorgang, das Hineinziehen der Scheitelplatte in die Einstülpung. Dieser letztere Vorgang ist sicherlich ebenso als selbständige Erwerbung anzusehen wie die Kopfserosa der Blattläuse. Sie bewirkt auch in diesem Falle, dass die Scheitelplatte bedeckt wird, und verursacht gleichzeitig (Fig. 58), dass die Uebergangsstellen von Serosa in Amnion und Serosa in Scheitelplatte ganz nahe aneinanderrücken, ohne jedoch zu verwachsen. Während bei *Aphis* die Kopfserosa eine einfache Haut darstellte, ist hier auch der Kopf von einer doppelten Hülle umgeben.

Vollkommener finden wir die Umhüllung des Embryos bereits bei *Hydrometra*, *Corixa* und *Calopteryx*. Ich halte mich nur an die letztere Form, da die beiden ersten sich nach BRANDT (6) genau ebenso verhalten. Die beiden Phasen, die wir bereits bei den parasitischen

Hemipteren unterscheiden konnten, treten hier noch viel auffallender hervor. Auch hier stülpt sich zunächst nur der Keimstreif ein, während die Scheitelplatte wie bei den Myriapoden ihre äussere Lage bewahrt (Fig. 59 *a-c*). Erst viel später, nachdem bereits das Amnion seine definitive Structur angenommen hat, der Keimstreif zu seiner definitiven Länge ausgewachsen und sogar die Segmentirung eingetreten ist (Fig. 59 *a*), macht sich ein secundärer Vorgang bemerkbar, der auch hier darin besteht, dass die Scheitelplatte mit in die Einstülpung hineingezogen und so eine vollständige Umhüllung des Embryos erreicht wird. Auch hier treten über dem Kopf die Uebergangsstellen von Amnion und Serosa und Scheitelplatte mit einander in Berührung; während aber bei Pediculinen und Mallophagen die ursprüngliche Einstülpungsstelle erhalten blieb, verwachsen hier die Hüllen an der Berührungsstelle mit einander zu einem Strange, der gewissermaassen als Aufhängeband des Embryos dient (BRANDT, l. c. Fig. 12).

Auch bei den Insecten mit sogenanntem äusserem Keimstreifen lässt sich, wie schon KENNEL versucht hat, die Bildung der Embryonalhüllen auf eine Einstülpung zurückzuführen. Doch auch hier theiligt sich nur der Keimstreif an der Einstülpung und kann von einem Hineinziehen eines Theils der Serosa im Sinne KENNEL'S durchaus nicht die Rede sein; auch hier geht demnach das Amnion aus der Umwandlung eines Theils des Keimstreifens hervor. Zum Beweise brauche ich nur auf die bekannten Querschnitte KOWALEVSKY'S und HEIDER'S vom *Hydrophilus*-Ei zu verweisen, in denen das Amnion lange Zeit hindurch dieselbe Dicke und denselben Character wie der Keimstreif bewahrt und sich Anfangs scharf gegen die zarte Serosa absetzt. Leider fehlt es bislang an Längsschnitten durch die betreffenden Stadien; den einzigen vorhandenen, der sich in meiner Fig. 61 copirt findet, verdanken wir PATTEN (44), der ihn einem Phryganidenembryo entnommen hat. Diese Figur beweist nun auf das Klarste die Zugehörigkeit der Amnionanlage zum Keimstreifen, was PATTEN noch besonders in folgenden Worten hervorhebt: „Man bemerkt, Taf. XXXVI B, Fig. 8, dass zur Zeit, wo die Faltenbildung beginnt, das innere Blatt derselben (Amnion) dieselbe Dicke wie die Bauchplatte selbst hat, und dass auch die Kerne dieselbe morphologische Lagerung einnehmen, während andererseits das äussere Blatt (Serosa) sehr dünn ist und einfach eine Fortsetzung des Blastoderms darstellt. Diese Beziehungen sind noch in viel späteren Stadien (Fig. 9 und 10) wahrzunehmen, sogar dann noch, wenn die Hüllen bereits vollständig angelegt sind (Fig. 10). In Folge dieses Verhaltens liegt demnach die wahre Grenze der Bauchplatte nicht da, wo Amnion und Bauchplatte zusammenstossen,

sondern da, wo das Amnion sich in die Serosa fortsetzt.“ p. 571 sagt dann PATTEN weiter, dass er nach den Bildern KOWALEVSKY's annehmen möchte, dass auch bei *Hydrophilus* das Amnion ein Abkömmling der Bauchplatte ist, und dass dasselbe auch nach BOBRETZKY bei *Porthesia* der Fall ist, obwohl hier die Differenz zwischen Blastoderm und Amnion nicht so gut ausgeprägt ist wie bei *Hydrophilus*.

Trotzdem es nun nach diesen Ausführungen auch für die Insecten mit sogenanntem äusserem Keimstreifen als feststehend angesehen werden darf, dass ihr Amnion aus der directen Umwandlung gewisser Theile des Keimstreifens hervorgeht, erweist sich dennoch bei den wenigen bisher untersuchten Formen die ursprüngliche Form der Einstülpung stark verwischt. Bei den Libelluliden und der Mehrzahl der Hemipteren war noch die primäre Einstülpung des Keimstreifens durch einen grösseren Zeitraum deutlich von dem secundären Nachziehen der Scheitelplatte in die Einstülpung geschieden. Beide ursprünglich getrennten Vorgänge sind bei den Aussenkeimern in einen Vorgang zusammengezogen, Keimstreif und Scheitelplatte stülpen sich hier bereits gleichzeitig in den Dotter ein (Phryganiden). Ein wenig ursprünglichere Verhältnisse treffen wir allerdings noch bei *Hydrophilus*, indem hier der Kopftheil zuletzt in den Dotter einsinkt. Am stärksten verwischt erweist sich dagegen der ursprüngliche Charakter der Einstülpung bei den Bienen; bei ihnen ist der Process nicht bei der gleichzeitigen Einstülpung von Scheitelplatte und Keimstreif stehen geblieben, sondern es geht hier sogar nach BÜTSCHLI und KOWALEVSKY der Kopftheil voran.

Bei diesen Insecten mit einem äusseren Keimstreifen haben gleichzeitig die Embryonalhüllen ihren höchsten Grad der Ausbildung erreicht; bei ihnen allein kommt es zu einer völligen Trennung zwischen Amnion und Serosa.

Nachdem wir gesehen haben, dass die Insecten mit äusserem Keimstreifen ihre Embryonalhüllen in derselben Weise entstehen lassen, wie das bei den Binnenkeimern der Fall ist, können wir unsere obigen Resultate auf sämtliche Insecten ausdehnen. Bei allen Insecten lässt sich der Process, der zur Bildung der Embryonalhüllen hinführt, auf die Bauchkrümmung des Keimstreifens bei den Myriapoden zurückführen. Die Embryonalhüllen der Insecten waren demnach bereits bei den Tausendfüsslern in der Anlage vorhanden. Wie die Serosa aus der Metamorphose eines grossen Theils des Blastoderms entsteht, so entsteht das Amnion aus einer Umwandlung von Theilen des Keimstreifens.

Nur die Pteromalinen nehmen unter allen Insecten eine Ausnahme-stellung ein, die vielleicht ebenso wie ihre gesammte merkwürdige Entwicklung zum grossen Theil eine Folge ihrer parasitischen Lebensweise ist. Ihnen sind nämlich die Embryonalhüllen der übrigen Insecten abhanden gekommen und dafür sind neuerworbene, stellvertretende Bildungen aufgetreten. So findet AYERS (1) bei einer im Ei von *Oecanthus* vorkommenden *Teleas* keine Spur einer zelligen Embryonalhülle, dagegen findet sich in allen Stadien eine den Parasiten umgebende Masse von klarer, protoplasmatischer Substanz, welche durch die Gegenwart oder durch Secretion des Parasiten entstanden ist. Dem gegenüber findet METSCHNIKOFF beim Embryo einer im Ei von *Gerris lacustris* vorkommenden *Teleas* eine einfache zellige Embryonalhülle, welche aber gleichfalls wegen ihrer ganz abweichenden Entstehung keinerlei Homologisirung mit den Embryonalhüllen andrer Insecten zulässt. Dasselbe gilt von der von GANIN geschilderten Embryonalhülle von *Platygaster*. Alle diese Bildungen haben mit den complicirten Hüllen der übrigen Insecten nur die physiologische Function gemein; ihre Entstehung aber, die allein für den morphologischen Vergleich ausschlaggebend ist, ist eine ganz andere. Unter denselben Gesichtspunkt fällt auch eine Notiz METSCHNIKOFF's über die Embryonalhüllen von Ameisen aus Madeira. Auch diese sollen keine eigentlichen Embryonalhüllen besitzen, sondern es sollen sich hier nur eine Anzahl von Zellen von einem hügel förmigen Zellenhaufen ablösen.

Wir können alle solche Embryonalhüllen, die nicht aus der directen Umwandlung von wesentlichen Theilen des Embryos hervorgegangen sind, sondern die einem secundären Bildungsvorgang ihren Ursprung verdanken, als secundäre Embryonalhüllen zusammenfassen, im Gegensatz zu den primären, deren Entstehung vorhin genau erläutert wurde.

Auch die Embryonalhüllen von *Peripatus* und der Myriapoden sind den secundären zuzurechnen und gestatten ebensowenig eine Homologisirung mit den primären Hüllen der Insecten.

Schliesslich giebt uns noch das Studium der Embryonalhüllen ein treffliches Mittel an die Hand, das Alter der verschiedenen Insectengruppen zu beurtheilen. Es kann nach unsern Auseinandersetzungen gar kein Zweifel sein, dass die Insecten mit innerem Keimstreifen als die ältesten Formen anzusehen sind, aus dem einfachen Grunde, weil diese sich bezüglich der Entstehung ihres Keimstreifens und ihrer Hüllen am engsten an die Myriapoden anschliessen. Dass zum Beispiel

*Aphis* auf einen frühen Ursprung hinweist, geht ausserdem noch aus der Entstehung der Scheitelplatte hervor, die hier noch, genau wie bei Würmern, am Scheitelpol entsteht, was bei den meisten der bisher untersuchten Insecten wohl sicher nicht mehr der Fall ist.

#### IV. Die Entstehung der Organe.

##### 1. Das Entoderm und seine Gebilde.

Die Entodermzellen entstehen, wie wir gesehen haben, am Rande des Blastoporus. Ueber den morphologischen Werth derselben brauche ich mich an dieser Stelle um so weniger auszulassen, als ich darüber bereits in einem früheren Capitel das Nöthige gesagt.

Nach ihrer Bildung zerstreuen sich die Entodermzellen in dem hellen Dotter, sich lebhaft durch Theilung vermehrend. Da die Theilung bei den Einen lebhafter fortschreitet als bei den Andern, ist ihre Grösse ausserordentlich verschieden, wie man z. B. aus der Fig. 15 ersieht. Ihr Verhalten gegenüber dem in das Eiinnere sich einstülpenden Keimcylinder und dem einwandernden Dotter wurde bereits eingehend erörtert.

Was die Einwanderung des secundären Dotters anlangt, so bewegt sich die Masse des letzteren jedenfalls nicht selbständig, sondern sie wird durch die im Follikelepithel erfolgende Bildung stets neuer Dotterpartikel mechanisch vorwärts geschoben. Dabei bewegt sich nun der Dotter nicht als compacte Masse, sondern die einzelnen Dottergranula suchen sich vermöge ihrer gegenseitigen Verschiebbarkeit ihren eigenen Weg durch die Lücken des plasmatischen Maschenwerks, das von dem früher in diesen gelegenen primären Dotter durch dessen Resorption mittlerweile frei geworden ist. Dass der Vorgang sich so abspielt und nicht anders, beweist am besten der bereits erwähnte Umstand, dass nicht nur die amöboiden Entodermzellen ihre Lage beibehalten, sondern dass auch das ganze plasmatische Netzwerk in derselben Anordnung erhalten bleibt (Fig. 19, 20). Eine Zerklüftung des Dotters tritt bei den verschiedenen Aphiden zu sehr verschiedener Zeit, bei unserer *Aphis pelargonii* in der Regel erst zur Zeit der Darmbildung ein.

Es ist eine sehr gewöhnliche Erscheinung, dass der secundäre Dotter das vom Blastoderm umgebene Lumen des Eies nicht vollständig ausfüllt, sondern, wie das aus den Figuren 14, 16, 19 ersichtlich, in der Gegend des obern Eipols eine Stelle freilässt, an der die Maschen des plasmatischen Entodermnetzes nicht mit den Körnern des

accessorischen Dotters ausgefüllt werden. Je nach der Vertheilung der Entodermzellen können nun in diesem dotterfreien Raum Zellen gefunden werden (Fig. 14, 16) oder nicht. Jedenfalls unterscheiden sich diese Entodermzellen von den im Dotter befindlichen in keiner Weise. Immer aber findet man diesen Raum mit dem Plasma-netz ausgefüllt, welches ja lediglich einen Theil des übrigen Entoderms ausmacht. Wenn man ein frisches Ei in toto ansieht, so bemerkt man dieses Netzwerk häufig nicht, besonders nicht, wenn keine Zellen in demselben suspendirt sind. Man glaubt alsdann einen Spaltraum zwischen Blastoderm und Dotter vor sich zu haben, der von WITLACZIL für eine Furchungshöhle angesehen wurde, offenbar mit Unrecht. Ein derartiger, vielleicht als Furchungshöhle aufzufassender Spaltraum existirt allerdings; derselbe tritt aber, wie wir gleich sehen werden, zwischen Keimstreif und Blastoderm auf und stellt die primäre Leibeshöhle dar.

Zu einer ganz eigenthümlichen Ansicht über das Entoderm ist WITLACZIL in Folge fehlerhafter Beobachtung gelangt. Auch er hält für das Entoderm jene amöboiden Zellen, wie sie nach Ablauf der Gastrulation in dem hellen primären Dotter (Fig. 4—8) gefunden werden. Da er nun aber den in das Ei vordringenden secundären Dotter für eine zellige Masse hält — jedenfalls hat er die im dunklen Dotter gelegenen Entodermzellen für Kerne seiner Dotterzellen gehalten —, glaubt er beobachtet zu haben, dass der anwachsende secundäre Dotter die Entodermzellen nach dem obern Eipol zu verdrängt, und sieht die letzten Reste des Entoderms in jenen Zellen, die in dem von Dotter freien Raum am obern Eiende (Fig. 14, 16) gelegen sind. Diese Zellen sollen dann noch weiter rückgebildet werden, um schliesslich gänzlich zu schwinden, so dass am Ende nur Ectoderm und Mesoderm übrig bleiben. Die Unrichtigkeit dieses Entoderm-schwundes, aus dem er die weitestgehenden Schlüsse zieht, erhellt ohne Weiteres aus der von mir gegebenen Darstellung.

Bei der ersten Anlage des Keimcylinders liegt die zum Keimstreifen werdende Hälfte desselben dem Blastoderm ebenso dicht an, wie es bei der gegenüberliegenden Cylinderwand der Fall ist (Fig. 14, 15, 16). Bald aber tritt zwischen Keimstreif und Blastoderm ein Spalt auf (Fig. 17, 18, 19 u. f.), in welchen sofort nach seinem Erscheinen Entodermzellen hineinwandern, die zu diesem Behufe aus dem secundären Dotter heraustreten. Schon in der Fig. 16 macht sich das erste Stadium dieses Processes bemerkbar; in derselben ist der erwähnte Spalt eben angedeutet, und gleich schickt sich eine Ento-

dermzelle an (*En*), denselben auszufüllen. Weiter ist der Process in den Figuren 17, 19, 24, 29 gediehen; im ersten Bilde ist bereits eine Entodermzelle (*En*) an ihr Ziel gelangt, während andere im Begriffe stehen, ihr zu folgen; in Fig. 24 aber sind auf dem Schnitt bereits drei Entodermzellen an der betreffenden Stelle wahrzunehmen, die auf gleichem Wege hierher gelangt sind. Diese ausgewanderten Zellen sind die ersten Vorläufer einer ausgedehnten Zellenwanderung, die, wie gleich geschildert werden soll, erst später eintritt. Diese Vorläufer, die einstweilen ihren indifferenten entodermalen Charakter bewahren, sind keine absolut nothwendige Erscheinung, wie schon daraus hervorgeht, dass sie häufig (Fig. 26, 28) fehlen; auch treten sie in verschiedenen Eiern zu verschiedener Zeit auf, so dass z. B. in dem ziemlich weit vorgeschrittenen Stadium der Fig. 25 eben der erste Schritt zur Wanderung erkennbar ist. Der geschilderte Spalt-raum stellt die primäre Leibeshöhle der Aphiden dar.

Der Eintritt der erwähnten Massenauswanderung von Entodermzellen aus dem Dotter steht in engster Beziehung mit Lageveränderungen innerhalb des mittleren Keimblatts. Wir haben gesehen, dass das letztere (Fig. 38) in der Medianlinie des Keimstreifens innerhalb einer Mesodermfurche entsteht. Lange Zeit nun bleibt das Mesoderm an seiner Bildungstätte in der Medianebene des Körpers liegen, so dass man es auf medianen Längsschnitten durch das Ei (Fig. 18, 19, 24 bis 29) immer in der ganzen Längsausdehnung zur Ansicht bekommt (*Me*). Mit dem Beginn der Extremitätenbildung aber verlässt es seine ursprüngliche Lage und theilt sich in zwei Mesodermstreifen (Fig. 44), welche sich über den seitlichen zur Extremitätenbildung verwandten Theilen des Keimstreifens anordnen. Durch diese Lageveränderung des Mesoderms wird zwischen dem medianen Theil des Keimstreifens und der Serosa (Fig. 30 u. ff.) ein Raum (die Fortsetzung der vorhin wesentlich auf den Kopf beschränkten Leibeshöhle) frei, in den alsbald vom Dotter her grosse Mengen von Entodermzellen einwandern, wie man das an den Figuren 30, 31, 34, 44, 46 verfolgen kann.

Diese in die primäre Leibeshöhle eingetretenen Entodermzellen bilden nun, zusammen mit den bereits erwähnten ihnen vorangegangenen Vorläufern, ein lockeres Maschengewebe, welches besonders an den citirten Querschnitten leicht erkennbar ist; nur in der Medianebene, an der Stelle also, an der später der Mitteldarm entsteht, drängen sie sich kurz vor dem Auftreten desselben näher aneinander (Fig. 30).

Da das Mesoderm eine ganz scharf abgegrenzte Masse bildet, die sich auch durchweg dunkler färbt, sind die Zellen des Entoderms stets



mit grosser Deutlichkeit als solche zu erkennen, so dass die auf Schnitten erhaltenen Bilder weder zu Verwechslungen noch zu Zweifeln Anlass geben können.

Mit dem Beginn der Massenwanderung von Entodermzellen machen sich zugleich die ersten Anfänge der Darmbildung bemerkbar. Zunächst tritt in der Mittellinie des Körpers zwischen den Scheitelplatten und dem vorderen Ende des Keimstreifens eine rein ectodermale Einstülpung (Fig. 30) auf, welche die erste Anlage des Vorderdarms darstellt. Das Mesoderm, dessen beide Seitenstränge in der Gegend des Mundes zusammenfliessen, wird hierbei nach vorne geschlagen, so dass die Mundeinstülpung also nicht, wie es von WITLACZIL angegeben und auch abgebildet wird, von einer Mesodermschicht überkleidet ist. Nur an der vorderen, in den Zeichnungen Fig. 30, 31, 32, 34 untern Wandung des Stomodäums findet man constant das zurückgeschlagene Mesoderm (*Me*), welches an dieser Stelle mit dem am Ectoderm liegen gebliebenen Theil des unpaaren Kopfmesoderms eine auf dem Schnitte dreieckige Masse bildet, die ein deutliches Lumen (secundäre Leibeshöhle) erkennen lässt und später in die Bildung des Vorderkopfes eingeht.

Etwas später tritt nach METSCHNIKOFF und WITLACZIL eine ähnliche Einstülpung auch am hintern Ende des Keimstreifens auf, welche die Anlage des Enddarmes darstellt. Ich selbst konnte diese Einstülpung wegen der bei *Aphis pelargonii* besonders starken Krümmung des hinteren umgeschlagenen (Fig. 31, 33) Abschnitts des Keimstreifens nicht mit der nöthigen Schärfe nachweisen. An frischen Präparaten konnte ich zwar eine zum Enddarm werdende Einstülpung wahrnehmen, doch konnte ich keine so klaren Bilder erhalten, dass ich daran die näheren Details hätte verfolgen können.

Der Mitteldarm entsteht dadurch, dass sich zunächst im Kopftheil des Embryos einige Entodermzellen der Körpermitte zu einem soliden Strange an einander reihen und sich dem blindgeschlossenen Ende der Mundeinstülpung anlegen (Fig. 30). Sehr bald aber tritt im vordersten Theil des Stranges ein deutliches Lumen auf, und gleichzeitig, also zu einer auffallend frühen Zeit, bricht auch an der Spitze der Mundeinstülpung eine Oeffnung durch, sodass die Lumina von Vorder- und Mitteldarm bereits mit einander in Verbindung treten, wenn von letzterem erst der vorderste Abschnitt angelegt ist (Fig. 32). Vorder- und Mitteldarm sind durch eine sehr merkliche Differenz ihrer Zellen deutlich von einander unterschieden; ausserdem fällt die Verbindungsstelle von Mitteldarm und Vorderdarm dadurch sofort in

die Augen, dass beide an dieser Stelle im Anfang eine Knickung bilden, indem sie unter einem stumpfen Winkel einander begegnen. Ausserdem ist Anfangs der Mitteldarm von bedeutend geringerem Durchmesser als der Vorderdarm. Bemerken muss ich noch, dass der in Fig. 32 abgebildete Schnitt etwas schief geführt ist, so dass der obere Theil der Figur aus der Medianebene heraustritt. Daher ist an diesem Bilde der Zusammenhang des Mitteldarms mit dem übrigen Entoderm nicht ersichtlich. Aus der Combination der übrigen Schnitte der Serie war jedoch zu ersehen, dass die Masse der ausgewanderten Entodermzellen sich genau so verhielt, wie das in Fig. 30 der Fall ist.

Bedeutend weiter ist der Process der Darmbildung in Fig. 31 gediehen. Das Lumen des Mitteldarms lässt sich hier bereits bis in den Anfang des ersten Thorakalsegments verfolgen, von welcher Stelle an er sich nach hinten in einen soliden Entodermstrang fortsetzt. Dorsal von dem noch soliden Abschnitt des Mitteldarms sieht man bei *b* noch andre Entodermzellen gelegen, die man an andern Präparaten (Fig. 34) an dieser Stelle vermisst. Eine weitere Bedeutung kommt aber diesem Umstande keineswegs zu. Da wir an dem Querschnitt Fig. 47 rechts und links vom Darm andre Entodermzellen liegen sehen, kann es ja bei vorhandenem Raum immer einmal möglich sein, dass sie sich auch über dem Darne lagern, besonders da in späterer Zeit Entodermzellen in der ganzen Umgebung des Mitteldarms gefunden werden. Noch weiter als in Fig. 31 ist die Darmbildung in Fig. 34 fortgeschritten, in der das Lumen des Darms bereits bis in das zweite Segment des Thorax reicht. Zwar konnte ich an andern Präparaten das Darmlumen noch etwas weiter verfolgen, doch sind die betreffenden Schnitte leider so unglücklich geführt, dass ich zu ihrer Demonstration die ganze Serie hätte vorführen müssen.

Zum Schluss verweise ich jedoch noch auf die Fig. 47, welche einen Querschnitt durch den in Bildung begriffenen Mitteldarm darstellt. Derselbe ist in Höhe der Geschlechtsanlage durch das zweite oder dritte Thorakalsegment eines Embryos geführt, der wenig älter als derjenige der Fig. 46 ist. In dem Zwischenraum zwischen Keimstreif und Serosa sehen wir eine ganze Reihe von Entodermzellen liegen, die ein loses Maschenwerk darstellen. In der Mitte dieser Entodermmasse aber, genau in der Medianebene des Körpers, erkennen wir den quer durchschnittenen Mitteldarm, der an dieser Stelle noch kein Lumen besitzt, das dagegen an den weiter nach vorn liegenden Schnitten bereits mit Deutlichkeit wahrzunehmen war. Ausserdem zeigt der Darm an diesem hintersten Abschnitt noch keinen bestimmten

Contour, vielmehr zeigen seine dicht an einander gedrängten Zellen, was für seine Bildungsweise charakteristisch ist, noch zarte Protoplasmafortsätze, die mit dem benachbarten entodermalen Plasmamaschenwerk anastomosiren.

In ganz derselben Weise, wie die Entodermzellen aus dem Dotter an das Vorderende des Körpers wandern, um den vordern Abschnitt des Mitteldarms zu bilden, geht ein wenig später auch eine Wanderung von Dotterzellen an das Hinterende vor sich. Die Figuren 31 und 33 mögen diesen Vorgang erläutern. Auch hier bilden die ausgewanderten Entodermzellen über der Medianlinie einen soliden Zellenstrang, der zunächst auf dem Schnitt (Fig. 31) als eine einfache Zellenreihe erscheint. In Fig. 33 dagegen bemerkt man bereits zwei Zellenlagen über einander; ob aber die Grenze zwischen beiden dem künftigen Lumen entspricht, konnte ich nicht entscheiden, obwohl es wahrscheinlich ist. Nach vorne zu sehen wir die Zellen des hintern Abschnitts des Mitteldarms sich direct in die Zellen des jetzt bereits in Schollen zerfallenen Dotters fortsetzen.

Hier lassen mich jedoch meine directen Beobachtungen bezüglich der Entstehung des Darmtractus im Stich. Ich kann nicht angeben, in welcher Weise sich die den hintern Theil des Mitteldarms bildenden Entodermzellen der Enddarmeinstülpung anlegen; es ist indessen wahrscheinlich, dass der Process sich hier genau so abspielt, wie am Vorderende, und dass auch das Lumen in analoger Weise zum Durchbruch kommt.

Eines ist aber sicher, dass der Mitteldarm sich von zwei verschiedenen Punkten, von vorne und von hinten her, anlegt, wie das ja auch bei verschiedenen andern Insecten bereits constatirt ist, und dass der Mitteldarm in der Mitte des Körpers zuletzt fertiggestellt wird. Diesen Zusammenstoss der beiden Hälften des Mitteldarms, der nur in die Zeit der Umrollung des Embryos fallen kann, mag vielleicht WITLACZIL thatsächlich beobachtet haben, hat aber dann hieraus geschlossen, dass es sich um ein Zusammenstossen von Proctodäum und Stomodäum handle.

Wenn ich nun auch die Fertigstellung des ganzen Darmes nicht bis zum Schluss beobachten konnte, so geht doch aus dem Gesagten mit absoluter Sicherheit hervor, dass der Mitteldarm vom Entoderm, d. h. von einem Theil jener Entodermzellen gebildet wird, die aus der Masse des secundären Dotters heraustreten und theils an das vordere, theils an das hintere Körperende wandern. Vorderdarm und Enddarm

entstehen dagegen aus rein ectodermalen Einstülpungen, die Anfangs sogar des Mesodermüberzugs entbehren<sup>1)</sup>).

Bezüglich des secundären Dotters sei hier nur darauf hingewiesen, dass er nicht in den Mitteldarm eingeschlossen wird, sondern vorläufig noch in derselben Gestalt im Embryo verbleibt. Nur ist er um diese Zeit bereits in einzelne Schollen zerfallen und werden die Entodermzellen dann sowohl innerhalb der Schollen als auch zwischen denselben angetroffen.

Mit der hier gegebenen Schilderung der Entstehung des Darmkanals fallen die eigenthümlichen Angaben WITLACZIL's von selbst zusammen. Dasselbe gilt von den sehr gewagten diesbezüglichen Schlussfolgerungen des betreffenden Autors, der auf Grund seiner an *Aphis* gewonnenen Erfahrungen nicht nur sämtlichen Insecten, sondern auch den Wirbelthieren den entodermalen Character des Darmkanals nehmen möchte.

Während nun meine Untersuchungen die vollständige Unrichtigkeit der Resultate WITLACZIL's ergeben haben, finden sie sich im besten Einklang mit den bereits im Jahre 1866 von METSCHNIKOFF (37) veröffentlichten Untersuchungen.

Nach METSCHNIKOFF entsteht, ganz im Gegensatz zu WITLACZIL, der Mitteldarm auf eine ganz selbständige Weise. „Ehe sich aber dieser Theil in Form einer differenzirten Röhre bildet, findet die Ansammlung der ihn bildenden Zellen in der Mitte des Keimstreifens statt. Diese Zellenmasse, welche aus wenig von einander abgesonderten Zellen besteht, kann man gewissermaassen als ein Homologon des Schleimblatts ansehen (METSCHNIKOFF's Fig. 31). Bei weiterer Entwicklung sieht man die erwähnten Zellen sich in einen röhrenförmigen Strang gruppieren, welcher sich zuerst mit dem Oesophagus, dann aber mit dem Rectum verbindet.“

Diese hier wörtlich angeführten Beobachtungen lassen sich nun auf Grund meiner eigenen Untersuchung in folgender Weise interpretiren. Das Zellenmaterial, welches den Dünndarm zu bilden hat,

---

1) Bei der Schilderung der Entwicklung des *Aspidiotus* wirft METSCHNIKOFF die Frage auf, ob denn überhaupt dieser Hemiptere ein Mitteldarm zukomme. Ich habe mich einmal eingehender mit der Anatomie von *Aspidiotus pini* BÉ. beschäftigt und gefunden, dass der Mitteldarm diesem Thiere in der That fehlt. Der Oesophagus führt in einen birnförmigen Magen, welcher blind endigt; dasselbe ist mit dem Enddarm der Fall, der an seiner Spitze die beiden MALPIGHI'schen Gefässe trägt.

sammelt sich in der Mitte des Keimstreifens an, es ist also nicht an Ort und Stelle entstanden, wie aus dem Worte „ansammeln“ hervorgeht; dagegen ist die eigentliche Ursprungsstätte dem verdienten Forscher unbekannt geblieben. Wenn derselbe damals schon gewusst hätte, dass im Innern des Dotters bei allen Insecten zellige Elemente vorhanden sind, hätte er sicher auch die Vermuthung ausgesprochen, dass dieses den Mitteldarm aufbauende Zellenmaterial, das er selbst für ein Homologon des Schleimblatts, des Entoderms anderer Thiere ansieht, aus dem Dotter ausgewandert sei. Weiter schildert er die fragliche Zellenmasse als aus wenig von einander abgesonderten Zellen bestehend. Es giebt diese Beschreibung einen Grund mehr, zu glauben, dass METSCHNIKOFF hier die ausgewanderten Entodermzellen vor sich gehabt, die ja auch nicht isolirte Zellen, sondern ein lockeres Maschengewebe darstellen. So glaube ich, dass schon aus der METSCHNIKOFF'schen Arbeit mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit hervorgeht, dass der Mitteldarm eine entodermale Bildung ist und dass die nach dem russischen Autor das Darmepithel bildenden Zellen dieselben Gebilde sind, die nach meiner Beobachtung aus dem Dotter auswandern, um sich dann, genau wie es schon METSCHNIKOFF schildert, in der Mitte über dem Keimstreifen anzusammeln.

Für eine ganze Reihe anderer Insecten lauten die Angaben der Forscher analog. So lassen ZADDACH und nach ihm WEISMANN die Mitteldarmwand aus dem Dotter hervorgehen. Bei *Chironomus* entsteht nach WEISMANN der Mitteldarm ebenfalls als selbständige Bildung und zwar „wahrscheinlich durch Umhüllung des Dotters mit einem Blastem, aus welchem sich Zellen bilden.“ Die Dottermasse, welche bestimmt ist, in den Mitteldarm einzutreten, bildet gewissermassen die Form, über welche die Wandung des Mitteldarms gegossen wird. Das erwähnte Blastem lagert sich in seiner ganzen Ausdehnung ziemlich gleichzeitig der Dottermasse auf. Da zu dieser Zeit in der Umgebung des zum Mitteldarm werdenden Dotters sich absolut kein Zellenmaterial befindet, so war er bei dem damaligen Stande der Wissenschaft gezwungen, die Wandung des Mitteldarms durch freie Zellbildung entstehen zu lassen. Wären zu jener Zeit bereits die Untersuchungen BOBRETZKY's an Lepidopteren bekannt gewesen, so hätte unser Forscher sicher schon damals nicht verfehlt, anzunehmen, dass die über der Dottermasse sich bildende Mitteldarmwandung dadurch entsteht, dass die im Dotter vorhandenen Zellen (Entoderm) an die Oberfläche wandern, um sich daselbst zum Darmepithel an einander zu legen. In

der That hat sich WEISMANN in seiner neuesten Arbeit für eine solche Auffassung des geschilderten Vorganges ausgesprochen.

Bei *Simulia* konnte METSCHNIKOFF (37) trotz aller angewandten Mühe die Bildung der Mitteldarmwandungen nicht beobachten. „Dass sie nicht aus der inneren Schicht des Keimstreifens (also aus dem Mesoderm) entstehen, wie so oft angegeben wurde, geht schon aus dem von WEISMANN angeführten Grunde hervor, wonach es bei *Simulia* einen ebenso wie bei *Chironomus* vorhandenen Dotterstreifen giebt, welcher den Keimstreif vom Darmdotter abtrennt.“ Für die von ZADDACH und WEISMANN aufgestellte Meinung über die freie Bildung der Mitteldarmzellen hat er keinen Anhaltspunkt gefunden.

Bei *Cecidomyia* hat derselbe Autor die Bildung des Mitteldarms nicht vollständig genug beobachtet, um sie besonders anführen zu können. Jedenfalls unterliegt es nach ihm keinem Zweifel, dass sie ebenso wie bei den übrigen Insecten mit Nahrungsdotter vor sich geht.

Bei *Apis* entsteht nach BÜTSCHLI (9) die Mitteldarmwandung zuerst an der Rückenseite des Dotters in Form einer einfachen Zellhaut, die wahrscheinlich ihren Ursprung in der Nähe der beiden Enden des Keimstreifens nimmt, weil sie hier meist an Dicke vor der Mitteldarmwandung voraus ist. Ihre erste Entstehung ist ihm nicht gelungen zu sehen, doch muss er sich in Betreff derselben der von ZADDACH und WEISMANN vertretenen Ansicht anschliessen, dass sich nämlich die Mitteldarmwandung durch freie Zellbildung entwickle und nicht durch Abspaltung einer inneren Zellschicht des Keimstreifens. „Wenn auch hier letzterer Ansicht nicht das bei *Chironomus* sich findende Hinderniss entgegensteht, dass eine Dottermasse zwischen der gebildeten Mitteldarmwand und dem Keimstreifen übrig bleibt, so ist doch zu der Zeit, wo sich die Mitteldarmwandung auf der Bauchseite bildet, letztere weit von dem Keimstreif zurückgezogen, und dann ist der Umstand, dass sich die Mitteldarmwand auf der Rückenseite zuerst anlegt, vielmehr ein Argument gegen die Hypothese der Abspaltung vom Keimstreif, als für dieselbe.“

Man erkennt auch aus dieser Darstellung die Uebereinstimmung mit meinen eigenen Resultaten, wenn man nur von der Ansicht der freien Entstehung der Darmzellen absehen will, einer Ansicht, die der Autor selbst schon dahin modificirt haben wird, dass er die betreffenden Zellen von den inneren Keimzellen ableitet. Wenn GRASSI (16) auf Grund seiner ebenfalls an der Biene angestellten Beobachtungen zu dem Schluss kommt, dass jene von DOHRN, GRABER, HERTWIG und BALFOUR vertretene Ansicht, nach der das Entoderm sich von den

Dotterzellen ableitet, noch nicht genügend begründet ist, so widerspricht er hiermit nicht der von jenen Autoren und mir vertretenen Ansicht, sondern lässt lediglich den Ursprung des Entoderms in der Schwebel. Leider stand mir die definitive Arbeit (17) des Verfassers nicht zu Gebote, sodass ich nicht weiss, ob er auch in dieser zu demselben Resultat gelangt ist.

Auch DOHRN (10) leitet die Wandung des Mitteldarms von den Dotterzellen ab, während GRABER (14) einen solchen Ursprung nur wahrscheinlich machen kann.

HATSCHEK (21) giebt für die Lepidopteren an, dass das Darmdrüsenblatt vom Entoderm gebildet werde, ohne aber den Ursprung dieser Entodermzellen weiter zu erörtern. Auf dem frühesten Stadium beschränken sich diese Entodermzellen lediglich auf den vorderen Theil des Keimstreifens und bilden hier einen Zellenhaufen, der zwischen Mesoderm und Dotter gelegen ist. Beim Auftreten der MundEinstülpung legen sie sich der Wand derselben an, um später das Darmdrüsenblatt zu bilden. Man kann natürlich über den Ursprung dieser Entodermzellen verschieden denken; man kann sie im Sinne KOWALEVSKY'S vom Mesoderm ableiten, man kann aber auch, wie ich es thue, annehmen, dass sie aus dem Dotter ausgetreten sind. Für die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht spricht besonders der amöboide Character einer grossen Zahl dieser Zellen, sowie die ebenfalls an Schmetterlingen gewonnenen Resultate TICHOMIROFF'S.

Nach TICHOMIROFF (45) nämlich wird im Embryo der Seidenraupe das Epithel ebenfalls von echten Entodermzellen gebildet, die aus dem Dotter heraustreten und nach seinen Abbildungen zuerst an der Unterseite des Darmes sich epithelartig anordnen.

In demselben Sinne spricht sich auch AYERS (1) für *Oecanthus niveus* aus. Auch hier treten die mit grossen Kernen versehenen amöboiden Dotterzellen an die Oberfläche des Dotters, um auf diesem eine einfache Lage von Darmdrüsenzellen, die Darmwand, zu bilden.

Ueber *Gryllotalpa* liegen die schönen Untersuchungen KOROTNEFF'S (26) vor. Hier baut sich der embryonale Darm direct aus den grossen Dotterpyramiden auf, deren jede einen grossen Kern mit einem amöboid zerflossenen Plasmahof umgiebt. Auch hier bildet sich also der Mitteldarm aus dem eigentlichen Entoderm. Dieser embryonale Darm ist aber kein dauerndes Gebilde; vielmehr macht der ganze Darmkanal eine complicirte Metamorphose durch, von der auch das ursprüngliche Darmepithel nicht verschont bleibt. Die dasselbe darstellenden Dotterzellen fallen der Atrophie anheim, und es entsteht



innerhalb der Muscularis des Darmes ein vollkommen neues Epithel, das von den Blutzellen gebildet werden soll, die massenhaft in dem den Darm umspülenden Blute vorhanden sind. Diese Blutzellen aber nimmt Verfasser als Mesoderm in Anspruch.

Diese am Darm von *Gryllotalpa* auftretende Metamorphose kann jedoch auf unsere vergleichenden Betrachtungen von keinem Einflusse sein, denn alle bisher angeführten Autoren sprechen von dem primären Darm und nicht von dem definitiven bei der Metamorphose entstandenen Darmkanal. Ueberdies muss ich bemerken, dass bei unserer *Aphis* eine solche Metamorphose nicht eintritt und der einmal angelegte Darm in derselben Form während des ganzen Lebens des Thieres erhalten bleibt. Abgesehen davon scheint mir die Bildung neuen Darmepithels vom Mesoderm her auch nach den Beobachtungen KOROTNEFF'S noch keine so ganz ausgemachte Sache zu sein, denn wirklich beobachten konnte der Verfasser den Process der Einwanderung von Blutzellen doch wohl kaum, worauf er übrigens auch gar keinen Anspruch erhebt. Aus der Fig. 78, die KOROTNEFF als Beweisobject anführt, kann er zu einer derartigen Auffassung nur auf hypothetischem Wege gelangt sein. Eine zweite Frage ist dann noch, ob die Blutzellen wirklich mesodermalen Ursprungs sind. Mir scheinen auch die Figuren KOROTNEFF'S die viel plausiblere Ansicht GANIN'S zuzulassen, dass die definitive Epithelauskleidung des Darmes von einigen der ursprünglichen, durch rege Zelltheilung sich vervielfältigenden Darmzellen herrührt. Man hat alsdann auch nicht nöthig, anzunehmen, dass die Blutzellen die Darmmuscularis durchdringen, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen.

Den Schluss der angeführten Reihe von Arbeiten bildet die schöne Abhandlung PATTEN'S (44), der bei den Phryganiden mit grosser Klarheit feststellen konnte, dass der Mitteldarm auch hier von den Dotterzellen, also vom eigentlichen Entoderm der Gastrula, gebildet werde. Auch hier wird der Dotter in den Mitteldarm aufgenommen und die Dotterzellen brauchen nur, um das Darmdrüsenblatt hervorzubringen, an die Oberfläche des Dotters zu steigen und sich hier zu einem Epithel an einander zu legen. Es tritt hier aber der absonderliche Fall ein, dass das splanchnische Blatt des Mesoderms, welches die Darmmuscularis zu bilden hat, den Darm schon vollständig umhüllt, bevor die Dotterzellen sich zu einem geschlossenen Epithel an einander gelegt haben.

Wenn nun alle bisher genannten Autoren das Darmdrüsenblatt aus den Dotterzellen, dem eigentlichen Entoderm, herleiten und also

genau mit den Resultaten übereinstimmen, die ich an *Aphis* gewonnen habe, so lässt sich leider nicht dasselbe von den Beobachtungen KOWALEVSKY's und HEIDER's sagen.

So giebt KOWALEVSKY (27) in seiner bekannten Abhandlung über die Entwicklung der Würmer und Insecten an, dass das Entoderm vom Mesoderm geliefert werde. Am äusseren Rande der beiden Mesodermstreifen soll sich von den die untere Wand der Segmenthöhlen bildenden Mesodermzellen eine Zellschicht ablösen, die sich dem Dotter auflagert, ihn umwächst, mit einem Wort, zum Darmdrüsenblatt wird. Dasselbe behauptet KOWALEVSKY auch für *Apis*.

So viel Anerkennung nun auch die betreffende Abhandlung KOWALEVSKY's erworben hat, so erregten dennoch seine Angaben über die Bildung des Darmdrüsenblatts auf vielen Seiten Zweifel. Das mag für HEIDER (22) einen Grund mit abgegeben haben, die *Hydrophilus*-entwicklung auf diesen Punkt hin noch einmal gründlich durchzusehen.

HEIDER kommt jedoch im Wesentlichen zu keiner andern Auffassung als vor ihm KOWALEVSKY. Auch er leitet das Darmdrüsenblatt vom Mesoderm ab, ist jedoch anderer Meinung als KOWALEVSKY in Bezug auf den Ort seiner Entstehung. Während KOWALEVSKY es von den Mesodermzellen unterhalb der Segmenthöhlen ableitet, lässt HEIDER es aus der untersten Schicht jener Mesodermzellen hervorgehen, die nach der Mitte des Keimstreifens zu neben den Segmenthöhlen gelegen sind.

Neuerdings veröffentlicht KOWALEVSKY (28) auch eine Arbeit über die Muscidenentwicklung, in der er ähnliche Ansichten wie die am *Hydrophilus* gewonnenen vertritt. Hier soll die Bildung des Mitteldarms, wie das ja bei manchen Insecten der Fall ist, von zwei verschiedenen Punkten, nämlich vom vordern sowie vom hintern Ende des Keimstreifens aus, vor sich gehen. Das Stomodäum sowohl wie das auftretende Proctodäum sollen bei ihrer Einstülpung Theile des Mesoderms aufheben und diese in Form eines Uhrglases vor sich her schieben. Dieselben umschliessen allmählich den Dotter und bilden damit die Wandung des Mitteldarms.

Nur die Wichtigkeit der zu erörternden Frage kann mich bestimmen, so trefflichen Beobachtern gegenüber wie es KOWALEVSKY und HEIDER sind, einige Bedenken betreffs ihrer Resultate zu äussern, Bedenken jedoch, die lediglich durch theoretische Gründe hervorgerufen sind.

Wie erwähnt, leitet KOWALEVSKY auch für *Apis* das Darmdrüsenblatt in derselben Weise ab wie bei *Hydrophilus*. Demgegenüber weist

BÜTSCHLI, der ziemlich gleichzeitig untersucht hat, den Gedanken an eine solche Abstammung ganz entschieden von der Hand und hält ihn aus mechanischen Gründen sogar für unmöglich. Dieser Widerspruch zweier gleichzeitiger Forscher muss uns entschieden stutzig machen. Sicherlich wird hierdurch die Sachlage bei *Apis* höchst zweifelhaft, zumal, soweit mir die Resultate GRASSI'S (16) bekannt sind, auch dieser keine Entscheidung herbeiführt.

Auch die Nachuntersuchung HEIDER'S schliesst meiner Meinung nach für *Hydrophilus* noch nicht jeden Zweifel aus. Erstens fehlt ihm ein sehr kritisches Stadium, das sich zwischen seine Fig. 26 und 27 einschleibt und dann weist der Umstand, dass er mit KOWALEVSKY über den Ort des Entodermursprungs differirt, doch darauf hin, dass bei *Hydrophilus* die Entstehung des Darmdrüsenepithels nicht so klar liegt, wie es für einen scharfen Beweis doch wohl nöthig wäre. Ich kann demnach trotz der schönen Arbeit HEIDER'S die Entodermfrage bei *Hydrophilus* noch nicht als erledigt ansehen. Soviel aus den von beiden Autoren gegebenen Figuren ersichtlich, würde auch für dieses Thier die Annahme nicht so ohne Weiteres von der Hand zu weisen sein, dass die erste Anlage des Darmdrüsenblatts von den Dotterzellen herrührt.

Auch den von KOWALEVSKY über die Muscidenentwicklung gemachten Angaben muss ich mich vorläufig noch zweifelnd gegenüberstellen, da es mir aus theoretischen Gründen nicht wohl möglich erscheint, dass sich hier der Darm so ganz anders bilden soll, wie es bei der ganzen Reihe der oben angeführten Insecten der Fall ist, bei denen zum Theil die Darmbildung unzweifelhaft festgestellt ist.

Ein hinsichtlich seiner Genese noch recht unbekanntes Gebilde ist der Fettkörper. Derselbe ist bei den Aphiden ein Product des Entoderms. Bei Gelegenheit der Bildung des Mitteldarms haben wir gesehen, dass nur ein verhältnissmässig geringer Theil der aus dem Dotter ausgewanderten Entodermzellen (Fig. 47) zur Darmbildung verbraucht wird. Der ganze übrige Rest derselben, von dem noch ein kleiner Theil zur Bildung des Blutes verwandt wird, geht in den Fettkörper über. Das trifft aber nur für den vorderen Theil des Embryos zu. An dem hintern Ende des Keimstreifens ist während der Darmbildung der Raum derartig beschränkt (Fig. 31, 33), dass sich hier nicht mehr freie Entodermzellen ansammeln konnten, als eben zur Darmbildung nöthig waren. Auf Schnitten durch Embryonen nach vollendeter Umrollung treffen wir daher im Abdomen und im hintern Theil des Thorax noch keine Spur des Fettkörpers, während

derselbe im Vorderkörper bereits in Form eines Maschenwerks vorhanden ist, das in seiner Structur schon an den Bau des Fettkörpers im fertigen Insect erinnert (Fig. 51). Die Fig. 48 ist einem Horizontalschnitt durch einen solchen Embryo entnommen. Das zur Darstellung gelangte Stück des Schnittes stellt die rechts vom Darm gelegene Hälfte des Abdomens dar. Die Segmente sind nur durch schwache Verdickungen der Hypodermis (bei *Hp*), sowie durch die Lage der dorso-ventralen Muskelbündel (*m*) angedeutet. Den ganzen Raum zwischen Darm und Hypodermis finden wir nun in der Zeichnung durch secundären Dotter ausgefüllt, der jedoch in einzelne Schollen, wenn auch nur in so unvollkommener Weise abgegrenzt ist, dass er sich doch noch einigermaassen als ein einheitliches Ganze darstellt. Die Substanz des Dotters zeigt in verschiedenen Embryonen ein verschiedenes Aussehen. In einigen Fällen hat noch die ganze Substanz desselben ihr früheres dotterähnliches Aussehen bewahrt, in andern Fällen aber haben die peripheren, der Hypodermis angelagerten Theile das Aussehen eines chromatischen Protoplasmas angenommen, wie man es in jungen Eiern so gewöhnlich findet. Die körnige Structur des Dotters ist verloren gegangen und die ganze Masse in eine homogene Substanz umgewandelt, die sich mattrosa färbt und auch in ihrem Brechungsvermögen dem Eiplasma gleicht. Diese Umwandlung der Dottersubstanz in Protoplasma hat ihren Grund in der Thätigkeit der eingelagerten amöboiden Entodermzellen, die mit ihren weit verzweigten Ausläufern den ganzen Dotter wie mit einem plasmatischen Maschenwerk durchziehen. Das Bestreben derselben geht dahin, den Dotter, der lediglich eine todte Nahrungsmasse für das Ei darstellt, zu assimiliren, d. h. in plasmatische Substanz umzuwandeln und ihrer Körpermasse einzuverleiben. Da nun aber der Dotter den Entodermzellen gegenüber ein ausserordentliches Uebergewicht hat, gelingt es den eingestreuten Zellen lange nicht, des Dotters Herr zu werden. Sie bewahren daher lange Zeit ihm gegenüber einen ziemlich selbständigen Character, indem sie beliebig in dem Dottersubstrat umherwandern, ja sogar völlig aus demselben heraustreten können, um, wie wir sahen, eine ganz freie Existenz zu führen.

Im Laufe der Zeit aber häufen sich in dem Dotter die zelligen Elemente, indem sie sich in Folge reichlicher Ernährung lebhaft vermehren. Ihre Wanderlust aber dauert fort und sie finden sich daher, wie Fig. 48 zeigt, besonders in den oberflächlichen Schichten des Dotters. Hier, wo sie ausserordentlich dicht liegen, gelingt es ihnen in Folge dessen leichter, den Dotter zu bewältigen. Allmählich wird

daher in diesen Theilen der Dotter in protoplasmatische Substanz umgesetzt, wobei dann der ursprüngliche amöboide Zellenleib in der gemeinsamen zu Protoplasma gewordenen Grundsubstanz aufgeht. Im Umkreis der runden Kerne treten dann innerhalb des Plasmas Zellgrenzen auf, die Anfangs nur unvollkommen sind. Daher erscheint in Figur 48 (*F*) die Oberfläche des Dotters vielfach gelappt. Bald aber lösen sich die Lappen mit den eingeschlossenen Kernen vollständig ab und werden zu rundlichen Zellen (Fig. 49), die ebenfalls zum Aufbau des Fettkörpers dienen. Sie sind echte Fettkörperzellen, die vollkommen homolog denjenigen Entodermzellen sind, welche wir schon früher auswandern und zum Theil ebenfalls zu Fettkörperzellen werden sahen. Die scheinbare Verschiedenheit beider wird nur dadurch bedingt, dass diese schon sehr früh auswanderten und daher nicht in dem Maasse sich auf Kosten des Dotters vergrößern konnten, als es bei jenen Zellen der Fall ist, die so lange im Dotter liegen blieben, bis sie alle in ihrer Umgebung vorhandene Nahrung sich zu eigen gemacht hatten <sup>1)</sup>.

Während in Fig. 49 alle zur Ablösung gelangten Fettkörperzellen noch ein völlig homogenes Aussehen zeigen, tritt wenig später die Fettbildung ein. Zunächst treten innerhalb der Zellen einzelne Fetttröpfchen auf, die aber sehr bald derartig an Zahl zunehmen, dass dadurch das Plasma ein ganz maschiges Aussehen (Fig. 50) erlangt. Gleichzeitig mit dieser Verfettung tritt aber eine Verschmelzung der einzelnen Fettkörperzellen (Fig. 50) ein, so dass damit der Fettkörper im Abdomen den bereits früher im Vordertheil des Embryos angelegten Fettkörpermassen völlig gleich wird und ausserdem auch in seinem Bau bereits die Structur des Fettkörpers im Adult (Fig. 51) sehr deutlich erkennen lässt. So stellt also der Fettkörper schon zu dieser Zeit ein continuirliches Maschengewebe dar, in dessen Knotenpunkten die Kerne, in dessen Lücken die Fetttröpfchen liegen.

Nur im hintersten Theil des Abdomens bewahren zahlreiche Fettkörperzellen ihre frühere Selbständigkeit. Sie nehmen meist kuglige Gestalt an und werden zu den Zuckerzellen, die von den Fettzellen nur durch ihr besonderes Secret ausgezeichnet sind.

---

1) Wenn man sich in Details einlassen will, treten dem Beobachter bei der geschilderten Umwandlung des secundären Dotters in den Fettkörper so auffallende Erscheinungen entgegen, dass er Gefahr laufen könnte, mit unserer modernen Zellenlehre in Conflict zu gerathen. Dies sei hier nur angedeutet, um zu zeigen, was für Fragen hier noch ihrer Lösung harren.

Im Fettkörper des fertigen Thieres (Fig. 51) findet man hier und da in demselben zerstreut einzelne Zellen von rundlicher Gestalt und homogenem Plasma, Zellen also, die von dem feinen Maschengewebe des übrigen Fettkörpers sich sofort durch ihr abweichendes Aussehen auszeichnen. Auch diese Zellen sind ihrem Ursprunge nach echte Fettkörperzellen, in denen jedoch abnormer Weise kein Fett aufgetreten ist.

Die centralen Theile des secundären Dotters, die nicht zur Fettkörperbildung verbraucht werden, bewahren genau ihr früheres Aussehen, sie enthalten nach wie vor einzelne amöboide Zellen, von denen gelegentlich einzelne auswandern, um zu Blutzellen zu werden. Der secundäre Dotter geht sogar in das erwachsene Thier über, um zeitlich erhalten zu bleiben. Er findet sich später gewöhnlich in zwei jederseits vom Darm gelegenen Strängen angeordnet. Eine Function desselben kann ich nur darin sehen, dass er dem Thiere als Regulator zum Zweck einer regelmässigen Fortpflanzung dient. Zu Zeiten, wo Nahrungsmangel eintritt, ja die Nahrungszufuhr ganz aufhört, wird der secundäre Dotter als Reservevorrath angegriffen und das Thier somit in den Stand gesetzt, noch Dauereier zu produciren, welche die Erhaltung der Art während ungünstiger äusserer Lebensbedingungen ermöglichen.

Mit dem entodermalen Ursprung des Fettkörpers bei *Aphis* stimmt sehr schön die Angabe WEISMANN'S (46) für *Chironomus*, nach welcher der Fettkörper aus jenen Dotterstreifen entsteht, welche in der Leibeshöhle zu beiden Seiten des Darmtractus liegen und nicht in letzteren eingeschlossen werden.

Nach demselben Autor sollen sich dagegen die Lappen des Fettkörpers bei *Musca* direct aus der tiefen Zellenschicht des Embryos, also aus jener Keimschicht bilden, welche wir als Mesoderm bezeichnen. Dieser Widerspruch ist aber wohl nur durch mangelhafte Beobachtung zu erklären.

Nach METSCHNIKOFF (37) entstehen bei *Aphis* die ersten Fettkörperzellen im Kopftheil des Embryos in Form kleiner, unregelmässig gestalteter Zellen mit homogenem, grün gefärbtem Inhalt. Erst später kommen in diesen Zellen feine Körnchen zum Vorschein, welche dem ganzen Organ ein dunkleres Aussehen verleihen. Aus dem Kopfe verbreitern sich die Fettkörperzellen an beiden Seiten des Metathorax, wie es auf seinen Figuren 29 und 30 zu sehen ist. Aus diesen und den folgenden Abbildungen, sowie aus seiner Beschreibung der jungen Fettkörperzellen geht ganz zweifellos hervor, dass er die von mir als

ausgewanderte Entodermzellen geschilderten Elemente vor sich gehabt, dieselben Gebilde also, welche auch nach mir den Fettkörper bilden. Wenn jedoch METSCHNIKOFF diese amöboiden Wanderzellen nicht aus dem secundären Dotter ableitet, so ist er im Irrthum.

Dass auch WITLACZIL den Fettkörper vom Mesoderm ableitet, kann uns natürlich nicht Wunder nehmen, da nach ihm ja *Aphis* ihr Entoderm bereits auf einem sehr frühen Stadium verloren hat. Die nähere Beschreibung des Processes ist aber so oberflächlich gehalten, dass man schon deswegen auf unsichere Beobachtung schliessen kann. Ueberdies belegt der Verfasser seine Worte durch keinerlei Abbildung, die doch bei sieben Tafeln wohl zu erwarten wäre; man muss daher dem Autor blind vertrauen, wenn er p. 590 sagt: „An der Mesoderm-schicht unter der Hypodermis beginnt die Differenzirung am Kopfe, indem ihre Zellen theils mit einander verwachsend Längsmuskeln bilden, theils indem sie grösser werden und später Fetttröpfchen zur Absonderung bringen, den Fettkörper bilden“. Ebenso wenig Beweis liegt in den Worten (p. 596): „Die übrige Muskulatur und der Fettkörper erlangen jetzt auch ihre definitive Ausbildung. Man kann beobachten, dass aus derselben, den Embryo unter der Haut umgebenden Mesoderm-schicht neben einander Längsmuskeln, Fettzellen und am Rücken das Herz entstehen.“ Ich muss hierzu noch bemerken, dass die Mesodermzellen längst in die Bildung der Muskulatur eingegangen sind (Fig. 48, 43), bevor im Abdomen die Bildung des Fettkörpers anhebt.

Während bei den Lepidopteren nach TICHOMIROFF (45) sich der Fettkörper ebenso wie bei *Aphis* aus den entodermalen Dotterzellen bildet, scheinen die von KOROTNEFF (26) bei *Gryllotalpa* geschilderten Vorgänge einer solchen Entstehung zu widersprechen, indem hier der Fettkörper aus dem Mesenchym hervorgeht. Wenn man aber bedenkt, dass sein Mesenchym eigentlich nichts weiter ist, als verspätet aufgetretene Entodermzellen, so hebt sich dieser Widerspruch mit Leichtigkeit.

Schliesslich entsteht auch nach AYERS (1) bei *Oecanthus niveus* der Fettkörper aus dem Dotter.

Auch das Blut ist eine Bildung des Entoderms. Es entsteht bei *Aphis* sowohl innerhalb des Herzens als auch frei in der Leibeshöhle aus entodermalen Wanderzellen, die früher oder später aus dem Dotter hervorgetreten sind. Da die Angaben der Autoren hinsichtlich der Blutbildung noch sehr weit auseinandergehen, indem die Einen es



vom Entoderm, die Andern aber ebenso entschieden vom Mesoderm ableiten, ist eine Discussion der verschiedenen Angaben noch ohne Erfolg.

## 2. Das Mesoderm.

Schon S. 216 wurde gezeigt, dass das Mesoderm nicht, wie WITLACZIL irrthümlicher Weise annimmt, durch blosse Abspaltung aus dem Ectoderm hervorgeht. Querschnitte durch den Keimstreifen von Embryonen, bei denen sich die obere Oeffnung des Keimcylinders noch nicht geschlossen hat (Fig. 38), zeigen, dass sich längs der Medianlinie des Keimstreifens von der noch offenen Stelle des Blastoporus an bis zum Uebergang des Keimstreifens in das Blastoderm eine, wenn auch äusserlich wenig deutliche Mesodermfurche hinzieht, innerhalb welcher das mittlere Keimblatt seine Entstehung nimmt. Ich habe schon bei Gelegenheit der theoretischen Betrachtungen über die Gastrula darauf hingewiesen, dass diese Furche an derselben Stelle auftritt, an der ehemals die durch das Auswachsen des Keimstreifens sehr in die Länge gezogene Schlussnaht des Blastoporus gelegen war, falls dieselbe nicht schon eher durch Verwachsung unkenntlich geworden ist.

Fig. 38, die einen Querschnitt durch den untern Theil eines jungen Keimstreifens darstellt, erläutert die Art und Weise, wie das Mesoderm innerhalb der Furche entsteht. Es findet eine förmliche Invagination statt, die jedoch etwas anders verläuft als bei vielen andern Insecten. Sie geht nicht, wie das in so ausgeprägter Weise z. B. bei *Hydrophilus* der Fall ist, in Gestalt eines eingestülpten hohlen Rohres vor sich, sondern es wird eine mediane solide Zellennasse durch das stärkere Wachsthum der seitlichen Partien des Keimstreifens gleichsam in das Eiinnere vorgepresst. In den Figuren 37 *a-c* hat sich dieser Process bereits vollzogen, noch aber zeigt das Ectoderm die Spuren der geschlossenen Mesodermfurche. Die letzteren erhalten sich übrigens an der Innenseite des Keimstreifens noch so lange, als das Mesoderm median gelagert bleibt, und zwar in der Regel mit grösserer Deutlichkeit, als das gerade in Fig. 37 der Fall ist. So stellt Fig. 39 einen Querschnitt durch einen Embryo dar, der ungefähr das Alter des in Fig. 29 abgebildeten haben mag. Der Schnitt ist durch die Gegend der Genitalanlage gegangen und enthält natürlich zwei Querschnitte des Keimstreifens; der eine obere (*Kstr*<sub>1</sub>) entstammt dem aufsteigenden, der andere (*Kstr*<sub>2</sub>) dem absteigenden Theil desselben. Auf beiden Schnitten hat das Mesoderm noch seine ursprüngliche Lage behalten und lagert in einer scharfen Vertiefung des Ectoderms der Bauchplatte, welche Rinne noch mit grosser

Deutlichkeit auf den stattgehabten Invaginationsprocess hinweist. Dasselbe Verhältniss kehrt in Fig. 40 wieder, welche einen Embryo vom gleichen Alter im Frontalschnitt zeigt, auf dem der Keimstreif an drei verschiedenen Stellen getroffen wird.

Wenn wir alle Abbildungen bis Fig. 26 incl. auf die Anordnung des Mesoderms hin genauer ansehen, so finden wir, dass dasselbe nur auf den eigentlichen Keimstreifen beschränkt ist. In Fig. 27—29 dagegen bemerken wir, dass sich der Mesodermstrang nach unten umbiegt und sich weit in den Kopf hinein unter die Scheitelplatte fortsetzt. Querschnitte durch frühe (Fig. 37, 38) sowie durch ältere Stadien (Fig. 40, 41, 42) zeigen uns jedoch, dass die Mesodermfurche der Bauchplatte selbst sich nicht in den Kopf hinein fortsetzt, und ergeben ferner keine Andeutung davon, dass das Mesoderm hier etwa durch Abspaltung vom Ectoderm gebildet sei. Hieraus geht wohl mit Sicherheit hervor, dass das Kopfmesoderm seinen Ursprung überhaupt nicht an Ort und Stelle nimmt, sondern dass es durch ein einfaches Auswachsen des ventralen Mesodermstranges in den Kopf hinein entstanden ist.

Wir haben bisher Querschnitte des Keimstreifens aus den verschiedensten Körperregionen kennen gelernt. Alle zeigten uns das Mesoderm als eine unpaare, in der Medianlinie über dem Keimstreifen gelagerte Zellenmasse. Wenn wir daher den stark gekrümmten Keimstreifen einer *Aphis* aufrollen und von der Fläche ansehen könnten, so würde sich die gesammte Masse des Mesoderms über dem Keimstreifen als ein medianer Zellenstrang repräsentiren. Nach dem bisher Gesagten und nach den Fig. 27, 28, 29 und 40 müsste man annehmen, dass er sich in derselben Form auch in den Kopftheil des Embryos fortsetzt; dem ist jedoch nicht so. In den Figuren 41 *a-c* führe ich eine Serie von Schnitten durch diesen Körpertheil vor, die frontal, d. h. parallel zur Schnittrichtung der Fig. 40, geführt sind. Der erste Schnitt Fig. 41 *a* ist durch die Gegend des ersten Körpersegments (vergl. Fig. 29) gegangen und zeigt allerdings, dass der Mesodermfortsatz des Kopfes in seinem Anfangstheil bis in die Gegend hinter dem Munde unpaar ( $Me_1$ ) ist. Der nächste Schnitt, Fig. 41 *b*, jedoch, der durch das zweite Segment gegangen ist, zeigt bereits, dass der Mesodermfortsatz nach beiden Seiten in zwei Lappen auseinandergewichen ist, welche der Zweitheilung der Scheitelplatte entsprechen und die Medianlinie des Kopfes frei lassen. In dem noch weiter nach hinten geführten Schnitt *c* ist das Mesoderm völlig verschwunden und nur rechts in der Figur ist noch ein kleiner Zipfel des linken Mesodermklappens getroffen.

Hiernach zeigt das Mesoderm von der Fläche folgendes Bild. Es zieht sich als ein medianer unpaarer Zellenstrang über die ganze Bauchplatte hin, setzt sich ebenso unpaar in den Kopf bis in den hintern Theil der Mundgegend fort, um sich dann in zwei Seitenlappen zu theilen, die später in die Antennenanlagen eintreten.

Die nächsten Veränderungen des Mesoderms gehen Hand in Hand mit der Segmentirung des Körpers. Diese beginnt damit, dass, wenn man den Embryo von der Bauchfläche ansieht, Querstreifen auf dem Keimstreifen auftreten, welche die ersten Andeutungen der Segmentgrenzen darstellen. Aus der Betrachtung eines medianen Längsschnitts durch ein solches Stadium (Fig. 29) geht hervor, dass diese Querlinien dadurch hervorgerufen werden, dass sich segmentweise das Ectoderm nach aussen vorwölbt und das Mesoderm in der Mitte des Segments eine bedeutende Verdickung erfährt, während es intersegmental zu einer dünnen Lamelle verjüngt wird, ja stellenweise sich ganz von den Segmentgrenzen zurückzieht. Diese Segmentirung des Körpers geht von vorne nach hinten vor sich, so dass man in Fig. 29 bereits sämtliche Segmente des Kopfes und Rumpfes angelegt findet, während der absteigende abdominale Theil des Keimstreifens noch keine Spuren einer Segmentirung erkennen lässt.

Die weitere Entwicklung des Mesoderms studirt man am besten auf Querschnitten. In Fig. 43 hat dasselbe in dem oberen Keimstreif-Querschnitt bereits angefangen, sich mehr als früher über der Bauchplatte auszubreiten, während der darunter liegende Querschnitt durch den abdominalen Keimstreifen noch ganz die alten Verhältnisse aufweist. In Fig. 44 jedoch hat sich der mediane Mesodermstrang in zwei Hälften getrennt, die sich rechts und links von der Medianlinie angeordnet haben. Gleichzeitig ist hiermit jede Spur der Mesodermfurchung verloren gegangen, ein Process, der in Fig. 43 bereits angebahnt wurde. Diese Trennung des medianen Mesodermstrangs in zwei Seitenhälften geht in gleicher Weise längs des ganzen Keimstreifens vor sich mit alleiniger Ausnahme des Kopf-Mesoderms, das von diesem Process ganz unberührt bleibt. Von der Fläche gesehen hat natürlich jetzt das Mesoderm ein ganz anderes Aussehen angenommen. Es stellt sich jetzt in Gestalt zweier symmetrischer Zellstränge dar, die beide parallel zur Medianebene verlaufen, in der Gegend des künftigen Mundes sich aber wieder vereinigen, um sich noch weiter nach vorne abermals in zwei Seitenlappen zu theilen. Vervollständig wird diese Beschreibung durch den Zusatz, dass die beiden Mesodermstränge im Bereich der Bauchplatte entsprechend den Kör-

persegmenten segmentale Verdickungen und intersegmentale Verjüngungen zeigen.

In engster Verbindung mit diesen Veränderungen des Mesoderms schreitet die weitere Ausbildung der Segmente sowie die Bildung der Extremitätenanlagen weiter vor. Die Extremitäten entstehen auch bei *Aphis* als segmentweise auftretende Ectodermausstülpungen der seitlichen Theile des Keimstreifens. In Fig. 44 sind sie im ersten Stadium ihrer Entwicklung begriffen; wenn wir das Bild mit Fig. 43 vergleichen, finden wir, dass die äusseren Ränder der Bauchplatte sich nach aussen stark vorzuwölben beginnen und dadurch auf ihrer Innenseite eine Concavität schaffen, in welche das Mesoderm des betreffenden Segments hineinsinkt, diese Höhle als einfache Schicht auskleidend. In Fig. 45 ist die Ausstülpung bedeutend weiter gediehen; die concave Innenseite der vorigen Figur ist zu einem wohl ausgesprochenen Hohlraum geworden, der auf dem Querschnitt eine ungefähr dreieckige Gestalt hat. Da das Mesoderm dem Ectoderm dicht anliegt und dem Auswachsen des letzteren beständig folgt, macht es natürlich dieselben Faltungen des Ectoderms mit und ist in Folge dessen ganz in die Extremitätenausstülpung hineingesunken, so dass es die innere Wandung der Extremitätenhöhle bildet. Dieser vom Mesoderm umschlossene Hohlraum, der nur nach dem Innern des Körpers zu eine Oeffnung zeigt, stellt die erste Anlage der secundären Leibeshöhle dar.

In ganz derselben Weise entwickelt jedes Körpersegment ein Paar von Extremitäten, die jedoch im Abdomen nicht über die ersten Anlagen hinaus kommen, wie wir sie in Fig. 44, 46 *Kstr*<sub>2</sub> antreffen. Im Allgemeinen kann man wohl sagen, dass das Auftreten der Extremitäten von vorne nach hinten vor sich geht, jedoch scheinen mir hiervon die Thorakalextrimitäten eine Ausnahme zu machen, die ein wenig den Kopfsegmenten voraus sind.

Aehnlich ist das Schicksal jenes Kopffortsatzes des Mesoderms. Der unpaare mediane, in der Gegend des Mundes gelegene Theil desselben (Fig. 29) wird beim Auftreten der Mundeinstülpung (Fig. 30, 31, 32, 34) nach vorne umgeschlagen und umschliesst hier dann vor dem Munde einen ähnlichen Hohlraum, wie wir das bei den Extremitäten gesehen haben. Auch dieser Hohlraum stellt einen Theil der secundären Leibeshöhle dar und zeigt ebenfalls nach dem Körperinnern zu eine Oeffnung. Fig. 34 *b* zeigt das Stomodäum mit der davor liegenden unpaaren Mesodermhöhle des Kopfes im Querschnitt. Da gleichzeitig mit dem Auftreten des Stomodäums das vor dem Munde gele-

gene Ectoderm sich zu dem unpaaren Vorderkopf (*vk* Fig. 30, 31, 32, 34) auszieht, sinkt auch dies unpaare Kopfmesoderm sammt der von ihm umschlossenen Leibeshöhlenanlage mit in die Ausstülpung des Vorderkopfes hinein.

Die Antennen treten etwas später auf als die Mundextremitäten; sie entstehen präoral und zwar ebenfalls durch Ausstülpung des Ectoderms. Sie nehmen die beiden Seitenlappen des Kopfmesoderms in sich auf, welche in jeder Antenne gleichfalls einen als Leibeshöhle zu deutenden auf einer Seite offenen Hohlraum umschliessen.

Die Anlage der secundären Leibeshöhle geschieht also bei unsern Blattläusen nicht, wie das bei den meisten bisher in ihrer Entwicklung genauer bekannt gewordenen Insecten der Fall ist, indem innerhalb eines mehrschichtig gewordenen Mesoderms segmentweise Spalträume auftreten, die zu einer allseitig begrenzten Segmenthöhle auswachsen, sondern dadurch, dass in Folge der Extremitätenbildung die einfache Zellschicht des Mesoderms gleichfalls eine Faltung erfährt, wodurch Hohlräume entstehen, die nach dem Innern des Körpers zu eine spaltförmige Oeffnung zeigen. Bei *Aphis* werden demnach die ersten Spuren der von den Anneliden ererbten Leibeshöhle erst innerhalb der Extremität sichtbar. Am meisten Aehnlichkeit hat dieser Bildungsmodus noch mit den von PATTEN (40) bei den Phryganiden beschriebenen Verhältnissen.

Solcher nur theilweise geschlossenen Segmenthöhlen existiren demnach im Kopf des Embryos im Ganzen neun; zwei in den Antennen, eine im Vorderkopf, sechs in den Mundextremitäten. Ebenso wohl ausgebildet sind die Segmenthöhlen in den drei Paar Extremitätenanlagen des Thorax. Anders im Abdomen. Da die abdominalen Extremitäten der Vorfahren im Aphidenembryo nur durch ganz leichte Vorwölbungen der Bauchplatte angedeutet werden (Fig. 44, 46 *Kstr*<sub>2</sub>), kommt es hier zur Bildung so vollständig umgrenzter Segmenthöhlen überhaupt nicht. Schwache Andeutungen derselben erkennt man im Abdomen nur in der Concavität des die Extremitätenrudimente auskleidenden Mesoderms (Fig. 46 *Me*<sub>1</sub>).

Die zusammenhängende vollständige Leibeshöhle wird nun dadurch gebildet, dass das in den Extremitäten gelegene Mesoderm weiter auswächst. Hierbei schiebt sich die ventrale Mesoderm lamelle von den gegenüberliegenden Extremitäten her über das Bauchmark hinweg, welches noch lange dem Ectoderm unmittelbar anliegt, bis die gegen einander wachsenden Mesoderm lamellen in der Medianebene des Körpers zusammentreffen und verschmelzen.

In ähnlicher Weise kommt auch an der Dorsalseite des Körpers ein Peritoneum zu Stande. In dem gleichen Maasse, wie das Ectoderm sich weiter nach oben ausdehnt, um den Rücken des Embryos zu bilden, rücken auch die dorsalen Mesodermwände der in den Extremitäten gelegenen Segmenthöhlen weiter vor, so dass mit dem Schluss des Rückens auch die Leibeshöhle allseitig geschlossen würde, wenn nicht schon vorher das Peritoneum eine vollständige Umwandlung erführe.

Dass die Peritonealhöhle des Darms nicht in der Weise und auch nicht zu so früher Zeit entsteht, wie WITLACZIL es angiebt, wurde schon erwähnt. Sowohl der Mitteldarm wie die beiden ectodermalen Einstülpungen, welche Enddarm und Munddarm bilden, sind von Anfang an ganz ohne jeden Mesodermüberzug. Derselbe tritt erst nachträglich auf und zwar geht seine Bildung, wie das ja auch nach WITLACZIL'S Darstellung zutreffend wäre, von zwei Punkten, vom Munde und vom After, aus. Sobald die aus den Extremitäten sowie aus den Antennen und dem Vorderkopf heraustretenden Mesoderm lamellen beim Mund und After auf einander stossen, schieben sie sich beim weiteren Wachsthum über den Darmtractus und überziehen somit allmählich den ganzen Darm mit einer Haut, die zur Peritonealhülle des Darms wird.

In der so gebildeten secundären Leibeshöhle liegen ausser dem Darm noch die Zellen des in Bildung begriffenen Fettkörpers, der secundäre Dotter sowie die Keimdrüsen, welche aber sämmtlich des peritonealen Ueberzugs entbehren. Die erst später angelegten aus einer Ectodermeinstülpung hervorgehenden Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates werden dagegen vom Mesoderm überzogen.

Das Bauchmark liegt anfangs dem Ectoderm unmittelbar an; erst relativ spät entsteht zwischen beiden ein Zwischenraum, in den Mesoderm und Fettkörper-elemente hineindringen.

Wir haben gesehen, dass schon vor dem Auftreten der eben beschriebenen Leibeshöhle eine andere primäre Leibeshöhle existirte, die vielleicht als eine Furchungshöhle aufgefasst werden kann. Die Wandungen dieser primären Leibeshöhle wurden einerseits vom Keimstreifen, andererseits von Scheitelplatte und Serosa gebildet und umschlossen jene entodermalen Wanderzellen, aus denen sich später Mitteldarm, Fettkörper und Blut bildet. Wir sahen aber, dass diese ursprüngliche Leibeshöhle nicht von Bestand war, dass sie einer secundären Leibeshöhle Platz macht, welche, wenn auch in stark veränderter Form von den Anneliden ererbt wurde. Sie wird segmental

angelegt und besitzt rein mesodermale Wandungen. Auch diese Leibeshöhle ist vergänglich, indem ihre Wandungen, die allein den Character einer Höhle bedingen können, dem Zerfall anheim fallen. Das tritt wahrscheinlich schon ein, bevor sich das Peritoneum dorsal vollständig geschlossen hat. Wenigstens konnte ich nie Bilder erhalten, die ein continuirliches Rückenperitoneum zeigten, während der ventrale Schluss sich constatiren liess. Der Zerfall wird dadurch herbeigeführt, dass sich die Mesodermelemente in Gruppen und Zellreihen anordnen, die sich zu den Muskeln umbilden. Die Rolle, welche früher das Peritoneum übernahm, vertritt jetzt der Fettkörper. Derselbe dringt überall zwischen die Muskelanlagen hindurch und legt sich der Hypodermis dicht an, wie es auch im fertigen Thier (Fig. 51) der Fall ist. Der Hohlraum, den der Fettkörper umgiebt, stellt die definitive Leibeshöhle dar.

Nur die Peritonealhülle des Darmes behält ihren ursprünglichen Character bei; man sieht dieselbe daher (Fig. 50) am Mund und After ganz plötzlich aufhören.

Wie erwähnt, werden die Mesodermelemente des zerfallenden Peritoneums zum Aufbau der Muskeln verwandt. Dieselben legen sich, wie das schon von METSCHNIKOFF, WEISMANN und BÜTSCHLI geschildert wurde, reihenweise aneinander (Fig. 49) und lassen schon bei dieser Anordnung im Grossen und Ganzen die Form des fertigen von Segmentgrenze zu Segmentgrenze ziehenden Längsmuskels erkennen. Die Zellenleiber verschmelzen mit einander, und allmählich tritt die Differenzirung in Muskelsubstanz ein. Obwohl ich auch in die Details des Vorganges eingegangen bin, vermeide ich doch eine ausführliche Schilderung, weil meine Resultate noch der Controle an andern Objecten bedürfen. Die Muskeln der fertigen *Aphis* (Fig. 51) zeigen dadurch ein charakteristisches Aussehen, dass ihr Sarcolemma (dessen Bedeutung als Sarcolemma mir aber nach der Genese zu urtheilen nicht ganz zweifellos ist) eine ausserordentliche Mächtigkeit erlangt und bewahrt und innerhalb der contractilen Substanz Spuren von Myoblasten nicht mehr nachzuweisen sind.

Ueber die Entstehung des Herzens sind meine Untersuchungen ziemlich dürftig. Soviel ich jedoch sehen konnte, entsteht dasselbe nicht, wie das nach WITLACZIL der Fall sein soll, als ein Strang von Mesodermzellen, der anfangs solide ist, durch Theilung seine Zellen vermehrt und, indem er sich aushöhlt, wahrscheinlich die Blutkörperchen entstehen lässt. Auch ich fand das Herz bereits auf einem Stadium angelegt, das dem Stadium XXVII oder XXVIII WITLACZIL'S



entspricht. Das Herz war aber zu dieser Zeit kein einfacher Zellenstab, sondern ein hohles Rohr, dessen ausserordentlich zarte Wände aus ganz flachen Zellen gebildet werden (Fig. 50) und von WITLACZIL übersehen wurden. Das Lumen dieses Rohres fand ich nun ganz vollgepfropft mit amöboiden Blutzellen, die so auffallend den aus dem Dotter ausgetretenen Entodermzellen glichen, dass ich kein Bedenken trage, sie von diesen abzuleiten. Ich zweifle um so weniger an der Richtigkeit einer derartigen Ableitung, als sich zu dieser Zeit überall in der Leibeshöhle in den Lücken zwischen den verschiedenen Organen einzelne amöboide Blutzellen umhertreiben, die wohl nur als ausgewanderte Dotterzellen aufgefasst werden können. Auf dem in Fig. 50 gegebenen Längsschnitt bemerkte ich unterhalb der eigentlichen Gefässwand noch eine zweite Hülle, die nach hinten in die Wandung des Herzens überzugehen schien, über deren Entstehung ich aber ebenso wenig sagen kann wie über jene Vorgänge, die zur ersten Anlage des ganzen Herzens führen.

Ich schliesse hier die Schilderung der Anlage der Geschlechtsorgane an, obwohl der mesodermale Character derselben mehr als zweifelhaft ist.

Polzellen, wie sie bei andern Insecten beobachtet sind, kommen bei den Aphiden nicht vor. Trotzdem werden die Geschlechtsdrüsen schon zu ausserordentlich früher Zeit angelegt. Bezüglich des Zeitpunkts ihrer Entstehung ist zu merken, dass sie nie früher auftreten, als bis der Keimstreif in seiner ersten Anlage vorhanden ist und dass sie stets vor dem Mesoderm auftreten. Damit ist der Zeitpunkt ihres Erscheinens ziemlich genau festgelegt.

Zu der Zeit, wo die Zellen des cylindrischen Keimstreifens noch einen indifferenten Character zeigen und noch keine Spur einer beginnenden Mesodermbildung erkennbar ist, fangen eine Anzahl jener Zellen, welche den oberen Theil der verdickten Cylinderwand bilden, an, an Grösse besonders zuzunehmen (Fig. 15) und sich durch Theilung lebhaft zu vermehren (Fig. 16). Diese vergrösserten Zellen stellen die erste Anlage der Keimdrüsen dar. Dieselben liegen in der Medianebene des Körpers als ein unpaarer, Anfangs ziemlich unregelmässiger Zellencomplex (Fig. 15, 18, 19), der sich jedoch früher oder später (Fig. 16, 17, 24) zu einem rundlichen Körper abrundet, dessen Elemente sich durchweg etwas matter färben als die Zellen des Keimstreifens und des späteren Mesoderms.

Erst nach der Anlage der Genitalzellen tritt das Mesoderm auf, sodass in Folge dessen die Geschlechtsanlage bald nicht mehr dem

Ektoderm des Keimstreifens dicht anliegt, sondern beide durch eine Lage von Mesodermzellen geschieden werden (Fig. 24ff).

Obwohl nun in manchen Fällen (Fig. 18, 19) die jungen Mesodermzellen der Gestalt nach den polyëdrischen Geschlechtszellen ausserordentlich gleichen, so lässt doch der verschiedene Grad der Färbung (Fig. 19) beide stets wohl von einander unterscheiden. Je älter der Embryo wird, desto mehr tritt auch eine Grössendifferenz zwischen beiden hervor, indem die Mesodermzellen schnell durch Theilung kleiner werden, die Genitalzellen aber ihre ursprüngliche Grösse bewahren.

Die frühe Entstehung der Geschlechtsanlage macht es ziemlich unmöglich, über ihre Zugehörigkeit zu einem der drei Keimblätter zu entscheiden. Der Umstand, dass ihre Zellen nicht wie das Mesoderm innerhalb der Mesodermfurchung durch Invagination entstehen, scheint mir einen bestimmt mesodermalen Character auszuschliessen. Da sie direct aus der Umwandlung gewisser Zellen des Keimstreifens hervorgehen, kann man sie mit viel mehr Recht als Ektodermgebilde in Anspruch nehmen. Ich glaube jedoch, wir haben es hier mit indifferenten Elementen zu thun, die, auf der Uebergangsstelle der drei Keimblätter in einander gelegen, keinem derselben direct zuzurechnen sind. Eine solche Anschauungsweise würde am besten mit der Entstehung der Geschlechtsdrüsen bei andern Insecten aus Polzellen harmoniren, die ja bereits auftreten, bevor überhaupt von Keimblättern die Rede sein kann.

Die hier gegebene Darstellung von dem Auftreten der Geschlechtsanlage entspricht im Ganzen den Angaben, welche bereits von METSCHNIKOFF und WITLACZIL gemacht sind. Der letztere lässt jedoch die Genitalzelle aus der Theilung einer einzigen Zelle hervorgehen, die sich vom Keimstreifen ablöst, rapid wächst und sich durch Theilung vermehrt. WITLACZIL will nämlich manchmal nur eine grosse Zelle an jener Stelle gefunden haben, an der bei andern Embryonen eine grössere Anzahl kleiner Genitalzellen gelegen war, und vermuthet deshalb, dass diese durch Theilung aus jener grossen Zelle entstanden sind. Obwohl nun ein solcher Ursprung mir aus theoretischen Gründen sehr wohl zusagen würde, habe ich doch keinerlei Anhalt für diese Anschauung gefunden. Nie fand ich eine einzelne Genitalzelle, sondern immer gleich mehrere vor, so dass ich der Angabe WITLACZIL's kein grosses Vertrauen entgegenbringen kann, trotzdem ja die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass ich gerade das kritische Stadium ver-

passt habe, obwohl das bei der grossen Zahl der untersuchten Embryonen kaum verständlich wäre.

Betreffs der weiteren Entwicklung der Genitalanlagen kann ich den Angaben meiner beiden Vorgänger wenig Neues hinzufügen. Die ursprünglich rundliche Geschlechtsanlage wächst besonders in die Quere und nimmt an Embryonen, deren Mitteldarm sich anzulegen beginnt, die Gestalt einer hufeisenförmig gebogenen Wurst an, deren freie Hörner nach hinten sehen. Wie ein Querschnitt durch den vorderen Theil der Anlage (Fig. 46) zeigt, erfährt dieselbe gleichfalls eine leichte Krümmung ventralwärts. Hierauf zerfällt die ganze Genitalanlage gleichzeitig in eine Summe rundlicher Zellhaufen, welche sich jederseits von der Medianebene des Körpers zu gleichen Theilen anordnen und die jungen Endfächer darstellen. Diese erweisen sich bereits mit einem Epithelüberzug versehen, über dessen Ursprung ich nur soviel mit Bestimmtheit sagen kann, dass er nicht vom Mesoderm geliefert wird, also kein Peritonealepithel ist, wie BRASS (8) vermuthete. Diese epitheliale Hülle zieht sich nach vorne in die Endfächer, nach hinten in die Ausführgänge aus, die anfangs noch ohne Lumen, jederseits zu einem gemeinsamen Eileiter zusammenfliessen, welcher sodann mit einer unterhalb der Afteröffnung auftretenden unpaaren Ektodermeinstülpung in Verbindung tritt.

WITLACZIL hat aus meiner Arbeit über die Bildung des Eies und Blastoderms bei den Aphiden herausgelesen, dass ich mit BRASS die äussere Hülle des Endfachs sowie der späteren Eiröhre für peritoneales Gewebe halte. Ich möchte gegenüber einer solchen Behauptung doch darauf hinweisen, dass der betreffende Autor hier nicht ganz dem Sinne gemäss referirt hat. Ich habe mich vielmehr, da ich die Entstehung dieser Hülle nicht beobachten konnte, etwas vorsichtiger ausgedrückt, als WITLACZIL das zu thun pflegt. Ich sage über diese Hülle wörtlich folgendes: „Ueber den Ursprung der Zellen des Epithels kann ich leider keine Angaben machen, so dass ich in Folge dessen auch nicht sagen kann, ob sie dem Eiröhrenepithel der übrigen Insecten entsprechen oder nicht. Die Ansicht von BRASS, der diese Zellschicht als ein peritoneales Epithel bezeichnet, weil sie seiner Meinung nach der Hülle der MALPIGHI'schen Gefässe, des Darms und der Tracheen etc. entspricht, scheint mir sehr viel für sich zu haben. Besonders spricht der Umstand sehr für ihn, dass diese Schicht auch das ganze Eifach mit überzieht, sich direct in den Endfaden fortsetzt und schon zu einer Zeit angelegt und als Umhüllungsschicht scharf von dem Inhalt des Endfachs abgegrenzt ist, wo von dem ganzen im spätern

Alter vielkammerigen Ovarium erst die Endkammer allein besteht.“ Dass hiermit nur gesagt sein kann, dass auch die BRASS'sche Ansicht nicht so leicht von der Hand zu weisen, sondern einstweilen noch im Auge zu behalten ist, geht ohne Weiteres aus meinen folgenden Worten hervor: „Aber obwohl das alles ganz von den Verhältnissen beim Eiröhrenepithel anderer Insecten abweicht, so kann doch nur die Genese hier entscheiden. Diese ist bisher nur von METSCHNIKOFF verfolgt worden, und nimmt dieser Forscher diese Zellenlage als Eiröhrenepithel in Anspruch. Für seine Ansicht scheint mir jedenfalls zu sprechen, dass die Wand des Ovariums in physiologischer Beziehung vollkommen als Eiröhrenepithel fungirt. So lange deshalb nicht eine Arbeit vorliegt, die an der Hand der Entwicklungsgeschichte dieser Zellschicht das Gegentheil beweist, verlasse ich mich auf die Untersuchungen von METSCHNIKOFF etc.“

Wenn ich nun auch den von BRASS angenommenen peritonealen Ursprung des Epithels aus dem Kreis der Möglichkeiten ausschliessen kann, so habe ich doch auch jetzt noch keine bestimmten Anhaltspunkte für die Ableitung der betreffenden Zellschicht gewonnen. Wenn WITLACZIL angiebt, dass die peripheren Keimzellen sich abplatten und zu der Epithelschicht aneinanderlegen sollen, so ist das eben eine Vermuthung, die erst durch detaillirtere Angaben und durch Abbildungen gestützt sein will. Wenn die Epithelzellen sich wirklich von den Keimzellen herleiten, was ja am wahrscheinlichsten ist, so kann das sicher nicht in der Weise geschehen, wie WITLACZIL es angiebt. Für eine directe Umwandlung von Keimzellen in Epithelzellen sind die letzteren gleich bei ihrer ersten Entstehung (Fig. 31, 33) viel zu klein; auch müsste man auf Stadien, die der Epithelbildung unmittelbar vorhergehen (Fig. 46), eine Abplattung der peripheren Keimzellen wahrnehmen können, was mir jedoch nie zu sehen gelang.

Wenn ferner WITLACZIL für die viviparen Aphiden das Vorhandensein jener gemeinhin als „Dotterstränge“ bezeichneten Gebilde, welche die jungen Eier mit den Endfächern verbinden, leugnet, trotzdem meine Zeichnungen Schnitten entnommen sind, die absolut klare Bilder geben, so thut mir das zwar sehr leid, kann mich aber nach dem, was unser Autor sonst noch alles übersehen hat, nicht so sehr Wunder nehmen, als das sonst vielleicht der Fall wäre.

### 3. Die Bildungen des Ectoderms.

Ausser den Leitungswegen für die Geschlechtsproducte sowie dem Munddarm und Enddarm liefert das Ectoderm noch die Tracheen, die

Speicheldrüsen, die Haut mit ihren cuticularen Bildungen, Nervensystem und Sinnesorgane.

Die Tracheen treten in bekannter Weise als Ectodermeinstülpungen auf. Ebenso die Speicheldrüsen, welche als paarige Hauteinstülpungen zwischen dem dritten und vierten Segment angelegt werden. Die kolbige, später zweilappige Endanschwellung (Fig. 35) derselben wird zur eigentlichen Drüse, der röhrenförmige Theil zum Ausführgang. Ursprünglich mündet jede Drüse gesondert nach aussen, später entsteht durch secundäre Einsenkung der Ausmündungsstelle ein kurzer unpaarer und gemeinsamer Ausführgang. Ueber die Hypodermis ist etwas besonderes nicht zu sagen, da Hautdrüsen bei *Aphis pelargonii* KALT. fehlen.

Von allen Ectodermgebilden das morphologisch interessanteste ist das Nervensystem. Obwohl dasselbe überall bei den Insecten aus der Scheitelplatte und der eigentlichen Anlage für das Bauchmark entsteht, stehen doch bei ihnen und sogar bei *Peripatus* beide Anlagen räumlich und zeitlich in so unmittelbarem Zusammenhang, dass sie mehr oder weniger als eine einheitliche Anlage erscheinen. Das ist bei *Aphis* ganz anders; grade in diesem Punkte hat sie ihr von den Anneliden erworbenes Erbtheil mit einer solchen Zähigkeit und in solcher Ursprünglichkeit bewahrt, wie man das gar nicht bei den Insecten erwarten sollte.

Die Scheitelplatte, welche die Anlage für das Hirn umfasst, entsteht bei *Aphis* schon während des Gastrulastadiums, also bereits zu einer Zeit, wo vom Keimstreifen überhaupt noch nichts angelegt ist. Damit ist aber ein Gegensatz zwischen Hirn und Bauchmark, Kopf (präoralem Abschnitt) und Rumpf gegeben, wie er selbst bei den Anneliden nicht schärfer hervortreten kann. Da die Scheitelplatte von *Aphis* genau am Scheitelpol der Gastrula ihre Entstehung nimmt, erscheint sie als ein der Scheitelplatte der Würmer völlig homologes Gebilde, aus dem sogar in beiden Fällen dieselben Organe hervorgehen. Ferner gestattet dieser Umstand, die Aphidengastrula mit einer typischen Wurmlarve zu vergleichen, nur dass es wegen des Mangels der für die Anneliden so charakteristischen Bewimperung schwer ist, diesen Vergleich bis ins Einzelne durchzuführen.

Erst ganz allmählich rückt in Folge von Wachstumsdifferenzen innerhalb des Blastoderms die Scheitelplatte nach abwärts, bis sie schliesslich ihre definitive Lage am untern Eipol erlangt. Das Hirn bildet sich aus ihr in bekannter Weise durch einfache Abspaltung, nachdem schon lange zuvor die Scheitelplatte sich in zwei Scheitel-

lappen getheilt hat, die, wie WITLACZIL es richtig beschreibt, noch wieder Lappen niederer Ordnung erkennen lassen. Jene paarigen, von HATSCHKE (21) bei Lepidopteren entdeckten Ectodermeinstülpungen, welche mit in die Bildung des Hirns eingehen sollen, konnte ich bei *Aphis* nicht auffinden; wenn es auch nicht unmöglich wäre, dass sie den Aphiden fehlen, so halte ich es vorläufig doch für wahrscheinlicher, dass sie mir nur wegen der starken Krümmung der Embryonen auf den Schnitten nicht in erkennbarer Weise entgegentraten.

Das Bauchmark entsteht bei *Aphis* gesondert vom Hirn, was ohne Weiteres daraus hervorgeht, dass der Keimstreif, der doch die nothwendige Vorraussetzung für die Anlage des Bauchmarks ist, selbst erst viel später angelegt wird, als die Scheitelplatte. Auch nach der Anlage des Keimstreifens dauert es noch geraume Zeit, bis zum Auftreten des Stomodäums und dem Beginn der Extremitätenbildung, ehe die Anlage eines Bauchmarks durch die grössere Dicke der medianen Theile des Keimstreifens erkennbar wird. Während zu der Zeit, wo das Hirn in Form einer Scheitelplatte angelegt wurde, die gesammte Embryonalanlage durch ein überall einschichtiges Blastoderm repräsentirt wurde, von dem sich die Scheitelplatte lediglich als eine verdickte Stelle, bedingt durch palissadenartig gewordene Zellen, abhob, ist in dem Stadium, in dem das Bauchmark auftritt, die Embryonalanlage, d. h. Scheitelplatte und Keimstreif, bereits mehrschichtig geworden, bei welchem Process ebenfalls die Scheitelplatte (Fig. 28, 29, 37, 38) bedeutend vorangeht. Dass es nun nicht die Mehrschichtigkeit des Keimstreifens an und für sich ist, welche das Hervortreten der Anlage des Bauchmarks bedingt, geht ohne Weiteres aus Fig. 41, *a—c* in Fig. 42 hervor. Wohl lässt hier der Keimstreif verschiedene Zellenlagen über einander erkennen, nichts destoweniger kann hier von einer Anlage des Bauchmarks deshalb noch nicht gesprochen werden, weil der Keimstreif auf dem Querschnitte nach wie vor eine gleichmässig dicke Platte darstellt, an der noch keinerlei Formendifferenz zwischen den seitlichen zu Extremitäten werdenden und dem mittleren zum Bauchmark werdenden Theil hervortritt. Diese Formendifferenz tritt erst, wie in Fig. 44, mit dem Beginn der Extremitätenbildung hervor, um dann immer deutlicher zu werden.

Im Uebrigen verläuft die Bildung des Bauchmarks so wie bei andern Insecten. Auch bei *Aphis* geht dasselbe aus zwei Seitensträngen und einem Mittelstrang hervor. Die Seitenstränge, welche zu beiden Seiten der Medianebene des Körpers als mächtige Ectodermverdickungen entstehen, zeigen sich Anfangs sehr wenig von

einander abgegrenzt (Fig. 44). Erst nachdem sie sich vom Ectoderm abgelöst haben, werden sie durch das Auftreten des Mittelstranges scharf von einander geschieden.

Der Mittelstrang tritt, wie gesagt, erst auf, nachdem sich Seitenstränge und Ectoderm von einander gesondert haben. Er entsteht als eine tiefe unpaare und mediane Einstülpung des Ectoderms, welche (Fig. 45, 46, 47) mit deutlichem, spaltförmigem Lumen versehen, in ihrem oberen Drittheil aber solide ist.

Betreffs der Entstehung des Mittelstranges muss ich eines Umstandes erwähnen, über dessen allgemeine Bedeutung ich nichts sagen kann, den ich jedoch besonders anführe, weil er event. von grösster Bedeutung sein kann. Wenn auch der Mittelstrang als Einstülpung erst entsteht, nachdem es zwischen dem Ectoderm und den Seitensträngen zur Trennung gekommen ist, macht sich die Zellenmasse, welche bei der Bildung des Mittelstranges besonders zur Verwendung kommen muss, doch schon lange vorher bemerkbar. In den Figuren 39, 40 bemerken wir in der Mittellinie der ventralen Seite des Keimstreifens eine keilförmige Zellenmasse (*mstr*), deren Kerne eine charakteristische Stellung zeigen und sich ebenso intensiv färben, wie das bei den Kernen des Mesoderms der Fall ist. Dieser mediane Zellenstrang, der zuweilen (Fig. 43, 44) allerdings vermisst wurde, gewöhnlich sich aber sehr deutlich bemerkbar machte, scheint in der That eine merkwürdige Beziehung zum Mesoderm zu haben. Wenn wir die Fig. 38 ansehen, in der das Mesoderm gerade in der Bildung begriffen ist, so hat es hier den Anschein, als ob ein kleiner Theil der mesodermalen Zellenmasse von der Hauptmasse abgeschnürt wird und im Ectoderm zurückbleibt. Wenn wir mit diesem Bilde die Fig. 42 vergleichen, in der die Verbindung zwischen dem Mesoderm und dem erwähnten medianen Zellenstrang ausnahmsweise lange erhalten geblieben ist, so kann man wohl zu der Vermuthung kommen, dass die Zellen, welche später zur Bildung der Medullareinstülpung verwandt werden, einen gewissen mesodermalen Character an sich tragen, dass sie als Mesodermzellen aufzufassen sind, welche bei der Invagination des Mesoderms im Ectoderm zurückblieben. Wenn eine derartige Beziehung des Mittelstranges zum Mesoderm, wie ich sie hier auf Grund der mir vorliegenden Bilder vermuthungsweise aufgestellt habe, sich wirklich bestätigen sollte, so würde das allerdings ein Umstand von grösster Wichtigkeit sein. Allein es ist ebensowohl möglich, dass hier nur zufällige Erscheinungen vorliegen, da in den Figuren 43 und 44 noch nichts von dem medianen Zellstrang zu erkennen ist.



Die Ablösung des Nervensystems vom Ectoderm tritt ziemlich gleichzeitig im Hirn wie im Bauchmark ein. Nur seitlich bleibt das Hirn, wie schon WITLACZIL es richtig beschreibt und abbildet, mit der Haut in Verbindung, indem jederseits an einer Stelle des hinteren Randes die Trennung von Haut und Hirn unterbleibt. Dieser unveränderte Theil der Scheitelplatte wird zum Auge, die Verbindung desselben mit dem Hirn zum Opticus.

Während des Embryonallebens ist das Nervensystem jedenfalls das ansehnlichste Organ des ganzen Embryos. In den spätesten Stadien der Embryonalentwicklung jedoch tritt das Bauchmark mehr und mehr den andern Organen gegenüber in den Hintergrund, indem es nicht nur relativ, sondern auch absolut kleiner wird. Ausserdem macht sich an älteren Stadien eine zunehmende Concentration bemerkbar. Die drei ersten Ganglienpaare verschmelzen mit einander zum Unterschlundganglion (Fig. 31), ebenso verschmelzen später alle dahinter liegenden Rumpfganglien zu dem äusserlich völlig ungegliederten definitiven Bauchmark, welches nur noch an Längsschnitten die Spuren der ehemaligen Gliederung erkennen lässt. Man findet aber auch auf dem Schnitt nur noch vier Ganglienpaare angedeutet, von denen die ersten drei den drei Thorakalganglien, das letzte dagegen sämmtlichen verschmolzenen Abdominalganglien entspricht.

## V. Die Bedeutung des präoralen Abschnitts.

Nachdem wir die Entstehung der einzelnen Organsysteme und auch die Unterschiede kennen gelernt haben, welche sich hinsichtlich der Entstehung von Bauchmark und Hirn bemerkbar machen, komme ich zum Schluss noch einmal auf die Bedeutung jenes vor dem Munde gelegenen Theils des Kopfes, des präoralen Abschnitts, zu sprechen. Dass derselbe nicht einfach als das erste und älteste Körpersegment bezeichnet werden darf, erhellt schon daraus, dass sich in einem solchen Falle dieses erste Segment ganz verschieden von den übrigen Segmenten verhielte, indem es kein Mesoderm bildet und keine den übrigen vergleichbaren Extremitäten entwickelt.

Der präorale Abschnitt ist überhaupt kein den übrigen vergleichbares Segment; er ist lange vor dem Auftreten der Segmente bereits in scharfer Abgrenzung angelegt und kann nur dem gesammten Rumpf gegenübergestellt werden. Er entsteht, wie wir gesehen haben, aus der verdickten, nicht zur Bildung der Serosa verwandten Blastodermhälfte, die in ihrem oberen Abschnitt die verdickte Scheitelplatte trägt.

Bei *Aphis* ist dieser Gegensatz zwischen präoralem Abschnitt und Rumpf so ausgeprägt, wie wir ihn erst bei den Anneliden wiederfinden. Der präorale Abschnitt entsteht bereits, bevor überhaupt vom Rumpf irgend etwas angelegt ist. Während der in die Bildung des Rumpfes eingehende Keimstreif in das Eiinnere invaginirt wird, bleiben diejenigen Theile, welche den präoralen Abschnitt darstellen, stets äusserlich liegen; Rumpf und präoraler Abschnitt sind daher von vornherein durch eine scharfe Knickung von einander abgesetzt. Ferner findet im präoralen Abschnitt keine Mesodermbildung statt, sondern er wird vom Rumpf aus mit Mesodermfortsätzen versehen; er entwickelt keine Extremitäten, ist aber durch den Besitz von Augen ausgezeichnet; das Hirn, welches aus der Scheitelplatte, einem Theil des präoralen Abschnitts, hervorgeht, entsteht viel früher als das Bauchmark und vollständig unabhängig von demselben.

Da die Theile des Blastoderms, welche in die Bildung des präoralen Abschnitts eingehen, in der Gastrula genau dieselbe Lage zum Blastoporus einnehmen, wie das bei einer typischen Annelidenlarve der Fall ist, da ferner aus ihnen in beiden Fällen die gleichen Bildungen hervorgehen, so ist der präorale Abschnitt von *Aphis* vollkommen homolog dem präoralen Lappen der Würmer.

Ich brauche kaum zu sagen, dass diese Auffassung auch auf die übrigen Insecten Anwendung findet, bei denen der ursprüngliche Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf stark verwischt ist.

Rostock, den 18. December 1887.

## Tafel-Erklärung.

## Durchgehende Bezeichnungen.

<i>Am</i> , Amnion	<i>m</i> , Muskel
<i>Blp</i> , Blastoporus, Prostoma	<i>m D</i> , Mitteldarm
<i>Blst</i> , Blastoderm	<i>Me</i> , Mesoderm
<i>Bm</i> , Bauchmark	<i>Mf</i> , Mesodermfurche
<i>Dk</i> , Dotterkanal	<i>mstr</i> , Mittelstrang
<i>Ec</i> , Ectoderm	<i>O</i> , Mundöffnung
<i>En</i> , Entoderm	<i>pe</i> , Peritonealhülle
<i>ep</i> , Follikelepithel	<i>p D</i> , primärer Dotter
<i>e D</i> , Enddarm	<i>s D</i> , secundärer Dotter
<i>F</i> , Fettkörper	<i>Se</i> , Serosa
<i>G</i> , Geschlechtsanlage	<i>Sp</i> , Scheitelplatte
<i>H</i> , Herz	<i>spdr</i> , Speicheldrüse
<i>Hp</i> , Hypodermis	<i>sstr</i> , Seitenstrang
<i>K Se</i> , Kopfserosa	<i>v D</i> , Vorderdarm
<i>Kstr</i> , Keimstreif	<i>v K</i> , Vorderkopf.
<i>Kstr</i> <sub>1</sub> , aufsteigender	} Theil desselben
<i>Kstr</i> <sub>2</sub> , absteigender	

Taf. VI. *Aphis pelargonii*.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein Ei mit etwa 8 Embryonalkernen, sämtlich in Theilung auf dem Wege der Karyokinese.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein älteres Stadium. Die Kerne zeigen Spindel- und Tonnenform. Die Plasmarinde am untern Eipol sehr dünn.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein noch weiter fortgeschrittenes Ei. Das Blastoderm ist angelegt und hat nur den untern Eipol freigelassen, von dem sich auch die Plasmarinde vollkommen zurückgezogen hat. Die Zelle im Innern des primären Dotters ist nicht zu verwechseln mit den späteren kleineren Entodermzellen, sondern sie ist ein Blastodermelement, das noch nicht die Oberfläche erreicht hat. Von der rechten Blastodermseite aus ragen einige Zellen in das Eilumen vor; es sind Blastodermzellen, die eben das Blastoderm erreicht haben, aber noch nicht völlig von demselben aufgenommen sind.

Fig. 4—8. Längsschnitt durch Gastrulastadien.

- Fig. 9. Längsschnitt durch ein Gastrulastadium. Die Umwandlung des hellen primären Dotters in den dunklen secundären Dotter hat sich hier aussergewöhnlich früh vollzogen. Noch aber ist die Gastrula mit dem Follikelepithel, der Ursprungsstätte des secundären Dotters, durch einen soliden Strang von Dottersubstanz verbunden.
- Fig. 10, 11 stellen abnorme Eier dar, bei denen die eigenthümliche Verbindung zwischen Ei und Follikelepithel nicht zu Stande gekommen ist. In Folge dessen ist hier auch die Einwanderung von secundärem Dotter unterblieben und hat sich ferner der Keimstreif in abweichender Form angelegt.
- Fig. 12. Ein ebensolches Ei, indem nur die dunklen Entodermzellen eine bedeutende Grösse erlangt und sich gegen einander abgegrenzt haben.
- Fig. 13 a und b. Zwei Querschnitte durch ein Stadium, wie es etwa die Figur 15 darstellt. Der Schnitt a ist durch den unteren, der Schnitt b durch den obern Theil des invaginierten Cylinders geführt.
- Fig. 14—18. Sagittale Längsschnitte durch Embryonen, welche den invaginierten Keimcylinder in verschiedenem Grade der Ausbildung zeigen. In Fig. 18 ist der Embryo im Begriff, sich von der Wand des Follikelepithels, mit welcher er eine Zeit hindurch fest verbunden war, wiederum abzulösen.

## Taf. VII.

- Fig. 19, 20 von *Aph. saliceti* die übrigen von *Aph. pelargonii*.
- Fig. 19. *Aph. saliceti*. Sagittalschnitt. Die eine Hälfte des Blastoderms hat sich zu einer dünnen Haut, der Serosa, verjüngt.
- Fig. 20. Frontalschnitt durch ein gleichaltriges Stadium. Der Schnitt ist in seiner ganzen Länge nur durch den serösen Theil des Blastoderms gegangen. Da die Schnittebene senkrecht zu der der vorigen Fig. steht, müssen natürlich die beiden gegenüberliegenden Wände des Keimcylinders dieselben Verhältnisse aufweisen.
- Fig. 21. *Aph. pelargonii*. Sagittalschnitt. Die Figur illustriert die Einwanderung des secundären Dotters vom Follikelepithel her. Der Dotter ist etwa zur Hälfte in das Lumen des Eies vorgedrungen. Zu beachten ist die gänzliche Abwesenheit zelliger Elemente in dem einwandernden Dotter sowie auch in der kritischen Stelle des Follikelepithels.
- Fig. 22. Der Schnitt ist in einer Richtung geführt, die nicht ganz senkrecht zur Schnittebene des vorigen Schnittes steht. Er zeigt denselben Process fast noch schöner wie die vorige Figur.
- Fig. 23. Sagittalschnitt, der jedoch nicht in die Medianebene des Embryos gefallen ist, sondern den Keimcylinder nur angeschnitten hat. Man sieht jedoch, dass hier der secundäre Dotter erst dreiviertel des Eilumens eingenommen hat.
- Fig. 24. Sagittalschnitt. Nachdem das Ei sämmtlichen secundären Dotter in sich aufgenommen, ist die obere Oeffnung des Keimcylinders zum

Verschluss gekommen. Auf diese Weise erhält der Keimstreif die Gestalt, die wir von andern Insecten mit eingestülpten Keimstreifen her kennen.

Fig. 25—27. Sagittalschnitte, die das Auswachsen der Keimstreifen und die damit Hand in Hand gehende weitere Ausbildung der Embryonalhüllen illustriren.

## Taf. VIII.

*Aphis pelargonii* KALT.

- Fig. 28. Sagittalschnitt. Der Keimstreif hat nahezu seine definitive Länge erreicht.
- Fig. 29. Sagittalschnitt. Beginn der Segmentirung.
- Fig. 30. Sagittalschnitt. Das Mesoderm hat die Medianebene verlassen; vom Dotter her wandern in den dadurch frei gewordenen Raum zahlreiche Entodermzellen (*En*) ein. Bei *O* hat sich durch Einstülpung das Stomodäum gebildet. *Vk*, Vorderkopf; *Me*, unpaares Mesoderm desselben.
- Fig. 31. Sagittalschnitt. Bildung des Mitteldarms. Bei *b* eine Reihe zufällig über dem Mitteldarm (*m D*) gelegener Entodermzellen. Das Lumen des Mitteldarms ist bis an das erste Thorakalsegment zu verfolgen. Bauchmark und Hirn haben sich von der Hypodermis vollständig abgelöst.
- Fig. 32. Sagittalschnitt. Nur die untere Hälfte des Schnittes ist gezeichnet. Derselbe ist nicht ganz median geführt, indem die obere Hälfte aus der Medianebene heraustritt. Daher ist hier der Zusammenhang des in Bildung begriffenen Mitteldarms (*m D*) mit den dorsal gelagerten Entodermzellen (vergl. Fig. 30) nicht sichtbar. In dem Mitteldarm ist soeben ein Lumen aufgetreten, das bereits zu dieser Zeit mit dem Lumen des Vorderdarms in Verbindung steht.
- Fig. 33. Sagittalschnitt durch ein der Fig. 31 ähnliches Stadium. Nur der hintere Abschnitt des Keimstreifens ist gezeichnet, um die Bildung des hintern Theiles des Mitteldarms zu illustriren.
- Fig. 34 a. Sagittalschnitt. Durch ein Stadium, das etwas weiter wie das in Fig. 31 abgebildete vorgeschritten ist. Das Lumen des Mitteldarms ist bis in das zweite Thorakalsegment zu verfolgen.
- Fig. 34 b. Querschnitt durch den Vorderdarm und die vor demselben gelegene unpaare Mesodermhöhle des Vorderkopfes.
- Fig. 35. Sagittalschnitt, demselben Embryo entnommen wie Fig. 31 und parallel zu dieser geführt. Zwischen dem letzten Kiefersegment und dem ersten Thorakalsegment sieht man die Einstülpung der Speicheldrüse (*spdr*).
- Fig. 36. Querschnitt durch einen Embryo vom Stadium der Fig. 17; der Schnitt ist oberhalb des Keimcylinders geführt und zeigt die Theilung der Scheitelplatte in zwei Scheitellappen.
- Fig. 37 a—c. Querschnitt durch einen Embryo mit eingestülptem Keim-

cylinder vom Stadium der Fig. 18. Der Schnitt a ist der unterste, c (auf Taf. IV) der oberste, der gerade durch die Geschlechtsanlage gegangen ist.

## Taf. IX.

*Aphis pelargonii.*

- Fig. 37 c. Siehe Erklärung zu Taf. VIII.
- Fig. 38. Querschnitt durch den untern Theil eines jungen Embryos vom Stadium der Fig. 18, dessen Mesoderm (*Me*) gerade im Entstehen begriffen ist. *En* Entodermzelle, die in den Spaltraum zwischen Keimstreif und Scheitelplatte (primäre Leibeshöhle) gedrungen ist.
- Fig. 39. Querschnitt durch die Gegend der Geschlechtsanlage eines Embryos vom Stadium der Fig. 28. Der absteigende Theil der Keimstreifens (*Kstr*<sub>2</sub>) ist aus der Medianebene herausgedrängt.
- Fig. 40. Frontalschnitt durch dasselbe Stadium. Der Schnitt ist ebenfalls durch die Geschlechtsanlage (Fig. 28) geführt, in einer Richtung, die etwa durch die Figurenbezeichnungen 28 und *ep* festgelegt wird.
- Fig. 41 a—c. Serie von Frontalschnitten durch den Kopftheil eines Embryos vom gleichen Stadium. Zum Unterschied von der vorigen Figur liegen diese Schnitte ziemlich parallel zur Längsachse des Eies. Die Serie zeigt, dass das Kopfmesoderm dicht vor der späteren Mundgegend (41 a *Me*<sup>1</sup>) unpaar bleibt. Weiter nach vorne oder der künftigen Rückenseite zu theilt sich dasselbe (Fig. 41 b, *Me*<sup>1</sup>) in zwei Lappen, die den beiden Scheitellappen entsprechen. Der Schnitt c ist noch weiter dorsal geführt und zeigt nur noch rechts im Bilde einen kleinen Zipfel (*Me*<sup>1</sup>) des einen Kopfmesoderm-lappens. *En* sind die in die primäre Leibeshöhle eingewanderten Entodermzellen.
- Fig. 42. Ein ebensolcher, aber weiter dorsal geführter Schnitt durch einen andern gleichaltrigen Embryo. Der Mittelstrang (*mstr*) der Bauchplatte steht in Verbindung mit dem Mesoderm derselben. Das Kopfmesoderm ist auf diesem Schnitt nicht mehr getroffen.
- Fig. 43. Frontalschnitt durch einen wenig älteren Embryo. Nur der obere Theil der Figuren 28 und 40 ist zur Abbildung gekommen. Das Mesoderm (*Me*) beginnt im aufsteigenden Theil des Keimstreifens (*Kstr*<sub>1</sub>) sich über der Bauchplatte auszubreiten, während es im abdominalen Theil der Keimstreifen noch seine frühere Lage bewahrt.
- Fig. 44. Ein ebenso geführter Schnitt durch einen noch älteren Embryo. Das Mesoderm hat sich in zwei seitliche Stränge (*Me*, *Me*<sub>1</sub>), getheilt. Es beginnen sich die Extremitäten zu bilden, und im aufsteigenden Theil des Keimstreifens macht sich die Anlage des Bauchmarks bemerkbar.
- Fig. 45. Querschnitt durch ein Thorakalsegment eines Keimstreifens vom Alter der Fig. 30 oder 32. Die Extremitätenbildung ist weit vorgeschritten. Das Mesoderm ist ganz in die Extremitäten hineinge-

sunken und umschliesst in ihnen einen Hohlraum, die erste Anlage der secundären Leibeshöhle. Das Bauchmark lässt seine Zusammensetzung aus den beiden Seitensträngen und dem Mittelstrange deutlich erkennen.

- Fig. 46. Querschnitt durch einen Embryo vom Stadium der Fig. 31 in der Höhe der Genitalanlage. Letztere (*G*) erscheint auf dem Querschnitt als ein wurstförmiger Körper.
- Fig. 47. Querschnitt durch den aufsteigenden Theil des Keimstreifens eines wenig älteren Embryo. Der Schnitt ist durch das zweite oder dritte Thorakalsegment gegangen; er zeigt auf dem Querschnitt die Art und Weise, wie sich der Mitteldarm aus den dorsal vom Bauchmark gelegenen Entodermzellen (*En*) differenzirt.

## Tafel X.

- Fig. 48. Horizontalschnitt durch das Abdomen eines älteren Embryos mit bereits vollendeter Darmbildung. Nur die rechts vom Darm gelegene Hälfte des Abdomens ist gezeichnet. An der Oberfläche des secundären Dotters sieht man sich von demselben die jungen Fettkörperzellen ablösen.
- Fig. 49. Sagittalschnitt durch das Abdomen eines wenig älteren Embryos. Die Ablösung der Fettkörperzellen ist vollendet. Die Mesodermzellen des aufgelösten Peritoneums haben sich zur Bildung der dorsalen Längsmuskeln *m* aneinander gelegt.
- Fig. 50. Sagittalschnitt durch das Abdomen eines noch älteren Embryos. Das Darmperitoneum (*pe*) hört am After ganz plötzlich auf. In den dorsal gelegenen Fettkörperzellen (*F*) hat bereits die Fettbildung eingesetzt, wobei zugleich zahlreiche Zellen zur Verschmelzung gekommen sind. Das Herz zeigt ganz zarte Wände und ist vollgepfropft mit amöboiden Blutzellen, von denen einige frei in der Leibeshöhle umherschwimmen.
- Fig. 51. Längsschnitt durch Fettkörper und dorsale Längsmuskeln aus dem Abdomen eines alten Mutterthieres.
- Fig. 52 a, b. Schematische Darstellung der Bildung des Keimstreifens bei *Aphis*. In a stellt *B/p*<sup>1</sup> die ehemalige Ausdehnung des Blastoporus dar; das Prostomialfeld hat in b durch die Invagination die Ausdehnung der punktirten Linie angenommen.
- Fig. 53. Schematisch nach der Fig. 20 WITLACZIL's zur Illustrirung der von diesem Autor vertretenen Ansicht über die Entstehung des secundären Dotters. *a* Scheitelplatte; *b* Keimstreif; *c* Amnion; *d* Invaginationsstelle des Keimstreifens; *e* secundärer Dotter, durch den Stiel *f* mit Epithelverdickung *g* verbunden; *h* der angebliche ectodermale Ueberzug des secundären Dotters; *i* das vom secundären Dotter verdrängte Entoderm.
- Fig. 54 a—c. Muthmaasslicher Verlauf der Keimstreifbildung bei den Aphidenvorfahren.
- Fig. 55. Schematische Darstellung der Entstehung der Kopfserosa, *a* Uebergangsstelle von Scheitelplatte in Serosa; *b* Uebergangsstelle von Amnion in Serosa.



- Fig. 56. Schema zur Illustrirung der Ansicht WITLACZIL's von der doppelten Umhüllung der Scheitelplatte und der vollkommenen Trennung von Amnion und Serosa.
- Fig. 57 a, b. Bildung der Keimstreifen bei *Lipeura* nach MELNIKOW's (36) Fig. 25 und 26.
- Fig. 58. *Pediculus capitis*, schematisch nach MELNIKOW's Fig. 30. Zur Demonstrirung der secundären Einstülpung der Scheitelplatte zur Herstellung einer Kopfumhüllung.
- Fig. 59 a—d. Schematische Darstellung der Keimstreifbildung bei *Calopteryx* nach den Figuren 4, 5, 6, 10 BRANDT's (6).
- Fig. 60. Copie nach PATTEN's (44) Fig. 8, Taf. II. Längsschnitt durch den Keimstreif eines jungen Phryganiden-Embryos. Der Schnitt zeigt, dass das Amnion aus einem Theil der Bauchplatte hervorgeht.

---

## Inhalt.

	Seite
Literaturverzeichnis . . . . .	201
Vorbemerkung . . . . .	204
I. Kurze Uebersicht über die Entstehung des Blastoderms . . . . .	205
II. Die Entstehung der Keimblätter und der Embryonalhüllen . . . . .	207
1. Die Gastrula . . . . .	207
2. Anlage von Scheitelplatte und Serosa, Auftreten der bilateralen Symmetrie . . . . .	212
3. Anlage von Bauchplatte und Amnion, Auftreten der Genitalanlage und des Mesoderms . . . . .	214
4. Die Bildung des secundären Dotters . . . . .	217
5. Das Auswachsen des Keimstreifens und der Embryonalhüllen . . . . .	228
III. Vergleichende Betrachtungen . . . . .	233
1. Ueber die Gastrula der Insecten . . . . .	233
2. Ueber den Ursprung der Embryonalhüllen bei den Insecten . . . . .	239
IV. Die Entstehung der Organe . . . . .	248
1. Das Entoderm und seine Gebilde . . . . .	248
2. Das Mesoderm . . . . .	265
3. Die Bildungen des Ectoderms . . . . .	275
V. Die Bedeutung des präoralen Abschnitts . . . . .	279
VI. Tafelerklärung . . . . .	281

---

# Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande.

Von

**Franz Leydig** in Würzburg.

---

Hierzu Taf. XI—XVII.

## Vorbemerkung.

Von lange her beschaut der still denkende Mensch das Ei mit grossem Antheil. „Im Ei liegt ein tiefes Mysterium“ ist z. B. ein oft wiederholter Ausspruch. Noch mehr lässt sich in unseren Tagen das Bestreben bemerken, in den Bau und das Leben dieses für uns sichtbaren Ausgangspunktes der Entwicklung tiefer einzudringen.

Wenn ich jetzt ebenfalls dem Ziele nachgehe, das thierische Ei in seiner morphologischen Zusammensetzung strenger zu erfassen, so komme ich auf Wege zurück, die im Laufe der Zeit schon mehrmals von mir begangen wurden. Und ich thue dies mit lebendigem Interesse, wäre es auch nur, um damit an die Studien über die thierische Zelle überhaupt anzuknüpfen; dann auch, weil mir daran gelegen ist, zu einem eigenen Urtheil angesichts mancher überraschenden Mittheilung Anderer zu gelangen. Freilich sind dabei die Fragen, welche sich uns schon bezüglich des unbefruchteten Eies aufdringen, so zahlreich, dass fast jeder Beobachter nur nach der einen oder andern Richtung hin die Aufmerksamkeit wenden konnte, und den Character einer gleichen Beschränkung trägt auch die gegenwärtige Arbeit.

Was die Methode der Untersuchung anbelangt, so habe ich, wo nur immer möglich, mit dem lebenden Ei begonnen und erst nach und nach Reagentien in Anwendung gebracht.

Nicht wenige meiner Beobachtungen blieben lückenhaft, da Jahreszeit oder sonstige ungünstige Umstände zum Abbrechen der Untersuchung nöthigten. Da aber doch wieder im andern Falle über ein grösseres Material und aus verschiedener Zeit verfügt werden konnte, so durfte man sich für berechtigt halten, auch da und dort die Bruchstücke in eine gewisse Verbindung zu bringen.

Jeder mit dem Gegenstand Vertraute weiss, wie gross die Schwierigkeiten in der Behandlung und Untersuchung des thierischen Eies sind, und wundert sich deshalb nicht allzu sehr darüber, dass die Auffassungen der Beobachter nicht selten stark auseinandergehen. Ich selber war ebenfalls, trotz aller Bemühung, zum öfteren ausser Stand, klar zu sehen und blieb in Zweifeln befangen. Vielleicht wirkte auch mitunter irreführend die Voraussetzung, es möge hier am Ei, noch mehr wie sonst, Alles nach wenigen Grundzügen sich abspielen, während, wie es scheint, die Unterschiede in den Vorgängen der Umbildung bereits eben so gross im Ei sind wie in den Organismen, welche aus dem Ei entstehen, und dort nur deutlicher hervortreten.

Ein Hinderniss könnte auch noch darin liegen, dass die Gestalt der das Ei zusammensetzenden Theile vielfach nicht weit von dem indifferent Kugligen sich entfernt und daher andre Eigenschaften der Körper genau ins Auge gefasst sein wollen, die dann aber selbst wieder bei mässiger Vergrösserung sich nur schwach oder gar nicht ausdrücken und erst bei sehr starker Vergrösserung etwas besser erkennbar werden.

---

## Erster Abschnitt.

### Untersuchte Thierarten.

#### I. Würmer.

##### *Piscicola.*

Zu dem Nachstehenden hat nicht die Art gedient, über deren Bau ich vor langen Jahren berichtet habe <sup>1)</sup>, sondern die zuerst durch TROSCHEL aus dem Rhein bekannt gewordene *P. respirans*, welche ich auch im Neckar bei Tübingen fand <sup>2)</sup> und die mir dann während meines Aufenthaltes in Bonn wieder vor die Augen kam <sup>3)</sup>.

Bevor ich mich über die Beschaffenheit des Eierstockes verbreite, nehme ich die Gelegenheit wahr, einige Bemerkungen über Lebensweise und Artunterschiede unsrer Egelgattung einzuschalten.

*Piscicola respirans* schmarotzt im Neckar namentlich an Barben und Weissfischen; im Aquarium konnte ich den Egel nicht länger als den April und Mai hindurch am Leben erhalten. Die Frage, welche ich seiner Zeit aufwarf, wo das Thier in den übrigen Monaten verweilen möge, kann ich jetzt dahin beantworten, dass es gleich *Nephele* und *Clepsine* unter Steinen sich hält oder auch frei schwimmend getroffen wird. So habe ich *P. respirans* im Mai am Ufer des Rheins zu mehreren, dicht beisammen sitzend, an der Unterseite der Steine gefunden, und auch im Aquarium ziehen sie sich gern nach der dunklen Seite hin. In einem See bei Amorbach — dem Maingebiet angehörig —, durch den ich das feine Netz zog, hob ich mehrere Stücke von *P. geometra* aus dem freien Wasser. Es lebt also der Fischegel keineswegs beständig auf den Fischen, sondern nur

1) In: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. I (1849).

2) Skizze einer Fauna Tubingensis, 1867. — In den Tafeln zur Vergleichenden Anatomie, 1864, habe ich auch über Nervensystem und Sinnesorgane dieser Art Abbildungen gegeben.

3) Thiere im Rhöngebirge und Mainthal, in: Verhandlg. d. naturhist. Vereins d. Rheinlande und Westfalen, 1881.

zeitweise; er verlässt wahrscheinlich den Wirth, nachdem er sich vollgesogen hat, nach Art anderer Hirudineen, und unterscheidet sich auch hierin von einem zweiten schmarotzenden Egel unsres Landes, der Gattung *Branchiobdella*, welche ihr Leben ständig auf dem Flusskrebs verbringt.

Bisher hat noch Niemand die beiden erwähnten Arten von *Piscicola* vergleichend untersucht und auch von mir konnte dies nicht ausgeführt werden. Deshalb mögen vielleicht einige Angaben über die bei Bonn beobachtete Art am Platze sein.

Im Aeusseren des Thieres hebt sich gern in der Gegend der Geschlechtsöffnungen eine Einschnürung so deutlich ab, dass der Körper wie in einen Hals- und Leibesabschnitt zerfällt. Sehr stark springen zu beiden Seiten des Leibes die Athmungshöcker vor und erhalten sich, wenn auch kleiner geworden, am gehärteten Thier. An der Fuss Scheibe zählt man zehn schwarze Punkte, und neben ihnen hebt sich immer eine von Pigmentsprenkeln frei bleibende lichtgraue Stelle ab.

Die Thiere, welche unter Ufersteinen des Rheins im Monat Mai gefunden wurden, fielen mir durch das weiche und schleimige Wesen der Hautdecke auf, wodurch sie so breit aussahen, dass ich sie im ersten Augenblicke für *Nephele* gehalten hatte. Möglich, dass gerade in der Zeit der Fortpflanzung, etwa wie bei Amphibien und Fischen, eine Wucherung der Haut stattfindet, die sich später wieder zurückbildet.

Bei der histologischen Untersuchung kam zum Vorschein, dass die Aufquellung des Integumentes durch Entwicklung des eigentlichen Coriums geschah, welches hier dicker ist als bei den übrigen einheimischen Egelu. Es bestand aus Maschenwerk und Zwischensubstanz und hatte den Character von gallertigem Bindegewebe. Man unterscheidet so an der Hautdecke auf dem Durchschnitt von aussen nach innen: die homogene Cuticula, die Epithel- oder Epidermisschicht, die gallertige Lederhaut, in ihr die Blutgefässe, verzweigte Pigmentzellen, zu unterst die schönen grossen Fettzellen. Jetzt folgt die Musculatur des Stammes. Die Epithelschicht ist sehr fest mit dem Corium verbunden, und ich glaube gesehen zu haben, dass die an sich etwas derbe Membran der Epithelzellen in unmittelbarem Zusammenhang steht nicht bloss nach oben mit der Cuticula, sondern auch abwärts mit dem Maschennetz des Gallertgewebes.

In letzterem liegen ferner die schlingenförmigen Ausbuchtungen der Blutbahnen, welche jederseits, in der Zahl 11, die erwähnten, stark sich hervorstülpenden, lichten, mehrbuckligen Höcker erzeugen und dem lebenden Thier, indem sie sich rhythmisch füllen und entleeren, ein merkwürdiges und interessantes Aussehen geben.

An der Rückenfläche der Kopfscheibe meine ich auch jene „Sinnesbecher“ zu bemerken, über welche ich vor Kurzem bezüglich *Nephele* und *Clepsine* neue Mittheilungen gegeben habe<sup>1)</sup>. Dieselben springen am

1) Zelle und Gewebe, 1885. — Jüngst hat KENNEL (in: Zoologische Jahrbücher, Bd. 2) entsprechende Sinnesorgane bei Landblutegeln des tropischen Amerika beschrieben und hiebei die Ansicht geäussert, dass diese Sinnesorgane weit verschieden seien von den „becherförmigen Organen“ einheimischer Hirudineen. Der genannte Beobachter hätte unmöglich dies

Rande als leichte Höcker vor; von Sinneshärchen konnte hier bei *Piscicola* nichts wahrgenommen werden.

Die Form des Magendarmes scheint bei *P. respirans* nicht vollkommen mit jener von *P. geometra* übereinzustimmen, wenn ich meine früheren Befunde zu Rathe ziehe. Zwar zerfällt auch bei *P. respirans* dieser Abschnitt des Nahrungscanales in 10 Kammern, aber die Zahl der seitlichen Aussackungen scheint nicht die gleiche zu sein. Die fünf ersten Kammern stülpen sich jederseits in einen einzigen Anhang aus, dessen Länge nach hinten zunimmt; an der sechsten Kammer treten zwei Divertikel auf, wovon der eine nach hinten und unten biegt, so dass es aussehen kann, als ob er sich mit dem nächsten Blindsack verbände. An der siebenten, achten, neunten und zehnten Magenkommer, alle um vieles geräumiger als die vorhergehenden, gabelt sich der vordere Divertikel, und von der neunten Kammer an kommt noch ein neuer kurzer, hinterer Anhang hinzu, so dass man jetzt von vier Blindsäcken sprechen kann. — Die bezeichneten Umrisse des Magendarmes lassen sich nur dann gut verfolgen, wenn er mit aufgenommenem Blute gefüllt ist.

Der Samengang, dort wo er zur männlichen Geschlechtsöffnung hinbiegt, schimmert am unverletzten Thier durch die helle Umgebung deutlich hindurch und erscheint als einfacher Bogen, während er nach meiner früheren Zeichnung bei *P. geometra* an dieser Stelle länger und daher schlingenförmig gekrümmt sich zeigt, was aber wohl nur ein zeitweiliges Verhalten ausdrücken mag.

Zum eigentlichen Gegenstand unsrer Untersuchung jetzt übergehend, so kommt dem Eierstock eine lappig eingebuchtete Form zu, was so weit gehen kann, dass er auf dem Durchschnitt sich nahezu traubig ausnimmt. Bezüglich des Baues unterscheidet man eine zarte homogene Haut und einwärts von ihr eine aus kleinen rundlichen Kernen und dazu gehöriger Zellsubstanz bestehende Lage oder Matrix. Ferner ist noch eine zweite Hülle zugegen, welche als Kapsel den Eierstock umgiebt und an deren Innenfläche grosse Kerne in Abständen zu sehen sind (Taf. XI, Fig. 1). In der Arbeit über *P. geometra* kannte ich nur erst diese kapselartige Umhüllung, nicht aber die eigentliche häutige Begrenzung des Eierstockes, deren soeben gedacht wurde. Bemerkenswerth dürfte auch sein, dass ein schleimig-flüssiger

sagen können, wenn er meine letzten Angaben über den Bau fraglicher Organe bei *Clepsine* (Zelle und Gewebe, p. 101) nicht übersehen hätte. Der Vergleich lehrt, dass die grösste Uebereinstimmung des Baues zwischen den beiderlei Bildungen herrscht, und dass an dem conservirten Material vielleicht Manches geschwunden oder verändert war, was ich am frischen Thier aufzeigen konnte, z. B. die Sinneshärchen und den Nerven,

Stoff nicht bloss den Kapselraum, sondern den ganzen Eierstock durchdringt.

Das Ei bietet so viel Eigenthümliches dar, dass es selbst jetzt noch mir keineswegs in allen Stücken völlig klar geworden ist. Die Zustände der Entwicklung, welche ich seiner Zeit zur Veranschaulichung brachte, bekomme ich in gleicher Weise wieder vor die Augen. Was aber dazumal von mir als „Epithel, angefüllt mit bläschenförmigen Kernen“ beschrieben wurde, mochten wohl die durchschimmernden Gruppen von abgeschnürten Eikeimen gewesen sein.

Des Ferneren habe ich mich überzeugt, dass man zweierlei zellige Elemente im Eierstock zu unterscheiden habe, nämlich:

1) Die von Plasma umgebenen Kerne, welche die Matrix der Grenzhaut des Eierstockes bilden; von ihnen darf man die in der häutigen Umhüllung des fertigen Eies sich findenden Kerne ableiten.

2) Die Eikeime, denen sehr bald ein gewisses glänzendes, ja härteres Wesen eigen ist. (Taf. XI, Fig. 1.)

Am reifen, mit mehreren Hüllen ausgestatteten Ei wird die Dotterkugel von einer Zellschicht becherförmig umgeben. Bei dem Versuche, aus der Mannigfaltigkeit der einzelnen oder in Gruppen vorliegenden Eikeime eine Vorstellung zu gewinnen, wie diese Einrichtung zu Stande kam, wurde ich zu folgender Annahme geführt.

Sehr junge Eikeime, welche aus Kern und plasmatischer Umrandung bestehen, kapseln sich nach und nach ab, worauf innerhalb der Hülle die Vermehrung der Keimzelle erfolgt; eine dieser Zellen wird durch Vergrößerung und Umwandlung ihrer Substanz zum Ei, während die andern die Bedeutung von Nährzellen erhalten. Die innere Hülle dünkt mir entstanden zu sein durch die Thätigkeit der Innenzellen, derart, dass vielleicht der schleimige den Eierstock durchdringende Stoff den abscheidenden Zellen das Material liefern konnte. Die äussere Hülle hingegen würde ich nach Obigem von der Matrix der Haut des Eierstockes her entstehen lassen. Mit der Abkapselung von der Matrix aus möchte auch der kegelige Fortsatz in Verbindung zu bringen sein und als rückgebildeter Stiel gedeutet werden können. Die krümlig-körnige Masse im Innern stammt vielleicht danach von Zellresten der Matrix her.

Um die angegebene Jahreszeit sah man den Eierstock erfüllt mit Samenmasse, ohne dass auch nur die Spur von einem etwaigen Eintreten von Zoospermien ins Innere des Eies zu bemerken gewesen wäre; auch lässt sich nach der Beschaffenheit des Eies, insoweit es mir bekannt geworden, kaum begreifen, wie solches geschehen könnte.



Werthvolle Mittheilungen über Bau und Entwicklung des Eies von *Piscicola* hat LUDWIG<sup>1)</sup> gegeben, welcher 24 Jahre nach mir dasselbe untersuchte, ohne freilich so wenig wie ich über Alles ins Reine gekommen zu sein. Die von mir seiner Zeit aufgestellten Hauptpunkte finden Bestätigung. Am meisten gehen unsere Ansichten bezüglich des Herkommens der Kerne, welche in der Kapsel des Eies zugegen sind, auseinander, was sich vielleicht daraus erklärt, dass der genannte Beobachter die Matrixlage und ihre Kerne noch nicht gekannt hat.

### *Aulostomum.*

Der Eierstock dieser Gattung — ich habe den einzigen einheimischen Vertreter *A. nigrescens* benutzt — steht dem ersten Blick nach, was die Lagerung betrifft, etwas unvermittelt da gegenüber von dem, was die Chätopoden aufzeigen. Bei letzteren nämlich liegen die Eierstöcke bekanntlich frei im Leibesraum, während sie bei unserem Egel in einer rundlichen Blase geborgen sind. Allein diese anscheinend grosse Verschiedenheit lässt sich ausgleichen. Ich sehe nämlich an Thieren, welche frisch im Monat April vorgenommen wurden, dass der Raum des Eierstocksackes von einer die Keimstränge umspülenden, röthlichen Flüssigkeit eingenommen ist, welche durchaus mit dem Blut des Thieres übereinstimmt; auch die Zellen, welche zahlreich darin angehäuft sein können, sind echte Blutkörperchen. Sonach darf man sich für berechtigt halten, anzunehmen, dass die Lichtung des die Keimstränge umschliessenden Sackes eine abgegrenzte Partie der ursprünglichen Leibeshöhle vorstellt, so gut wie etwa die Scheide des Bauchmarkes die Bedeutung eines Restes des Leibesraumes hat. Auch sonst spricht der histologische Bau des Sackes für diese Auffassung: seine Wand besteht aus einer dünnen, bindegewebigen Grundlage, in welcher Muskeln und Blutgefässe unterschieden werden, wozu noch überspinnendes Pigment kommt.

Die Keimstränge oder „Eifäden“, welche locker und in einander geschlungen im Raume des Sackes liegen, sind für die Lupe von weisslicher Farbe und walziger Form, an dem einen Ende kolbig geschwollen, an dem andern verjüngt. Dass die Keimstränge angewachsen seien, lässt sich nicht erkennen, das kolbige Ende ist es ge-

---

1) HUBERT LUDWIG, Ueber die Eibildung im Thierreich, in: Arbeiten aus dem zool.-zootomischen Institut in Würzburg, 1874.

wiss nicht und auch das dünnere Ende geht anscheinend frei aus. Ihre Zahl betreffend, so finde ich auch jetzt noch wie früher <sup>1)</sup> nur zwei solcher Stränge, aber ich bin daneben auf Thiere gestossen, bei denen drei vorhanden waren, was mit Sicherheit gesehen werden konnte, nachdem die hin- und hergewundenen Stränge herausgeholt und entwirrt waren.

Ein solcher Keimstrang, frei vor uns liegend, macht histologisch den Eindruck eines schön zelligen Gebildes, was ich schon seiner Zeit nicht unbemerkt liess. Damals aber ist mir bezüglich des Baues noch ein wesentlicher Punkt entgangen, worüber man sich jedoch kaum wundern darf, da auch keinem der um vieles später untersuchenden Beobachter hierüber ein Licht aufgegangen ist: die Thatsache nämlich, dass ausser den „elementaren Zellen, welche sich zu Eiern heranzubilden“, noch Kerne mit Plasmahof zugegen sind, welche nicht Eikeime vorstellen, sondern einer Matrixlage angehören. (Taf. XI, Fig. 2.)

Stellt man nämlich genau z. B. auf das kolbige Ende des Keimstranges ein, so erscheint die Begrenzung gebildet von einer zarten, homogenen Cuticula und einer feinkörnigen, mit Kernen versehenen Schicht. Die rundlichen Kerne dieser Matrixlage sind um vieles kleiner als die Kerne der Eikeime. Weiterhin lässt sich bei gehöriger Aufmerksamkeit erkennen, dass gedachte Begrenzung des Stranges — Matrix und homogene Haut — auch nach einwärts in die Substanz des Keimstranges vordringt oder sich einsenkt. Bei passender Behandlung giebt sich solches selbst an Flächenbildern kund: durch die Züge einschneidender Kerne mit ihrem zugehörigen feinkörnigen Plasma entsteht etwas von schwach folliculärem Bau. Die Cuticula, da wo sie den Rand des Gesamtstranges überzieht, kann nach Reagentien als knitteriges Häutchen in Schlauchform abgehoben werden.

Die jüngsten oder kleinsten Eikeime, wie sie sich im angeschwollenen Ende des Stranges vorfinden, ohne aber auf diese Gegend beschränkt zu sein, — denn auch im übrigen Strang begegnet man ebenso jungen Keimen —, bestehen aus einem hellen, runden Kern mit einem Kernkörper und schmaler Zone von Zellsubstanz. Ihre Fortbildung ist unschwer zu verfolgen: der Kern wird Keimbläschen und in etwas weiter gediehenen Eiern markt sich um den Keimfleck ein Hof oder eine Lichtung ab, die bei genauerer Prüfung nach aussen von einem Spongioplasma der Kernsubstanz begrenzt wird. Aus dem Innern des

1) Zur Anatomie von *Piscicola*, p. 129.

Keimfleckes hebt sich schon im frischen Zustande eine Vacuole ab. Die Zell- oder Dottersubstanz nimmt an Masse zu, und es treten in ihr Körnchen auf. Das Bild des Eies in reiferem Zustande habe ich schon früher gegeben <sup>1)</sup>).

Bei Thieren, welche einige Wochen im Glase gehalten worden waren, kommen Merkmale von rückschreitender Umänderung der Keimstränge zum Vorschein: es beginnt Fettmetamorphose sich einzustellen, was sich auch schon für's freie Auge dadurch ankündigt, dass der Keimstrang ein lebhaft weisses Aussehen angenommen hat. Die Keime sind dunkelrandig und geschrumpft, auch wohl ganz zu Fettkörpern umgewandelt; manche können selbst zu geschichteten, amyllumähnlichen Körpern geworden sein. Solche in Rückbildung begriffene Keimstränge sind wegen ihres auch sonst mehr gelockerten Wesens recht geeignet, den Unterschied zwischen Eizellen und einschheidenden Matrixzellen ins Auge zu fassen <sup>2)</sup>).

---

### *Clepsine spec.*

Auch hier liegt der Keimstrang frei in seinem Schlauch und fällt daher beim Anschneiden des Thieres leicht heraus: er ist lang, schmal, nicht gewunden. In meiner vor 37 Jahren erschienenen Schrift wird der Strang als die „eigentliche Bildungsstätte der Eier“ bezeichnet und „innrer Schlauch“ genannt.

Es mag abermals bemerkt werden, dass man ebenfalls, zugleich und neben den Kernen der Eikeime, die Kerne der einschheidenden Matrix zu erkennen vermag. Eine gewisse Gruppierung der Eikeime ist zugegen. Im Monat Juli hatten die Eikeime ein etwelches scharfrandiges Aussehen angenommen, nicht minder die beerenartig vorstehenden Eier; in letzteren war das Keimbläschen in seiner Grösse zurückgegangen.

---

1) a. a. O. Fig. 66.

2) Ende April war der Uterus obigen Egels von einer weissen Masse erfüllt, welche hauptsächlich aus beweglichen Pünktchen, geschwänzten Monaden und einem andern eigenthümlichen Parasiten bestand, der sich lebhaft um seine Achse drehte, ohne von der Stelle zu rücken. Von länglich-platter Gestalt mit fadigem Anhang erinnerte er an Zoospermien von Planarien oder auch an den mit undulirender Membran versehenen Parasiten im Blute der Frösche. Ausserdem unterschied man auch noch in der Masse rundlicheckige Körper mit vacuolärem Innern.

---

*Nepheleis.*

Die Eierstockstränge der *N. vulgaris* sind von länglicher, ziemlich gerade gestreckter Form und weisslicher Farbe und scheinen abermals nicht in dem sie umgebenden Schlauche angewachsen zu sein, sondern müssen frei darin liegen, da sie bei der Untersuchung des Thieres gar so leicht herausfallen. Sie sind nach beiden Enden hin verjüngt, also spindelförmig, und ihr hinteres Ende zeigt sich gern in ein Zipfelchen abgeschwürt, in welchem es zu keiner rechten Eibildung mehr kommt.

Mit Bestimmtheit unterscheide ich auch hier wieder neben den Eikeimen die Matrixlage; letztere stellt sich dar als körnige, mit Kernen versehene Schicht, welche unter der homogenen Grenzhaut hinczieht, und indem sie einwärts vorspringt, erzeugt sie für die Eikeime ein umhüllendes und sonderndes Fachwerk. Die Kerne dieser Matrix sind wieder um vieles kleiner als die der jüngsten Eikeime. (Taf. XI, Fig. 3, Fig. 4.) Die Cuticula kann im abgehobenen Zustande wie feinfaseriges Bindegewebe sich ausnehmen, was durch dichte Faltung zu Wege kommt.

Die Eikeime liegen im abgerundeten Endtheil des Keimstranges dicht beisammen, während sie nach und nach eine gewisse Gruppierung in die Quere annehmen; wenigstens erkläre ich mir in dieser Weise das Auftreten heller Querlücken in einiger Entfernung vom abgerundeten Ende des Keimstranges, wodurch eben eine in gleicher Richtung erfolgende Zerlegung der Masse der Eikeime erfolgt. (Taf. XI, Fig. 5.)

Die kleinsten Eikeime bestehen aus einem Kern mit einem Kernkörperchen, umgeben von schmaler Plasmazone; sie sind eingeschidet von einer winzige Kerne enthaltenden Substanz, welche der vorhin gedachten Matrixlage entspricht. Schon in sehr jungen Eikeimen treten Dunkelkörnchen auf; nicht selten sieht man zwei Kerne in einem Eikeime, was auf Vermehrung durch Theilung hinweist.

Um das herangewachsene Ei zieht ein lichter Hof, der gleich ist einem mit Flüssigem gefüllten Hohlraum, welcher nach aussen durch eine Hülle von körnigem Wesen und kleinen Kernen sich abgrenzt. Diese Umhüllung ist offenbar wieder nur eine Fortentwicklung derselben einschidenden Matrixlage, wie sie die jungen Eier umgiebt. Und damit steht auch wohl noch ein anderer Punkt in Zusammenhang: man begegnet an gar manchem frei vor uns liegenden Ei einer

knopfartig hervorragenden Stelle, welche der Matrixhülle angehört und wohl als kurzer, abgerissener Stiel des Eies zu deuten ist.

Weiterhin ist es das Keimbläschen, welches in besonderem Grade die Aufmerksamkeit fesseln kann, und zwar durch folgende Vorkommnisse.

1) Der sonst einfache rundliche Keimfleck giebt einen Fortsatz ab, in dessen Nähe kleine rundliche Ballen von gleicher Art, wie er selber ist, liegen, so dass man die Entstehung der letzteren durch Abschnürung von dem Fortsatz sich denken darf. (Taf. XI, Fig. 10.) Ein andermal sieht man anstatt eines Keimfleckes zwei, welche weit auseinandergerückt, wie an den Polen des Keimbläschens, stehen. Endlich begegnet man auch Keimbläschen, in denen nur noch der Rest eines Keimfleckes zugegen ist, der sich so ausnimmt, als ob er in Einzeltheilchen auseinandergehen wolle.

2) Jenseits der Membran des Keimbläschens, aber hart an ihr her, kann ein Halbmond ziehen, in dessen körniger Substanz eine kurzstrahlige Durchstreifung erkennbar ist. (Taf. XI, Fig. 6.) Erwägt man, dass die Membran des Keimbläschens selber durch fortwährenden Wechsel von Hell und Dunkel ihrer Grenzlinie den Besitz von Poren anzeigt, so darf man wohl die Streifung des Halbmondes und die Poren der Membran des Keimbläschens in Beziehung sich denken.

3) Man stösst auf Keimbläschen, welche dem ersten Blick nach ein helles, keilförmiges Anhängsel haben; ein zweites von gleicher Art kann in entgegengesetzter Richtung abgehen. (Taf. XI, Fig. 9, Fig. 11.) Die nähere Prüfung ergiebt, dass es sich um eine kegelförmige Ausweitung des Raumes handelt, welcher das Keimbläschen umschliesst, demnach die scheinbaren Anhängsel gebildet werden durch die Grenzlinie des Dotters nach einwärts.

Auch im Dotter mancher Eier lernt man beachtenswerthe Verhältnisse kennen:

1) Es kann nahe am Keimbläschen eine Substanz zugegen sein, welche im frischen Zustande und nach Färbungsmitteln mit den Keimflecken übereinstimmt. Die Masse zieht bald in Form streifiger Züge vom Keimbläschen weg in den Dotter, bald stellt sie grössere Klumpen dar, die, schärfer besichtigt, wie aus zusammengeschobenen wurstförmigen Theilen besteht, oder es können endlich auch einzelne kleinere Klumpen in verschiedener Zahl zugegen sein. (Taf. XI, Fig. 7, Fig. 8.)

2) Die gleichen Ballen werden auch zuweilen weit weg vom Keimbläschen, selbst nahe dem Rande des Dotters beobachtet. (Taf. XI, Fig. 8.)

Mir scheint es unzweifelhaft, dass alle diese Befunde, trotz ihrer Mannigfaltigkeit, zusammenhängende Zustände eines Vorganges sind, durch welchen Inhaltstheile des Keimbläschens in den Dotter auswandern. Den Wechsel in der Erscheinung halte ich bedingt durch das jeweilige vorübergehende Stadium, in welchem man das Ei angetroffen hat.

Die Arbeit von O. HERTWIG<sup>1)</sup> über das Eierstocksei von *Nepheleis* (und *Haemopsis*) enthält nichts von dem, was ich im Vorstehenden mitzutheilen hatte. Hingegen hat IJIMA<sup>2)</sup>, wie ich nach einer kurzen Bemerkung schliessen möchte, wenigstens die eigenthümlichen Ballen im Dotter bei *Nepheleis* gesehen.

Erwähnt mag auch werden, dass das Keimbläschen der Eier, welche die von mir beschriebenen Erscheinungen darboten, an Grösse abgenommen hatte.

Endlich hatte ich Eier vor mir, welche jenseits ihres Dotters, in dem mit Flüssigkeit erfüllten Raum zwischen Dotterhaut und Eihülle, besondere Elemente aufzeigten, bald nur in geringer, bald in grösserer Menge, so dass sie in letzterem Fall wie angeschopt in dem Raume lagen. Die Körperchen sind hell und erinnern durchaus an farblose Blutkügelchen; sie sind jedenfalls von anderer Art als die Ballen und Klumpen innerhalb des Dotters. Sie würden ihrer Lage nach eine *Membrana granulosa* vorzustellen haben. (Taf. XI, Fig. 12.)

All das Gemeldete bezieht sich auf Eier, die im Monat Mai untersucht worden waren. Bei Thieren, welche ich gegen Ende Juli zergliederte, waren, wie bei andern Hirudineen um diese Zeit, die Fortpflanzungswerkzeuge in der Rückbildung begriffen, und ihr Aussehen erschien daher als ein von dem bisherigen verschiedenes. Die Keimstränge, schon für's freie Auge weisser als sonst, zeigen zahlreiche Fettkörnchen, in den Eikeimen so gut wie in den grösseren Eiern. Bei letzteren hatte sich der Dotter zusammengezogen und war von

---

1) OSCAR HERTWIG, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, in: *Morphol. Jahrb.*, Bd. 3.

2) „One or more yolk-nuclei are often found in the egg, analogous to what has been found in the Amphibian egg“ (in: *Zool. Anz.*, 1882, The structure of the ovary and the origin of the eggs and the eggs-strings in *Nepheleis*).

einem gewissen wachsartigen Aussehen; das Keimbläschen konnte nicht mehr wahrgenommen werden.

## II. K r e b s e.

### *Argulus.*

Es hatte sich die Gelegenheit geboten, an *Argulus foliaceus* neue Studien zu machen, durch welche ich gar manches von dem, was in meiner Arbeit <sup>1)</sup> aus dem Jahre 1850 niedergelegt ist, zu verbessern im Stande bin, worüber ich an einem andern Orte zu berichten gedenke. Einstweilen habe ich über den vermeintlichen Giftstachel eine vorläufige Mittheilung gegeben <sup>2)</sup>, und an gegenwärtiger Stelle sei des Eies gedacht, an dem sich einiges nicht Unwichtige sehen lässt, was selbst denen, welche viele Jahre nach mir den genannten Krebs untersucht hatten, auch noch entgangen war.

Am Eierstock habe ich seiner Zeit unterschieden eine „äussere, im Leben starke Bewegungen ausführende Hülle“ und darin „die eigentliche Eiermasse, welche ein büschel- oder beerenförmiges Aussehen“ darbiete. Bezüglich dieser Gliederung möchte ich jetzt das, was ich den „eigentlichen Eierstock“ nannte, dem Ei- oder Keimstrang der Hirudineen an die Seite stellen und die „Hülle“ dem Sack oder Schlauch der Hirudineen vergleichen. (Taf. XI, Fig. 13.) Die damaligen Angaben über Bildung des Eies, Schwinden des Keimbläschens im reifen Ei und anderes darf ich aufrecht erhalten. Was aber neu hinzukommt, ist Folgendes.

Im Ei, aus dem lebenden Thier genommen, sieht man, namentlich bei jüngeren Thieren, nur einen einzigen grossen Keimfleck, der in gleicher Weise bei allen Eiern durch helle Lücken in seinem Innern andeutet, dass er zusammengesetzter Natur ist und aus Theilen besteht, die allmählich voneinander weichen, so dass man alsdann in andern Thieren anstatt eines Keimfleckes eine ganze Anzahl kleinerer vor sich hat. Aber selbst ein solch einzelner kleiner Keimfleck er-

1) Ueber *Argulus foliaceus*. Ein Beitrag zur Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte dieses Thieres. in: 'Zeitschrift für wiss. Zool. 1850.

2) Der Giftstachel des *Argulus* ein Sinneswerkzeug, in: Zool. Anzeiger, 1886.



weist sich bei genauerer Prüfung als ein Haufen besonderer Körperchen.

Ferner kommt am lebenden Ei ein Doppeltes zur Ansicht: sowohl der noch einheitliche Keimfleck, als auch die zerstreut liegenden, kleineren können in Zacken und Spitzen ausgehen (Taf. XI, Fig. 16); zweitens hebt sich öfters deutlich um den einzelnen kleineren Keimfleck eine besondere Lichtung in der Substanz des Keimbläschens ab (Taf. XI, Fig. 17).

Durch Anwendung von Reagentien (Chrom-Essigsäure, Glycerin) bekommen die Keimflecke eine Querzeichnung, so dass sie wie aus Querstücken zusammengesetzt erscheinen (Taf. XI, Fig. 14, Fig. 15a).

Sehr beachtenswerth ist es auch, dass im Keimbläschen, zugleich mit den bisherigen Keimflecken, eigenthümliche fadige Bildungen zugegen sein können, welche meist in der Zahl zwei bis drei, entweder von etwas starrem, geradlinigem Wesen sind oder auch leicht gebogen oder geknickt, dabei in ihrer Mitte etwas dicklicher und nach den Enden verjüngt, also spindelförmig. Bei sehr starker Vergrößerung glaube ich zu sehen, dass der einzelne Faden oder Stab nicht rein homogen ist, sondern ebenfalls eine feine Querstrichelung besitzt, was wieder auf eine Zusammensetzung aus Theilchen gedeutet werden darf (Taf. XI, Fig. 15, Fig. 15 a).

An der Membran des Keimbläschens hebt sich nach Einwirkung härtender Flüssigkeiten eine Bildung ab, welche vorhin vom Ei der *Nephelis* angezeigt wurde. Man unterscheidet nämlich zwei Contouren der Membran, deren eine, die innere, die eigentliche Membran des Keimbläschens genannt werden darf, während die andere oder äussere eine feinkörnige Umhüllungsschicht vorstellt und dabei auch wohl in leichten Höckern da und dort vorspringt. (Taf. XI, Fig. 14, Fig. 17, Fig. 15 a.)

Der in jungen Eiern ursprünglich ganz helle Dotter nimmt allmählich eine zarte Trübung an, was zunächst keineswegs etwa von Granula herrührt, sondern, wie genaues Zusehen bei starker Vergrößerung lehrt, vom Hervortreten des Spongioplasmas. Und hierbei geschieht das Letztere so, dass von Seite des Spongioplasmas eine Höhlung sich abgrenzt, deren Linie rings um das Keimbläschen einen ziemlichen Abstand einhalten kann.

In der Substanz des Spongioplasmas erscheinen jetzt auch wirkliche Granula oder dunkelrandige Körnchen, welche sich zu zwei Haufen an beiden Polen des Eies ansammeln.

Und wieder ist bemerkenswerth, dass da und dort ausser den gedachten Körnchen noch einige Ballen im Dotter zu erkennen sind, welche insbesondere nach Chrom-Essigsäure durch ihr Aussehen derart an Keimflecke erinnern, dass ich ein Herkommen derselben aus dem Keimbläschen vermuthen möchte. (Taf. XI, Fig. 14.)

Die Bewegungsfähigkeit der Dottersubstanz ergibt sich durch Vergleichen der Gestalt der Eier aus dem lebenden Thier und solcher, welche durch Reagentien abgetödtet wurden. Bei letzteren ist das Ei einfach oval, im ersteren Fall stellt es sich gern bisquitförmig dar und diese Gestalt kommt sowohl bei hellen unreifen Eiern vor als auch im späteren Zustande, nachdem es dunkel und dickschalig geworden ist.

Das junge Ei hat eine einfache Begrenzungsschicht; später wird es von einer dicken Schale umzogen, welche sich in eine innere, hellere und äussere, dunklere Lage scheidet. Die äussere, von der Fläche betrachtet, zeigt sich durch Poren punktirt und im optischen Durchschnitt radiär gestrichelt. Durch starke Vergrösserung lässt sich erkennen, dass die äussere Oeffnung der Porenkanäle etwas trichterförmig erweitert ist. (Taf. XI, Fig. 18.) Am gelegten Ei nimmt die Eischale, wie ich es schon seiner Zeit meldete, „eine blasig-zellige Beschaffenheit an und dient so zum Ankleben der Eier“.

Es ist schwer zu sagen, wie die Eischale entsteht. Die Eikeime drängen, indem sie wachsen, die homogene Grenzhaut des Eierstranges in die Höhe, ohne dass zugleich eine zellige Matrix ein solches nach und nach gestieltes Beutelchen auskleidet; die Kerne der Matrix bleiben vielmehr im Stiel zurück. Danach können wir kaum anders als annehmen, dass ebenso wie die erste häutige Begrenzung des Eies — abgesehen von dem gestielten Beutelchen, in dem das Ei liegt — vom Ei selber geliefert sein muss. Ob dies auch bezüglich der späteren derben Schale zutrifft, ist sehr zweifelhaft.

Die vielen kleinen Zellen, welche das Innere des Eierstranges erfüllen, werden sich aller Wahrscheinlichkeit nach, wie anderwärts, in Eikeime und Matrixzellen scheiden. Aber es konnte hierüber keine rechte Sicherheit erlangt werden: es war mir unmöglich, die beiderlei Zellenarten nach ihren Eigenschaften auseinanderzuhalten. Die unmittelbare Beobachtung führt zu der Auffassung, dass alle Zellen in gleicher Weise zu Eiern werden können.

Im reifen Ei wird ein Keimbläschen nicht mehr aufgefunden. So lange dasselbe übrigens noch sichtbar ist, sind auch Keimflecke in

ihm zugegen, wenn schon sehr klein geworden und weit auseinandergerückt.

### III. Spinnen.

Den Eierstock der Spinnen kann man im Allgemeinen einen zellig erfüllten Schlauch nennen, an dem die Eier hervorknospen<sup>1)</sup>. Eine homogene Grenzhaut und eine dazu gehörige Matrixlage mit Kernen bilden die Wand, und ich glaube bei manchen der von mir untersuchten Spinnen Eikeime und Matrixelemente schon sehr früh unterscheiden zu können. Die Kerne der Matrix sind kleiner und zahlreicher als jene der Eikeime oder Ureier. Und während in der Matrix die Zellsubstanz zu einer einzigen Masse zusammenfließen kann, so wird der Kern der Eikeime für sich und im Einzelnen von einer, wenn auch schmalen, Zone Zellsubstanz umhüllt.

Die bisherigen Beobachter scheinen nicht auf den Unterschied der beiden Zellenarten geachtet zu haben, sondern sprechen nur von einer Epithellage des Eierstockes, so WITTICH<sup>2)</sup>, LUDWIG<sup>3)</sup>, BERTKAU<sup>4)</sup>; ein „kernhaltiges Stratum des Eierstockes“ nennt SCHÜTZ<sup>5)</sup> die hier gemeinte Lage. Nun ist zu bekennen, dass es auch mir bei verschiedenen Arten nicht gelingen will, die hellen blassen Zellen in die zwei bezeichneten Elemente zu zerlegen, während z. B. bei einer den Eiersack tragenden *Lycosa* (*L. trabalis*?) ich mich von der Verschiedenheit der beiden Zellenarten überzeugen zu können glaube.

Noch sei mit Rücksicht auf den Bau des Eierstockes im Ganzen erwähnt, dass nach aussen von der Grenzhaut eine Muskelhülle zugegen sein kann. Man sieht sie deutlich z. B. bei *Tetragnatha*

1) Es mag nicht unerwähnt bleiben, dass ich um den Eierstock hin und wieder noch eine zarte, gegen den Leibesraum abschliessende Umhüllung zu bemerken glaube, ohne dass es mir gelingen wollte, Präparate herzustellen, die einen klaren Ueberblick gewährt hätten. Wenn trotzdem die Wahrnehmungen richtig waren, so wird die Umhüllung gleichzusetzen sein dem bei Hirudineen die Keimstränge umschliessenden Sack, wodurch auch wieder eine Anknüpfung an die Verhältnisse bei *Argulus* stattfände.

2) v. WITTICH, Observationes quaedam de araneis ex ovo evolutione. Diss. inaug. Halis Sax. 1845. Derselbe, Entstehung des Arachnideneies im Eierstock, Archiv f. Anat. u. Physiol. 1849.

3) LUDWIG a. a. O.

4) BERTKAU, Generationsapparat der Araneiden, in: Arch. f. Naturgesch. 1875.

5) SCHÜTZ, Ueber den Dotterkern, Inauguralabhandlung, Bonn 1882,

*spec.*, wo sie aus sich kreuzenden Quer- und Längszügen besteht. Die Längsmuskeln sind die äusseren, die Ringmuskeln die inneren; die Bündel sind schmal und die Querstreifung ist nur schwach ausgeprägt. Auch an einer frisch getödteten Vogelspinne (*Mygale avicularia*) bemerke ich ebenfalls die Muskellage<sup>1)</sup>; sie ist hier sehr kräftig entwickelt und die Ringmuskeln sind stärker als die Längsmuskeln, besonders gegen den untern Theil des Eierstockes hin. Bei *Phalangium opilio* treten die Muskeln auch in den Eistiel über und die Bündel verästigen sich unter schliesslicher Anheftung an eine noch zu erwähnende Zellenlage. (Taf. XII, Fig. 41.)

Ausser der schon erwähnten Tunica propria lässt sich noch eine zweite Hülle unterscheiden, welche sehr zart ist und sich nur dort abhebt, wo Einschnürungen entstanden sind, über welche sie brückenartig sich hinwegspannt, was z. B. der Fall ist am Uebergang des Stieles in das Eibeutelchen (z. B. Taf. XII, Fig. 33). Bei *Phalangium*, allwo an bezeichneter Stelle die Hülle weit absteht, vermag man auch ihr angehörige verästigte Muskeln zu erblicken.

Ueber den Ursprung der Eier hat LUDWIG gegen WITTICH mit Recht hervorgehoben, dass keineswegs von den Eitheilen zuerst das Keimbläschen da sei, um das sich dann die Zellsubstanz lege, sondern das Ei sei von Anfang an eine gekernte Zelle. Alle späteren Beobachter sind darüber einig geworden, dass durch Wachsen und in Folge dessen Emporheben einer solchen Zelle ein gestieltes Ei zu Stande kommt, wobei nach Vorigem in manchen Arten sehr bald eine Zerlegung der ursprünglich gleichen Zellen in die Elemente, welche für die Matrixlage der Grenzhaut bestimmt sind, und in die Eikeime sich einstellen muss.

Der Kern, jetzt Keimbläschen der Ureier, besitzt zuerst einen einzigen rundlichen Keimfleck, der aber nach und nach bedeutende Umwandlungen und Sonderungen durchmacht, die nicht etwa erst durch

1) Das Thier war durch Farbholz aus Südamerika an den Niederrhein gekommen und Anfang August in meine Hände gelangt. Ich erhielt es 4 Monate lang am Leben, wobei Heuschrecken, nackte Raupen und Regenwürmer zur Nahrung dienten. Als ich die Spinne Ende November durch Chloroform tödtete, floss aus einem feinen Einstich in die Rückenhaut so viel helles, schwach opalisirendes Blut heraus, dass ein Uhrschälchen davon voll wurde. An den ganz stattlichen, sehr zahlreichen Blutkügelchen liess sich deren Schwammgerüste (Spongioplasma) gut erkennen.

den Gebrauch künstlicher Mittel zum Vorschein kommen, sondern schon an dem aus dem frischen Thier genommenen Ei zugegen sich zeigen. Manches von dem, was ich jetzt zu berichten habe, ist bereits durch die Studien VAN BAMBEKE's<sup>1)</sup> bekannt geworden.

Es können nämlich:

1) die Keimfleck deutlich von zweierlei Art sein: die einen sind gross, rundlich, dunkelrandig; die andern sind klein, blass, von matt-körnigem Wesen. Der dunkelrandige ist in der Einzahl vorhanden, die blassen in der Mehrzahl; der grosse besteht näher angesehen wie aus Kern und Schale in der Art, dass das Innere von blasser Substanz eingenommen ist, während die Schale durch dunkle Berandung an Fett erinnert. Die Menge der kleinen Keimfleck vermindert sich mit dem Reiferwerden des Eies.

2) Ein einziger, grösserer Keimfleck zeigt sich zugegen und dieser bietet das Bild eines Knäuels dar.

3) Der geknäuelte Keimfleck zeigt in seinen entweder dicht zusammengeschobenen, ein andermal locker ziehenden Wülsten eine Zerfällung in Quertheilchen.

Ich verweise zum besseren Verständniss auf die Abbildungen der Eier von *Tetragnatha* (Taf. XI, Fig. 22), *Mygale* (Taf. XII, Fig. 38, Fig. 39), *Lycosa* (Taf. XII, Fig. 36), *Theridium* (Taf. XII, Fig. 24, Fig. 25).

Durch Reagentien lässt sich, nebenbei gesagt, da und dort ausser den Keimflecken noch ein deutliches Schwammwesen im Keimbläschen erkennen.

Schon an dieser Stelle möchte ich die Aufmerksamkeit auf dasjenige gerichtet sehen, was in manchen Eiern einer Species von *Theridium* sich beobachten liess (siehe die citirten Figuren). Man unterscheidet ausser dem grossen, man könnte sagen, Hauptkeimfleck noch einen oder mehrere kleinere oder Nebenkeimfleck von blassem Wesen. Der grosse hat die Beschaffenheit eines stattlichen, aus scharf gerandeten kleinen Körpern zusammengesetzten Ballens. Von ihm nun weg zieht sich ein Strang solcher Körperchen oder Theilstücke über die Grenze des Keimbläschens hinaus in den Dotter hinein. In einzelnen Eiern, deren grosser Keimfleck das Bild gewundener und geknäuelter Fäden giebt, können die kleinen Theilstücke zusammenhängend oder in bereits abgelösten Gruppen abermals in den Dotter sich erstrecken.

---

1) CH. VAN BAMBEKE, Contribution pour servir a l'histoire de la vésicule germinative, in: Bull. de l'Acad. de Belgique, 1886.

Ja ich glaube an dem lebenden Ei verfolgt zu haben, wie Theile der geknäuelten Fäden sich zu einzelnen Ballen zusammenschoben und in den Dotter vordrangen.

Grosser Wechsel in Form und Beschaffenheit des Keimfleckes kommt auch bei *Phalangium* zu Tage, wozu man auf Taf. XIII die Figuren 43—49 vergleichen möge.

Das junge Ei besitzt einen einzigen grösseren Keimfleck, um den nach Reagentien (doppelchromsaures Kali) eine deutliche Lichtung zieht als Aushöhlung in der Substanz des Keimbläschens. Im frischen Ei kann der Keimfleck eine oder mehrere Vacuolen zeigen. Wiederholt habe ich beobachtet, dass ein solcher Keimfleck — das lebende Ei mit Mundspeichel befeuchtet — unter dem Mikroskop allmählich verblasste und zuletzt für das Auge völlig schwand. Hätte man diesen Vorgang nicht unmittelbar unter dem Mikroskop ablaufen sehen, so wäre man wohl bezüglich vieler der jungen Eier zu der irrigen Auffassung gekommen, dass ihr Keimbläschen von vorne herein ohne Keimfleck gewesen sei. In älteren Eiern kamen auch Keimfleckbildungen vor, welche auf Kernfäden zu beziehen waren und sich bald in Form schmaler, leicht bogiger gekörnelter Schnüre, bald auch als dicke, knäuelig zusammengeschobene walzige Massen darstellten. In diesem Falle konnte das Bild nach Härtung sich ausnehmen wie ein einziger grosser Keimfleck, dessen Substanz durch lichte Gänge oder Zwischenräume zerlegt war.

Die Membran des Keimbläschens verdient bei mehreren der genannten Arachniden unsre Aufmerksamkeit in hohem Grade. In den Eiern des *Theridium*, dessen Keimfleck ein Ballen kleiner Körperchen ist, sah ich die Aussenfläche des Keimbläschens von Körperchen gleicher Art und Wesens eine Strecke weit umzogen. Jedes der Körperchen besass wieder eine besondere helle, plasmatische Umgrenzung, wodurch eine Linie mit Einkerbungen über diese an der Aussenfläche des Keimbläschens lagernden Körperchen wegzog. Indem man nun in Erwägung zieht, dass die besagten Elemente mit den Keimflecken innerhalb des Keimbläschens im Aussehen völlig übereinstimmen und ebenso mit den in den Dotter vordringenden keimfleckähnlichen Körpern, so darf man das Ganze wohl an dasjenige anschliessen, was oben über die körnig-grümlige Schicht an der Aussenfläche des Keimbläschens von *Nephele* und *Argulus* berichtet wurde. Die beigegebenen Abbildungen können wohl dazu dienen, die Verhältnisse noch besser zu veranschaulichen.

Um das Keimbläschen herum geht eine deutliche, vom Dotter begrenzte Höhlung und in dieser liegen zunächst die ausgetretenen Körperchen, von denen eben die Rede war. Und wenn diese, wie Fig. 24 und Fig. 25 auf Taf. XII versinnlichen, in einen oder mehreren Zügen in den Dotter eindringen, so ist auch unverkennbar dabei zu sehen, dass von der Haupthöhlung weg Nebengänge in die Dottermasse führen.

Im Ei von *Phalangium* grenzt sich oftmals die das Keimbläschen aufnehmende Höhlung nicht minder klar ab. Zwar besteht häufig enger Anschluss des Dotters an das Keimbläschen, namentlich am ganz frischen Ei, und erst allmählich, wohl durch Zusammenziehung der Dottersubstanz, tritt die Lichtung auf. Von ihr weg können strahlige, helle Gänge in den Dotter sich ziehen, von denen man freilich nur die Anfänge sieht, während die Fortsetzung nach aussen in eine strahlige Zeichnung des Dotters sich verliert. (Tafel XIII, Fig. 43.)

Und aller Beachtung werth sind nun wieder die Dinge, welche man in der Höhlung um das Keimbläschen zu Gesicht bekommen kann. Man trifft auf Eier, welche nur einige blasse, rundliche Körper nach aussen von der Membran des Keimbläschens besitzen. Ein andermal, und dies Verhalten kam sehr häufig zur Beobachtung, erscheint die Membran des Keimbläschens umzogen von einer verhältnissmässig dicken Schicht mit höckerigen Vorsprüngen. Begegnet man nun weiter hin auch solchen Eiern, bei welchen ausser der bezeichneten Schicht noch Körperchen, die sich davon ablösen, in dem Raume liegen, so darf man wohl auch hier die Entstehung der Höckerlage aus einem Zusammenfluss von Körperchen ableiten, welche dem Keimbläschen entstammen. Eine solche Ansicht lässt sich auch ferner durch die Wahrnehmung stützen, dass in derartigen Eiern entweder nur Spuren oder auch gar nichts mehr von Keimflecken innerhalb des Keimbläschens zugegen sein kann. (Taf. XIII, Fig. 45, 46, 47.)

Der Dotter ist in den Ureiern der obigen Arachniden eine vollkommen klare Substanz. An sehr jungen Eiern von *Phalangium* kann nach Reagentien eine gewisse Zerklüftung dieses hellen Dotters gesehen werden, in der Weise, dass von der Lichtung, welche das Keimbläschen umgiebt, helle Strassen in den Dotter ziehen. Später besteht der Dotter bei achtsamer Behandlung wohl allgemein aus einem Reticulum oder Spongioplasma und dem davon umschlossenen Hyaloplasma, wozu sich Granula und Dotterkugeln gesellen. Das Spongio-



plasma bedingt auch da und dort eine allerdings wenig hervortretende strahlige Streifung. Hat man einzelne Züge des Fachwerkes frei dargelegt, so lässt sich wieder bestimmen, dass die Granula zuerst innerhalb der Substanz des Fachwerkes gebettet sind, und daher bei Freilegung desselben nur diesem folgen.

Verschiedene Wandlungen machen auch die Dotterkugeln durch. Bei *Tetragnatha* und *Lycosa* z. B. sieht man die blassen, wohl aus Eiweiss bestehenden Kugeln zuerst einseitig wie von einem dunklen Halbring umgeben, der sich nach und nach schliesst, so dass jetzt der Eiweissballen in einer dunkelrandigen, an Fett erinnernden Schale steckt (Taf. XI, Fig. 23). Indem der Einzelballen an Grösse zunimmt, wird die Schale durch Ausdehnung verdünnt und hebt sich jetzt nicht mehr als solche ab, so dass die grossen Dotterkugeln durchweg von hellem blassem Aussehen erscheinen. Hingegen bei *Theridium* besteht ein Dottertropfen des reifen Eies optisch unverkennbar aus blasser Innensubstanz, Eiweiss, und einer dunklen fettartigen Rinde. Das Verhältniss der beiden Substanzen zu einander scheint von der Art zu sein, wie es zwischen dem Achsencylinder und dem Mark der Nervenfasern besteht.

Neben den eigentlichen Dotterkugeln machen sich auch wieder kernähnliche Elemente bemerklich, deren Herkommen aus dem Keimbläschen und die Weise, wie es geschieht, schon aus den vorigen Darlegungen ersehen werden kann. Bei der Bedeutung, welche der Sache wohl beizulegen ist, verlohnt es sich indessen, auf einige Fälle noch einmal einzugehen.

Was im Ei von *Theridium* Fig. 24 und 25 zur Beobachtung kam — und ich habe die Zeichnung keineswegs etwa schematisirt —, weist darauf hin, dass die aus dem Keimbläschen getretenen Körperchen in grösserem Zuge oder zu kleinen Ballen gruppirt, gegen die Rinde des Dotters vordringen.

Bei *Tetragnatha*, Fig. 22 auf Taf. XI, sieht man in grösserer Zahl ausser den andern Dotterelementen in der Randzone des Dotters körnige Ballen.

Bei *Lycosa* kamen Eier vor, in denen gedachte Körper fast eine zusammenhängende Rindenlage des Dotters erzeugten, derart, dass der Gedanke, ob nicht bereits die Bildung der Keimblätter begonnen habe, sich regen durfte (Taf. XII, Fig. 33, 34). Allein die Eier, welche solche Vorkommnisse zeigen, sind noch umschlossen von ihrem Follikel und können unmöglich befruchtet gewesen sein. Durch die Menge und den Zusammenschluss der Ballen kann das Bild an ein

Epithel erinnern, um so mehr als in einzelnen Ballen ein kernähnlicher heller Fleck und selbst ein nucleusartiger Punkt sich abheben kann. Der Rand der Ballen, was ebenfalls bemerkenswerth ist, kann schwächer oder stärker gezackt und selbst strahlig ausgezogen sein (Taf. XII, Fig. 35). Es ist der vom Stiel des Eies abgewendete Pol, an dem die epithelartige Lage zunächst sich zeigt.

Recht deutlich waren auch bei *Mygale* die in Rede stehenden intravitellinen Körper zu sehen und zwar bereits in jüngeren Eiern, allwo sie den Character reiner Nuclei tragen; frühzeitig schon vorhanden nimmt ihre Zahl mit dem Grösserwerden des Eies zu, wobei sie sich gegen die Rindenschicht des Dotters hinziehen (Taf. XII, Fig. 38, 39). Bei derselben Vogelspinne war noch eine zweite Art von Körpern, merklich verschieden von der eben erwähnten in einigen Eiern zugegen, doch nur selten: es waren rundliche oder längliche scharfrandige, wenn auch sonst ziemlich blasse Gebilde, welche in ihrem Wesen durch helles Innere und undeutlich geschichtete Rinde an die dunkelrandigen Keimflecke erinnerten (Taf. XII, Fig. 39a). Vielleicht sind sie gewissen später zu beschreibenden Einschlüssen des Dotters, bei Myriopoden z. B., an die Seite zu stellen.

Auch bei *Phalangium*, dessen Dotter namentlich durch Reagentien hin und wieder deutlich radiärstreifig sich ausnimmt, begegnet man eigenthümlichen Bildungen, über deren Einreihung ich nicht völlig ins Klare gekommen bin (Taf. XII, Fig. 46, 47, 48). In jungen, noch hellen Eiern, welche die oben besprochene höckerige Aussenschicht des Keimbläschens aufzeigen, sieht man in geringerer oder grösserer Anzahl Körper, welche, so lange sie noch klein sind, in ihrem ganzen Wesen auf abgelöste Stücke der höckerigen Aussenschicht des Keimbläschens sich deuten lassen. Grösser und länglich geworden, erscheinen sie, indem Vacuolen regelmässig gelagert in ihnen auftreten, mit einer Art Querzeichnung hiedurch versehen. Im Dotter bereits dunkel gewordener Eier sind die Gebilde unsichtbar geworden; hingegen war wieder sehr beachtenswerth, dass Eier im Reifezustand mir unter die Augen kamen, welche deutlich unter der Dotterhaut eine, wenn auch schwach gezeichnete, doch unverkennbare, zusammenhängende Zellenlage besaßen: blasse Kernballen mit zugehörigem Plasma (Taf. XII, Fig. 41).

Weiterhin mag auf zwei andere Erscheinungen hingewiesen werden, welche mir am Eikörper von *Phalangium* auffielen. Der Dotter des lebenden Eies verlängert sich da und dort als Ganzes in einen breiten, spitz aufgehörenden Fortsatz, welcher in den stielartigen Träger des Eies

sich einsenkte, aber für sich endigte. Dieser plasmatische Fortsatz (Taf. XII, Fig. 44, 45) erscheint gegen die Spitze zu rein homogen, mit dichter Randschicht, ohne Granula; sein Auftreten muss eine Lebenserscheinung sein, denn in Eiern, auf welche Reagentien eingewirkt haben, sieht man nichts mehr davon.

Für verwandt halte ich eine andere Veränderung, welche am Dotter zur Beobachtung kam (Taf. XII, Fig. 43). In Eiern, aus dem lebenden Thier stammend, nahm allmählich unter dem Mikroskop der Dotter ein ganz besonderes feinhaariges Wesen seiner Oberfläche an. Die Härchen mit starken Linsen betrachtet, liessen sich als Hervorstülpungen des Hyaloplasmas auffassen und den Pseudopodien an die Seite setzen; und gleich den letzteren ging ihr freies Ende auch wohl abermals in eine ganze Anzahl feinerer Fortsätze aus. Es liegt gewiss Grund zu der Annahme vor, dass diese zahlreichen feinen Pseudopodien im Wesen der Erscheinung das Gleiche sind, was der grosse zipfelförmige, in den Eistiel sich hineinziehende Fortsatz bedeutet.

Der sogenannte D o t t e r k e r n , von dem jetzt die Rede sein soll, hat von lange her die Aufmerksamkeit auf das Ei der Arachniden gelenkt. Zu meinen früheren Wahrnehmungen über diesen Körper<sup>1)</sup>, welchen nach dem Entdecker WITTICH<sup>2)</sup>, auch CARUS<sup>3)</sup>, dann LUDWIG<sup>4)</sup>, BERTKAU<sup>5)</sup> und Andere, zuletzt besonders sorgfältig SCHÜTZ<sup>6)</sup> untersucht haben, möchte ich jetzt folgendes fügen, indem ich noch vorausschicke, dass ich diesmal nur an *Lycosa* und *Theridium* den Theil näher kennen zu lernen mich bemühte, da *Tetragnatha* und *Phalangium* denselben nicht besitzen. (Taf. XII, Fig. 31, 32; Fig. 26, 27, 28, 29, 30; Fig. 37.)

Die Lage des Dotterkerns ist eine wechselnde: bald hält er sich dem Stiel des Eies zunächst und das Keimbläschen ruht am gegenüberstehenden Pol, bald befindet sich umgekehrt das letztere in der Nähe des Stiels und der Dotterkern liegt nach aussen. Ebenso veränderlich stellt sich auch das Aussehen dar: der besagte Körper kann

1) LEYDIG, Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. f. Anatomie u. Physiologie, 1855.

2) v. WITTICH, a. a. O.

3) VICTOR CARUS, Ueber die Entwicklung des Spinneneies, in: Zeitschrift f. wiss. Zool. 1850.

4) H. LUDWIG, a. a. O.

5) BERTKAU, a. a. O.

6) SCHÜTZ, Ueber den Dotterkern, 1882. — Verfasser hat meine Beobachtungen im Archiv f. Anat. u. Phys. 1855 übersehen.

einfach wie ein körniger Ballen sich ausnehmen, oder er zeigt eine körnige Mitte, um welche geschichtete Substanz zieht, worauf wieder körnige Masse folgt; ferner können in dem innersten feinkörnigen Ballen einige grössere glänzende Kügelchen sich abheben. Die geschichtete Lage, welche am abgestorbenen Ei viel schärfere Linien als im lebenden Zustande hat, kann unmittelbar an die übrige feinkörnige Dottersubstanz sich anschliessen, oder es zieht sich vorher eine Zone von Vacuolen um sie herum. Dieses Bild möchte ich in Verbindung bringen mit einem andern, allwo ein buchtiger, wie in Zipfeln ausgezogener und mit heller Substanz erfüllter Raum den Dotterkern umgiebt, wie ich solches namentlich sah an lebenden Eiern von *Lycosa*, welche im Juni aus einem den Eiersack tragenden Thier genommen und im Mundspeichel untersucht worden waren. Hier folgte im Dotterkern, welcher als Ganzes in der Grösse bedeutend dem Keimbläschen nachstand, auf den feinkörnigen Innenkörper eine Lichtung, dann eine Zone geschichteter Substanz, die nach und nach breiter und schärfer streifig wurde; es kam dann wieder eine Lichtung und diese weitete sich unter den Augen des Beobachters aus, trieb Buchten, um schliesslich ins Vacuoläre überzugehen, welcher Vorgang wohl dem Eindringen eines flüssigen Stoffes zuzuschreiben war.

In jungen Eiern zeigen sich Erscheinungen am Dotterkern, welche ebenfalls noch der Aufklärung harren. Man sieht zu innerst ein scharfes Pünktchen in einem lichten Raum, und da letzterer von einer körnigen Zone umgeben ist, so könnte man füglich von einem körnigen Zellkörper mit blasigem Kern und Kernkörperchen sprechen. Dieser zellähnliche Ballen erscheint abermals umgeben von einer Lichtung, welche nach aussen von der schichtstreifigen Zone abgeschlossen wird. Die Schichten sind nun keineswegs rein homogene Blätter, sondern, wie besonders durch härtende Flüssigkeiten dargethan werden kann, sie zerlegen sich in kleine Körperchen oder Stückchen, die mir eine bestimmte Gestalt zu haben scheinen, welche nur wegen der Kleinheit der Gegenstände nicht genau festzustellen ist. Da man nun ferner wahrnimmt, dass um den Dotterkern herum die ersten Dotterkörnchen erscheinen, welche gleich einer Staubbildung das Ei dunkel machen, so könnte man annehmen wollen, dass die ersten Dotterkörnchen aus Theilstückchen hervorgehen, in welche sich die Schichten des Dotterkernes auflösen. Sollte dies wirklich der Fall sein, so müssten sich die Theilstückchen noch weiter zerkleinern, denn sie sind merklich grösser als die feinen Dotterkörnchen. Deshalb möchte ich die von

CARUS wohl zuerst vertretene Auffassung, der Dotterkern sei Bildungsstätte der ersten Dotterkörperchen, noch für unsicher halten.

Ich habe mir Mühe gegeben, über den Ursprung des Dotterkerns eine bestimmtere Vorstellung zu gewinnen, was jedoch keineswegs ganz gelingen wollte.

Die Ansicht, welche BALBIANI aufgestellt hat, dass der Dotterkern in erster Bildung ein von aussen eingewandertes Gebilde sei und zwar eine der Zellen, welche im Stiel des Eifollikels sich finden, lässt sich auf keine Weise begründen, wie das schon SCHÜTZ dargethan hat. Es bleibt also nur übrig, entweder den Körper im Dotter selber entstehen zu lassen, oder seine Anfänge aus dem Innern des Keimbläschens herzuleiten. Soweit meine Erfahrung geht, möchte ich am meisten zu der letzteren Ansicht neigen.

Man sieht nämlich in jungen, sonst ganz hellen Eiern, welche noch nichts von einem eigentlichen Dotterkern besitzen, unmittelbar am Keimbläschen einen Staubfleck oder feinkörnige Masse, welche entweder die Form eines Halbmondes hat, oder auch wohl als Streifen in den sonst ganz hellen Dotter hineinzieht (Taf. XI, Fig. 19—21). Ich möchte annehmen, dass diese Substanz aus dem Keimbläschen ausgetreten sei und den inneren körnigen Ballen des Dotterkerns bilde; die übrigen Sonderungen könnten sich im Dotter vollziehen. Diese Vermuthung, dass der Dotterkern aus dem Keimbläschen herzuleiten sei, liesse sich auch durch dasjenige stützen und wahrscheinlich machen, was weiter unten über das Ei anderer Thiere (Myriopoden) mitzutheilen sein wird.

Noch möchte des Eies von *Mygale* besonders zu gedenken sein. Ein Dotterkern von der Sonderung, wie sie vorhergehend beschrieben wurde, ist nicht vorhanden, aber ein grösserer dunkler Fleck hebt sich scharf aus dem sonst hellen Dotter in jüngeren Eiern ab (Taf. XII, Fig. 38). Es ist eine Ansammlung von Körnchen in Ballenform und ein vergleichender Blick über den Eierstock hin macht wahrscheinlich, dass durch Ausbreitung des Körner- und Ballenhaufens das Ei dunkel wird. Allen diesen Vorkommnissen gegenüber muss man sich eingestehen, dass uns noch der aufklärende Gesichtspunkt völlig fehlt.

In Eiern von *Lycosa* in dem Reifezustand, wo das Keimbläschen nicht mehr auffindbar ist, konnte ich immerhin den Dotterkern noch bemerken. Er lag nahe dem Rande des Dotters, war kleiner geworden gegen früher, von sehr dunkelkörnigem Aussehen mit lichter Mitte. Es stimmt dies mit den Angaben, welche bereits WITTICH, BERTKAU,

BALBIANI über das Vorhandensein des Dotterkerns in abgelegten Eiern gemacht haben.

---

Die Hüllen des Eies anbelangend, so ist mir auch darüber nicht Alles klar geworden. Man unterscheidet eine Haut, welche den Dotter begrenzt und von ihm selber, wahrscheinlich durch Randverdichtung des Hyaloplasmas, gebildet sein muss. Bei der obigen *Lycosa* zeigt die sonst ganz glatte homogene Haut an ihrer äusseren Begrenzung eigenthümliche, wie regelmässig gestellte kleine, blasse Stückchen oder Körperchen, so dass man eine gewisse über die Oberfläche wegziehende Körnelung oder Rauigkeit annehmen möchte. Doch will dies insofern nicht passen, als am reifen Ei von einer Sculptur der Eihaut nichts zu sehen ist.

Weiter nach aussen, getrennt durch einen hellen Raum, folgt die Wand des Eisäckchens, welche eine Fortsetzung der Haut des Stieles ist.

In der Follikelhaut lässt sich in den meisten Fällen weder etwas von einer Matrixschicht noch von Kernen entdecken. Und doch scheint nach den Arten dies Verhalten nicht immer das gleiche zu sein. Bei *Tetragnatha spec.* wenigstens konnten doch in der fast homogenen Haut einige zerstreut stehende Kerne unterschieden werden. Auch SCHÜTZ meldet, dass er bei einer grossen nicht bestimmten Spinne die sonst „hyaline Follikelhaut gekernt“ gefunden habe. Hierbei möchte aber allerdings die Frage noch in Betracht zu ziehen sein, ob nicht die betreffenden Kerne der oben von mir unterschiedenen Hülle angehören, welche zwar am Follikel selber nicht mehr unterscheidbar ist, wohl aber an der Uebergangsstelle des Stiels in den Follikel.

Auch bei *Phalangium* liegen die Dinge nicht ganz einfach. Kerne sieht man zwar auch hier nicht, aber nach Reagentien erscheint doch unterhalb der Follikelhaut, also einwärts, ein Zug körnigen Wesens, die auf eine Matrixlage bezogen werden könnte. (Taf. XII, Fig. 41.)

Der Raum zwischen Eihaut und Follikel ist bei allen genannten Arten von einer hellen Substanz eingenommen, welche bei *Phalangium* nach härtenden Reagentien sich in Brocken und Krümeln umsetzt.

Ich erwähne wieder für sich die nachträglich untersuchte Vogelspinne (*Mygale avicularia*). Auch hier liess sich, ausser der Dotterhaut und der derben Follikelhaut, noch unterscheiden nach einwärts eine schwache, feinkörnige Lage, also eine Matrix ohne Kerne; zwischen

ihr und der Dotterhaut der mit flüssiger Substanz erfüllte Raum; zu äusserst noch eine zarte Hülle.

Im Stiel des Follikels macht sich überall die Anwesenheit epithel-artiger Zellen bemerklich. Bei *Phalangium* (Taf. XII, Fig. 41, Fig. 42) sind dieselben etwas auffallender Art, indem sie, cylindrisch geworden, in strahliger Stellung einen förmlichen Kranz bilden, zwischen welchem der besagte dicke plasmatische Fortsatz des Eies sich einsenkt. Auch bei *Mygale*, bei Betrachtung des Stieles von oben, ist mir dieser Kranz cylindrischer, strahlig geordneter Zellen aufgefallen. (Taf. XII, Fig. 40.)

Man begegnet am Eierstock (*Lycosa*, *Tetragnatha*) Bildungen, die sich stark von den Eifollikeln abheben und bereits von BERTKAU erwähnt werden. Sie sind rundlich, von gelblicher Farbe und ihre Oberfläche zeigt Knäuelnlinien. Es handelt sich wohl um entleerte Follikel, die zu Corpora lutea umgewandelt sind. Nachdem das Ei den Follikel verlassen, zieht dieser sich zusammen und erhält dadurch die schrundig-faltige Oberfläche; die Zellen des Stieles scheinen alsdann einer besonderen Veränderung zu unterliegen, indem sie zu einer wachsähnlichen gelben Masse werden, die zuletzt feinkörnig zerfällt.

#### IV. Myriopoden.

Nachdem LUBBOCK <sup>1)</sup> über gewisse Eigenthümlichkeiten des Eies von *Geophilus* berichtet hatte, ist es BALBIANI <sup>2)</sup> gewesen, welcher durch seine Mittheilungen allgemeiner das Interesse auf das Ei dieser Thiergruppe gelenkt hat. Auch mir sind sie zur Veranlassung geworden, mich mit den Eiern einiger Scolopender zu beschäftigen, wobei es sich zeigte, dass die Frühlingsmonate (April, Mai), weil die meisten Eier sich schon im Reifestadium befanden, weniger günstig waren als die Zeit des Herbstes (September, October).

In der an sich unpaaren Eierstocksröhre von *Lithobius* und *Geophilus* lässt sich ein paariger Character insofern daran erkennen, als in dem Schlauch zwei Achsenstränge vorkommen, an denen die Eier

1) JOHN LUBBOCK, Notes on the generative organs and the formation of the egg in the Annulosa, in: Phil. Trans. 1861.

2) E. G. BALBIANI, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles, in: Zoolog. Anzeiger 1883.



hervorknospen. Zu jedem der beiden Stränge scheint ein grösseres Blutgefäss zu gehören, welches zur Ernährung und zum Wachsen des Eies in Bezug stehen mag. — Am allgemeinen Schlauch unterscheidet man eine glashelle Membran, darunter ihre Matrixlage, die freilich nur durch einzelne Kerne mit etwas Plasma gekennzeichnet ist; quer-gestreifte Muskeln setzen sich an die Hülle.

Auch der Keimstrang besitzt zu äusserst eine homogene Haut und darunter eine Matrixlage, deren Kerne sich von denen der Ureier unterscheiden. Verfolgt man nämlich bei *Geophilus* z. B. die Eikeime rückwärts bis zu den allerjüngsten, so zeigen sie sich stets anders geartet als die Elemente der Matrix: die Kerne der letzteren bleiben immer kleiner und sind länglich, hingegen die Kerne der winzigsten Eikeime sind rund, bläschenförmig mit mittlerem Punkt. (Taf. XIII, Fig. 50.)

Der einzelne Eikeim, indem er wächst und dadurch hervortritt, liegt in einem gestielten Beutelchen, dessen homogene Membran und Kerne die Fortsetzung jener Matrixlage sind, welche den Keimstrang begrenzt. Solche Eifollikel mit ihren Kernen hat bereits LUDWIG aus *Lithobius*, *Julus* und *Glomeris* veranschaulicht. Die kleinsten Eikeime sind in allen Stücken so hell und homogen, dass man sagen möchte, sie beständen nur aus Hyaloplasma. In den etwas grösser gewordenen sind um das Keimbläschen herum Häufchen von Krümeln aufgetreten, welche sich nach und nach zusammenlegen und dadurch halbschalig das Keimbläschen umgeben.

Blicken wir jetzt näher auf die einzelnen Eitheile, so begegnet uns am Keimfleck eine grosse Mannigfaltigkeit der Form, was darauf hinweist, dass Reihen von Lebensvorgängen sich hier abspielen müssen, deren Zusammenhang wir aber einstweilen noch kaum verstehen.

Es kann der Keimfleck bei *Lithobius* ein rundlicher Körper sein von ziemlichem Umfang, blass, leicht gekörnelt und von der übrigen Substanz des Keimbläschens durch eine Lichtung getrennt. (Taf. XIII, Fig. 65.) Ein andermal sind mehrere Keimflecke zugegen von der Tracht der Amöben: buchtig und gesondert in ein körniges Innere und in einen hellen, rein homogenen Saum. Wieder eine andere Form ist die, dass die amöbenartigen Gebilde in ihrem Innern einen hellen, kernartigen Fleck mit centralem Pünktchen zeigen und am Rande feinstrahlig sind. Die grösseren dieser Keimflecke, ebenfalls mit Rand-

strahlen versehen, erweisen sich als Ballen und Haufen der kleineren Amöben.

Ferner giebt es Keimbläschen, welche eine Menge kleiner Keimflecke besitzen, die entweder ohne Ordnung vertheilt sind oder sich in Reihen gruppiren, bald so, dass, während die einen noch regellos zerstreut sind, ein anderer Theil in kurze, geldrollenähnliche Säulchen sich zusammengelegt hat; ein andermal stösst man auf längere fadige Aufreihungen, deren Stränge zu Schlingen gebogen oder geknickt sind, so dass auch wohl eine echte Knäuelform der gegliederten Stränge entsteht. (Taf. XIII, Fig. 66.)

Bemerkenswerth möchte auch die Erscheinung sein, dass bei Anwesenheit einer grossen Zahl kleiner Keimflecke die ganze Menge derselben der nach unten gekehrten Hälfte des Keimbläschens angehört, gleichsam als wären sie alle zu Boden gesunken. Man kann sich von dieser Lage aufs bestimmteste durch genaue Einstellung überzeugen.

Von besonderer Bedeutung ist es wieder, dass die Keimflecke nach ihren physikalischen Eigenschaften von doppelter Art sein können. Neben und zugleich mit den blassen amöboiden Körperchen kann noch ein grösserer dunkelrandiger Keimfleck zugegen sein, der nach seinem Aussehen fettiger Natur ist. (Taf. XIII, Fig. 63, Fig. 64.)

Und wenn das Keimbläschen nur einen einzigen, aber grossen Keimfleck birgt, so sondert sich derselbe schon am lebenden Ei, besser noch bei Einwirkung von Reagentien, ganz unverkennbar in zweierlei Substanzen: in eine blasse Mittelpartie, welche gern dicht vacuolär wird und dadurch für die oberflächliche Besichtigung ein körniges Aussehen erhalten hat, und in eine äussere Partie von homogenem und geschichtetem Wesen.

Mehrmals sah ich auch einen solchen Keimfleck, dessen mit heller Substanz erfüllter Innenraum durch den dunkelrandigen Mantel hindurch eine Oeffnung aufwies, und die Innensubstanz des Keimfleckes zog sich so zur Membran des Keimbläschens hin, als wäre sie eben im Austreten begriffen. Aehnliches scheint auch schon LUBBOCK gesehen zu haben, wohin eine seiner Abbildungen deutet<sup>1)</sup>.

Fast noch klarer, wenn auch in etwas anderer Art, zeigt sich die Scheidung des Keimfleckes in eine Doppelsubstanz bei *Geophilus electricus*. (Taf. XIII, Fig. 61, Fig. 62.) Hier besteht in jüngeren Eiern neben

---

1) JOHN LUBBOCK, a. a. O. Pl. XVI, fig. 22, young egg of *Geophilus*.

den blassen kleinen Keimflecken eine grosse Macula germinativa, die wie eine Kapsel von scharfem zweilinigem Rand sich ausnimmt, wobei sich das blassere Innere in eine helle homogene Randschicht und in eine äusserst feinkörnige Mitte scheidet. Auch die dunkelrandige Kapselwand ist keineswegs ganz homogen, sondern weist Schichtungsstreifen auf, die zwischen sich wieder zerstreute kleine Mengen jener hellen Substanz umschliessen. Von daher erklärt sich die Entstehung kleiner oder Nebenvacuolen, wie sie allmählich sich einstellen können: sie sind bereits vorgebildet in den Spalträumen der Kapselwand.

Es ist von vornherein wahrscheinlich, dass sich die dunkelrandigen Keimflecke aus den blassen durch Umwandlung hervorbilden, doch sei ausdrücklich erwähnt, dass ich bei *Lithobius forficatus* Uebergangsformen in der That beobachtet habe, wobei auch noch die Uebereinstimmung herrscht, dass der Rand der dunkelrandigen Körper ebenfalls zackig-strahlig ausgezogen sein konnte.

Ueber die Membran des Keimbläschens und eine von dorthier entstehende trichterförmige Anhangsbildung, welche sich in den Dotter erstreckt, sowie ferner über Austreten von Substanzen aus dem Keimbläschen in den Dotter hat BALBIANI interessante Wahrnehmungen veröffentlicht. Ich bin zwar nicht in die Lage gekommen, dieselben in allen Stücken bestätigen zu können, wohl aber habe ich die Richtigkeit einiger Hauptpunkte anzuerkennen. Ich möchte, was mir selber unter die Augen kam, in Folgendem zusammenfassen.

1) Es tritt eine anscheinende Verdickung der Membran des Keimbläschens auf, die sich bei starker Vergrösserung und Zuhülfenahme von Reagentien als eine nach aussen von der Membran liegende körnigkrümlige Substanz darstellt; sie zeigt sich auch wohl zart radiär gestrichelt, was auf weitere Zerlegung hindeutet.

2) Wir begegnen dem Trichter oder Kanal BALBIANI'S, von dessen verschiedenen Formen ich einige in Fig. 53, Fig. 54, Fig. 55, Fig. 61 auf Taf. XIII festgehalten habe, auch Fig. 59 auf der gleichen Tafel ist hierher zu rechnen. Die Begrenzung des Kanals im frischen Ei ist sehr blass, im absterbenden aber und nach härtenden Flüssigkeiten wird sie schärfer. In der Form hat er Aehnlichkeit bald mit einem einfach kegeligen, stumpfen oder etwas zugespitzten Zapfen, bald ist er länger ausgezogen und leicht hornartig gekrümmt.

Indem ich eine nähere Prüfung vornahm, in welchem Verhältniss diese namentlich an jungen und hellen Eiern vorkommende Bildung

zum Eikörper steht, so liess sich zunächst feststellen, dass daran eine äussere Begrenzung, dann die Lichtung und der Inhalt zu unterscheiden sei. Die Begrenzung geschieht durch das Spongioplasma des Dotters, das sich hierbei zu einer Art Wand verdichtet; die Lichtung beginnt von dem Raum aus, der um das Keimbläschen zieht und ebenfalls durch das Spongioplasma des Dotters umrissen wird. Gedachte Höhlung schliesst zwar meist enge um das Keimbläschen zusammen, lässt sich aber selbst in diesem Zustande kaum übersehen; nach Reagentien kann sie einen geradezu geräumigen Character tragen (vergl. z. B. Fig. 67 und Fig. 68 auf Taf. XIII). Wir haben es so nach bezüglich des Trichters mit einer Ausbuchtung jenes Hohlraumes oder Lichtung zu thun, welche von der Höhlung um das Keimbläschen herum in den Dotter dringt.

Der Inhalt des Trichters kann, wie die zuletzt angezogenen Figuren lehren, entweder helle Substanz oder Hyaloplasma sein, wie sie den Raum um das Keimbläschen überhaupt erfüllt, oder es ist eine körnig krümelige Materie, welche im optischen Aussehen an die Substanz der Keimflecke erinnert, so dass schon dadurch der Gedanke, es möchten körperliche Theile aus dem Keimbläschen heraus in besagte Lichtung getreten sein, kaum abzuweisen ist; zudem liegt auch gern der grosse Keimfleck der Basis des Trichters nahe. Sehr bemerkenswerth ist auch und spricht zu Gunsten der eben geäusserten Ansicht, dass die den Trichter einnehmende Substanz sich wie der Keimfleck selber in eine Doppelsubstanz scheiden und vacuolär werden kann.

Ausdrücklich ist zu bemerken, dass die im Vorstehenden gekennzeichneten Verhältnisse mir nur bei der Gattung *Geophilus* zu Gesicht gekommen sind, während in den vielen Eiern von der Gattung *Lithobius*, die ich ebenfalls durchmustert habe, nichts von dem „Trichter“ sich erkennen liess.

---

Auf welche Weise mögen Theile der Keimflecke aus dem Keimbläschen in den Hohlraum um das Keimbläschen und in die hornartige Ausbuchtung gelangen?

Nach BALBIANI öffnet sich die Basis des Trichters kreisförmig in das Keimbläschen. Ich bin nicht im Stande, mich hiervon zu überzeugen. Wiederholt zwar hatte ich aus dem frischen Thier genommene Eier vor mir, allwo eine Bogenlinie über der Basis des Trichters so herüberzog, als ob eine wirkliche Oeffnung des Keimbläschens zugegen wäre; allein bei recht genauem Zusehen wurde aus der vermeintlichen

Oeffnung doch nur der Rand einer grubigen Eintiefung des Keimbläschens, und es konnte eine solche Grube, zugleich mit jener an der Trichterstelle, auch an einem andern Punkte des Keimbläschens zugegen sein. Immerhin könnte vielleicht das Auftreten solcher grubigen Eintiefungen am Keimbläschen mit dem Erscheinen des Trichters in Verbindung stehen; andererseits mögen sie mit Bewegungsvorgängen im Ei zusammenzuhängen, da mir auch Eier vorlagen, deren Keimbläschen so vielfach eingebuchtet waren, dass man sie hätte zackig nennen können. (Taf. XIII, Fig. 60.) Ich konnte, wie schon oben ausgesagt wurde, nur sehen, dass die Basis des Trichters sich in den Hohlraum um das Keimbläschen öffnet.

Ich glaube nun bezüglich des Austretens der Keimflecke auf Grund dessen, was ich sah, annehmen zu müssen, dass Keimflecke nicht als Ganzes durch eine grössere Oeffnung nach aussen gelangen, sondern nachdem sie sich zuvor in Theilstücke zerlegt haben; diese erst schienen mir durch die Poren der Membran des Keimbläschens zu dringen, um sich alsdann wieder zu einem einzigen Ballen zu vereinigen.

In Fig. 58 auf Taf. XIII ist einer jener Fälle wiedergegeben, welche mir diese Annahme nahe legen. Das Keimbläschen zeigt dort anstatt einer grubenförmigen Eintiefung das Gegentheil hiervon, eine Aussackung. Man sieht in derselben einen Keimfleck, verbunden durch Streifen, oder auch abgelöst von einem andern und was bedeutsam ist: er kann sich nach der Kuppe der Aussackung zu in feinere Ausläufer auflösen, welche mit der bereits jenseits der Membran liegenden Masse, der obigen „Verdickungsschicht“, zusammenhängen.

Auch z. B. in Figur 57 und Figur 64 ist das Keimbläschen anderer Eier naturgetreu dargestellt, und die Einzelheiten weisen abermals auf ein Austreten von Theilen des Keimfleckes hin, wobei auch sichtbar ist, dass es hierbei keineswegs immer zu einer Trichterbildung zu kommen braucht. Man gewahrt vom Keimfleck weg Streifen, welche aus dem Innern zum Rande des Keimbläschens gehen und dann jenseits desselben zu Körnerhaufen sich ballen. Oder es zieht sich eine lange, gekrümmte, helle Strasse — also eigentlich gebogener Kanalraum — von der Lichtung um das Keimbläschen weg, weit in den Dotter hinein und führt kleine Körper, verschieden von den gewöhnlichen Dotterelementen, aber übereinstimmend mit den Keimflecken.

Es begegnen uns auch Eier, welche in der Lichtung um das Keimbläschen einen oder mehrere Ballen aufzeigen, von gleichem Aussehen, wie es die Keimflecke sind, und in andern setzen sich diese wieder

streifig in den Dotter fort, um sich schliesslich zu Ballen zu vereinigen.

Da der Beobachter, welcher die angedeuteten Verhältnisse in engere Verbindung zu bringen sich bemüht, in Zweifeln befangen bleibt, so möchte ich eine Erfahrung erwähnen, die mir die vorige Annahme zu stützen schien.

An Eiern von *Lithobius*, frisch im Monat April untersucht, war die Innensubstanz des grossen Keimfleckes zu einem körnigen Stiel erhoben, der mit keuliger Verdickung bis zur Wand des Keimbläschens reichte. Ballen daneben durfte man für abgeschnürte Massen solcher Knospenbildung ansehen. Da nun ausserdem noch Wölkchen kleinster Körperchen zugegen waren, so ist vielleicht abermals die Annahme zulässig, dass es sich zunächst um einen Zerfall in kleine Theile handelt, welche nach dem Durchtritt durch die Membran des Keimbläschens sich wieder zu Ballen gruppieren. (Fig. 72, Taf. XIV.) — Die mehrlappigen Keimflecke, wie sie in Figur 73 zu sehen sind, können vielleicht auch hierher bezogen werden, obschon es am nächsten liegt, Vermehrungserscheinungen hierin zu erblicken.

Zur Erklärung des so mannigfachen Wechsels, unter welchem die besprochenen Dinge vor die Augen kommen, haben wir immer uns in's Gedächtniss zu rufen, dass es sich bei dem Austreten von Elementen des Keimbläschens in den Dotter hinein um Bewegungsvorgänge handelt, von denen wir gerade diesen oder jenen Moment vor uns haben. Und diese Erwägung kann auch verständlich machen, warum man z. B. auf Thiere stösst, die an keinem Ei des ganzen Eierstockes z. B. den „Trichter“ oder das „Hörnchen“ am Keimbläschen zeigen, während ein grosser Ballen körniger Substanz in der Rinde des Eies sitzt. Wir werden, indem wir jetzt zur Beschaffenheit des Dotters übergehen, ähnlichem Wechsel von Neuem begegnen.

Der Dotter bei *Lithobius* und *Geophilus* stellt in den jüngsten Eiern eine schmale Zone um das Keimbläschen dar und ist wasserhell oder reines Hyaloplasma. Bei einiger Zunahme scheidet sich der Dotter in eine innere das Keimbläschen umhüllende, leicht getrübe Partie und in eine äussere, welche homogen bleibt. Durch passende Behandlung lässt sich finden, dass die schwache Trübung der ersteren von einem Netz- oder Balkenwesen, Spongioplasma, herrührt. Das Hyaloplasma bildet längere Zeit fort für sich eine schmale, äussere Zone des Dotters. Es mag ausdrücklich bemerkt sein, dass zwar dem

ersten Blick nach der Dotter der noch hellen Eier nur fein granulär erscheint, aber das genau prüfende Auge erkennt doch bald, dass eigentlich ein enges, dichtes Maschengewebe das körnige Ansehen vor- spiegelt.

Von Umlagerungen des Spongioplasmas darf man verschiedene Erscheinungen ableiten. So kann z. B. der Dotter — ich sah es so bei *Lithobius* — in stark zusammengezogenem Zustande an der Grenze wie blass feinhaarig sich ausnehmen, was ein andermal das Bild einer Zona radiata in zartester Ausführung darstellt, und beides darf auf die Strahlen des Spongioplasmas bezogen werden. Aber auch durch den ganzen Dotter kann das Spongioplasma ausser seiner feinnetzigen Natur noch eine streifig strahlige Anordnung an den Tag legen.

Ferner erwähne ich, dass an Eiern von *Geophilus*, untersucht im Monat Mai und mit Chrom-Essigsäure behandelt, ein grösseres Spältchensystem recht deutlich ist, welches vom Spongioplasma begrenzt wird. Die Spältchen zogen im innern Theil des Dotters mehr kreisförmig, während sie nach dem Umfang zu mehr strahlig gerichtet waren. In Figur 61 auf Taf. XIII habe ich das Gerüst sammt Lückenwesen zu versinnlichen gesucht, aber es ist kaum möglich, solche feine Strukturverhältnisse, obschon wir sie scharf sehen, durch die herkömmliche Art und Weise wiederzugeben. Es bleibt dem Natur-object gegenüber immer eine unbefriedigende rohe Darstellung.

Das Spongioplasma ist es wieder, welches die Höhlung um das Keimbläschen absteckt. Schliesst diese Grenzschrift hart an die Membran des Keimbläschens an, so kann das Bild einer Verdickung der Membran des Keimbläschens entstehen, verschieden von dem körnig bröcklichen Aussehen, welches die im Austreten begriffenen Theile des Keimbläschens auf dessen Aussenfläche hervorrufen.

Ueber Herkunft und Umbildung der Dotterkörner und Dotterkugeln bin ich nicht ganz in's Reine gekommen; auch will es mich bedünken, als ob die Granula verschiedener Art seien.

Fasst man nämlich bei starker und sehr starker Vergrösserung die Körner genau ins Auge, so erscheinen sie keineswegs rund, sondern entschieden eckig-strahlig. Jedes derselben liegt wie in einem hellen Raum, den eine opakere Substanz begrenzt: Fig. 74 auf Taf. XIV. Wie das Bild riesig vergrössert sich ausnimmt, versinnlicht Fig. 75. Darnach möchte man dafür halten, dass Dotterkörnchen von dieser Form ursprünglich Knotenpunkte des Spongioplasmas gewesen sind. Daneben giebt es aber andere Granula, welche auch bei hoher Ver-



grösserung rund bleiben und, indem sie an Menge zunehmen, es sind, welche wie durch eine feine Bestäubung das Ei nach und nach dunkel machen.

Weicht der Dotter durch irgend eine Präparationsweise so auseinander, z. B. am frisch geborstenen Ei, dass die Balken des Spongio-  
plasmas klar vor uns liegen, so sind die letztgenannten kleinen Granula in den feinen Fäden des Spongio-  
plasmas deutlich eingebettet und daher gleichsam in ihm aufgereiht. Sie zeigen Molecularbewegung, sind aber doch festgehalten und müssen in der Linie des Spongio-  
plasmas bleiben.

Diese Körnchen scheinen einfach durch Wachsen in die grossen Dotterkugeln überzugehen, und es ist an ihrer Entstehung wahrscheinlich das Hyaloplasma wesentlich betheilig. Übrigens lassen, bei *Lithobius* z. B., die grossen Dotterkugeln sich als Bildungen zusammengesetzterer Art erkennen. Im frischen Zustande hell und homogen, werden sie nach Umständen wie körnig, und näher besehen ist ihre Substanz durchbrochen von Hohlgängen oder Lücken, die netzig zusammen zu hängen scheinen, während die Rinde der Kugeln eine homogene Schicht bleibt. Und bei scharfer Einstellung kann es aussehen, als ob die Lücken an der Oberfläche ausmündeten.

Bei auffallendem Licht haben die grossen Dotterkugeln ein durchscheinendes Wesen, die kleinen sind von weisser Farbe, vielleicht weil die ersteren aus Eiweiss bestehen, die andern aus Fett. Indessen sind nach Allem auch die grösseren, schon nach ihrer Berandung bei durchgehendem Licht nicht ganz frei von Fett.

Von besonderer Bedeutung ist nun wieder die Gegenwart von Binnenkörpern des Dotters, welche kaum Erzeugnisse des Dotters selber sein können, sondern wohl aus dem Innern des Keimbläschens stammen. (Vergl. unter anderm Fig. 67, Fig. 68.) Auf diesen Schluss weisen schon die obigen Mittheilungen hin, bezüglich des Vorkommens von solchen Körpern in der Höhlung um das Keimbläschen, und zwar in nächster Nähe der Membran des Keimbläschens. Bereits im frischen lebenden Ei wohl erkennbar, sind sie bald blass und mattkörnig, bald von dunkelrandigem Wesen, beidemal aber nicht zu unterscheiden von Keimflecken; sie können sogar noch in Verbindung stehen mit den Keimflecken und ziehen sich von da weit in den Dotter hinein. Auch sie sind als Einzelballen bald blass und homogen, bald dunkel und körnig, auch kann ihr Inneres vacuolär sein; sie vertheilen sich

über den Dotter hin oder liegen in Gruppen beisammen und, was vielleicht einstweilen ihr letztes Stadium bezeichnet, sie erstrecken sich mit einer gewissen Regelmässigkeit der Ausbreitung über die Rinde des Dotters hin. — Der Wechsel, ob die Körper blass oder dunkelrandig sind, mag entweder mit der Verschiedenheit der Keimflecke zusammenhängen oder auf Stufen von Umwandlungen beruhen.

Nach Reagentien und bei starker Vergrösserung nimmt sich ein solcher intravitelliner Ballen, wenn er zu den grösseren gehört, aus wie eine Anzahl kleiner Nuclei mit je einem Nucleolus, eingebettet in Plasma. Die Ballen können auch einen strahligen Rand haben, was dadurch gut sichtbar wird, weil sich um je einen Ballen noch eine Lichtung zieht. (Fig. 69, Fig. 70 auf Taf. XIV.)

In manchen Eiern, bei *Lithobius* so gut wie bei *Geophilus*, lässt sich noch ein grösserer Körper im Dotter erblicken, der manches Beachtenswerthe an sich hat. Er kann von Gestalt rundlich sein und wie eingedrückt in die Rinde des Dotters, dadurch im optischen Schnitt wie brodlaibartig aussehend, umgeben von deutlicher Lichtung. (Fig. 71 auf Taf. XIV.) Ein andermal ist er lappig oder auch zerlegt in zwei Hälften; ein drittes Mal stellt er sich wie eine wurstförmig zusammengeschobene Masse dar. (Taf. XIII, Fig. 51, Fig. 52.) In letzterer Form konnte er unterbrochene Strahlen gegen das Keimbläschen schicken, um welche sich wie um die ganze Masse selber ein heller Hof zieht. Das Gebilde ist bald blass-, bald dunkelkörnig. Nach Chrom-Essigsäure kann sich das Aussehen dahin ändern, dass jetzt im Innern noch ein kernartiger Fleck auftritt, was sich aber weiterhin dahin aufklärt, dass der anscheinende Kern das eingekrümmte Endstück der wurstförmigen Masse ist (Fig. 52a), die ein andermal an dieser Stelle nur eine einfache Umknickung zeigt. Immer zieht sich der strahlige Anfang des Körpers von der Umgebung des Keimbläschens her. Sowohl die halbkugelige Form als auch die cylindrische Masse können grösser sein als das Keimbläschen.

Es soll nicht unterlassen werden zu bemerken, dass neben Eiern, welche den gedachten intravitellinen Körper enthalten, andere Eier von gleicher Art und Grösse liegen, welche nichts davon besitzen, was wieder dafür spricht, dass es sich um rasch vorübergehende Zustände handeln mag.

Wenn ich übrigens alle die Wahrnehmungen, welche ich nach dieser Richtung hin gesammelt habe, vergleichend überblicke, so gelange ich einstweilen zu der Annahme, dass die grosse kugelige oder wurstförmige Masse von den übrigen intravitellinen Körpern sich nur durch die Grösse unterscheidet. Und ebenso sprechen doch Erscheinungen,

wie sie in Fig. 51 und Fig. 52 auf Taf. XIII festgehalten sind, dafür, dass auch die Substanz, welche diese umfänglichen Körper zusammensetzt, aus dem Keimbläschen stammt.

Es verdient auch hier hervorgehoben zu werden, dass bei den Gattungen von Myriopoden, welche untersucht wurden, die intravitellinen Körper schon frühe auftreten: bereits in sehr kleinen oder jungen Eiern sind sie sichtbar.

Ich verfehle nicht, ausdrücklich darauf hinzuweisen, dass BALBIANI schon vor mir die „corps intra-vitellins“ gesehen hat und ebenso ihre Herkunft aus dem Keimbläschen annimmt. Die von dem französischen Forscher gegebenen Abbildungen stimmen, obschon sie in einem etwas andern Character gehalten sind, doch im Hauptsächlichen mit meinen Darstellungen überein. Hingegen weiche ich in der Frage, was aus den intravitellinen Körpern wird, völlig von dem Genannten ab, wie aus dem, was ich über die Hüllen des Eies mitzutheilen habe, hervorgehen wird.

---

Noch sei eines Vorkommnisses gedacht, welchem ich, obschon sehr selten, bei *Lithobius* begegnete und das mir unverständlich geblieben ist. Es handelt sich um auffallende Gebilde im Dotter von Eiern der Herbstzeit, während ich sie in keinem der vielen Eier, welche ich im Monat April vor mir hatte, gesehen habe.

Es sind scharfrandige Bläschen mit einer schwer zu bestimmenden Zeichnung im Innern. Bald erhält man den Eindruck eines in verschiedener Weise gebogenen oder geknickten Fadens; dann hat es auch wieder den Anschein, als ob eine Anzahl Blätter oder Bänder gegeneinander geschoben seien und der fadige Streifen wäre nur die Kante der Bänder. Manchmal zeigt sich eine mehr einfache Schichtung, auch wohl ein Hohlraum im Innern, der einige Punkte umschliesst. Man kann theilweise auch durch diese Bildungen an die geschichteten Formen des Dotterkerns bei Spinnen erinnert werden. Will man nicht annehmen, dass es sich um rein zufällige Bildungen handelt, so spricht die Jahreszeit, in welcher die Körper auftreten, dafür, dass sie mit der rückschreitenden Metamorphose des Dotters zusammenhängen mögen.

---

Zu den Eihüllen übergehend, so besteht am reifen Follikel die Wand bei genauem Zusehen, wie schon aus Obigem erhellt, von aussen

nach innen aus der homogenen Haut oder Cuticula und ihrer Matrix. Letztere hebt sich im optischen Schnitt ab durch die Kerne und das sie umgebende Plasma (Fig. 71, Fig. 71a auf Taf. IV). Fasst man die Matrix von der Fläche ins Auge, so ist das Bild mehr zelliger Art: das zu jedem Kern gehörige Plasma erscheint durch lichte Zwischenräume von einander getrennt.

Unterhalb der Matrix folgt die Höhlung des Follikels, die, weil mit Flüssigem gefüllt, in verschiedenem Grade erweitert oder verengt sich zeigt. Sodann folgt die homogene Membran des Eies, die man, insofern sie wohl unzweifelhaft durch Härtung der Dotterrinde entstanden ist, Dotterhaut nennen könnte; ist sie dicker geworden und geschichtet, darf man sie ebenso gut als Eischale oder Chorion bezeichnen.

In dem Raum zwischen Chorion und Eifollikel können zellige Elemente zugegen sein, denen man nach dem Ort des Vorkommens die Bedeutung einer „Membrana granulosa“ beilegen darf (Taf. XIII, Fig. 50, Fig. 53, Fig. 56). Rundlich von Gestalt und hüllenlos stellen sie im frischen Zustande Klümpchen einer hyalinen Substanz mit Körnchen dar und aus dem Innern hebt sich ein kernähnlicher Fleck ab. Deutlicher wird ihre Zellennatur durch Reagentien. Die Menge, in der diese Zellen auftreten können, ist sehr verschieden: mitunter begegnen uns nur wenige, die entweder ganz vereinzelt liegen, oder auch wohl truppweise beisammen stehen. Wenn zahlreich vorhanden und dicht zusammenschliessend, haben sie etwas epithelartiges <sup>1)</sup>.

Anbelangend wieder die Frage, woher diese Zellen stammen mögen, so zeigt sich BALBIANI geneigt, auch bezüglich des Eies der Myriopoden anzunehmen, dass die intravitellinen Körper es seien, welche über die Grenze des Eies hinaustretend, ein Follikelepithel oder Membrana granulosa erzeugen, ähnlich wie das FOL, ROULE und SABATIER aus ihren Wahrnehmungen an Eiern von Ascidien geschlossen haben.

Ich habe zu bekennen, dass ich eine Zeit lang selber dieselbe Vorstellung aus meinen Beobachtungen ziehen zu können glaubte, aber indem ich fort und fort den Gegenstand im Auge behielt, gelangte ich zuletzt zu der Ueberzeugung, dass diese im Follikelraum vorhandenen Zellen nicht Eins sind mit den intravitellinen, nach Obigem

---

1) Ich möchte annehmen, dass die Zeichnungen bei LUBBOCK (a. a. O. Fig. 12 u. Fig. 19) schon etwas derartiges an Eiern von *Lithodius* und *Cryptops* darstellen, doch ist bei dem Character der Abbildungen hierüber keine rechte Sicherheit zu erlangen.

aus dem Keimbläschen stammenden Körpern, sondern vielmehr die Natur von Blutzellen, Leucocyten, haben und durch den Stiel des Follikels eindringen.

Wenn z. B. der ganze Eierstock, aus dem frischen Thier genommen, vor uns liegt, umgeben noch von dessen äusserer Hülle, so können in dem Raum unter der Hülle Blutkügelchen angeschoppt sein, die sich in nichts von den Zellen des „Follikelepithels“ unterscheiden. Ferner bekommt man häufig Eier zu Gesicht, in deren Follikelstiel wieder solche Elemente in wechselnder Zahl aufsteigen und sich über einen Theil des Eies verbreiten; es lässt sich kaum der Eindruck abwehren, dass die Lichtung des Stiels mit einem Blutraum zusammenhängen muss, ja ich hatte Bilder vor mir, denen zufolge man anzunehmen geneigt werden konnte, dass der Stiel des Follikels geradezu ein Zweig des Blutgefässes wäre, was ich jedoch nicht zu behaupten wage. Immerhin müssen Beziehungen zu dem früher erwähnten centralen Blutgefäss vorhanden sein <sup>1)</sup>.

---

Mit dem Heranwachsen und Dunkelwerden des Eies, bedingt durch Zunahme der Masse der Dotterkugeln, nimmt die Grösse des Keimbläschens ab: es wird entschieden kleiner, die Keimflecke verblassen oder sind nur noch als kleines Häufchen sichtbar. Es liegt das Keimbläschen um diese Zeit nahe der Oberfläche des Dotters, wo es dann verschwindet. Bei *Lithobius* meine ich gesehen zu haben, dass es seinen Inhalt durch Berstung dem Dotter beimischt.

In Eiern von *Geophilus* im November zeigten sich Erscheinungen, welche auf eine Art Stillstand oder Rückgang im Leben des Eies hingen. Schon für's freie Auge stellt der Eierstock, obschon aus grossen, schönen Thieren genommen, nur einen ganz feinen Faden dar, an dem selbst mit der Lupe die Eier nicht zu unterscheiden waren.

Unter dem Mikroskop nahm sich das Ei, verglichen mit dessen Zustand in der besseren Jahreszeit, aus wie ein encystirtes Protozoon, das sein Ruhestadium angetreten hat. Der Dotter erschien wie zusammengezogen, fest, homogen und glänzend und von einem gewissen wachsartigen Aussehen; die frühere Scheidung in eine mehr helle oder äussere und in eine innere oder körnige Schicht war nicht mehr zu-

---

1) Es mag desshalb auch an die Abbildung erinnert sein, welche SELENKA über den Eierstock von *Aphrodite* gegeben hat. Bei diesem Anneliden bildet ein Blutgefäss gewissermassen die Axe des Eierstockes,

gegen. Noch näher ins Auge gefasst erschien der Dotter in lauter Gruppen kleiner Pünktchen aufgelöst, ein Verhalten, wie es sich bei regressiver Fettmetamorphose einzustellen pflegt. Auch liess sich, bei starker Vergrösserung und indem die Dotterkörnchen in der Profillage waren, sehen, dass sie sich reihenweise ordneten oder wie zu kurzen Stäbchen verbunden. — Das Keimbläschen und der sonst so scharfrandige Keimfleck sind jetzt von ganz blassem Wesen, wie vorbereitet zum Verschwinden; hingegen machte sich ein grosser, runder körniger Körper bemerklich („Dotterkern“), umzogen von einer Lichtung innerhalb des ihn begrenzenden Dotters.

## V. Insecten.

An die Studien, welche ich vor Jahren dem Eierstock dieser Thierklasse gewidmet habe, darf ich wieder anknüpfen, sowohl was die Angaben im Einzelnen betrifft, als auch im Hinblick auf die Schlüsse, welche ich über die Beziehung der verschiedenen Zellenarten zu einander gezogen habe <sup>1)</sup>).

Das damalige Ergebniss liess sich dahin zusammenfassen, dass die Elemente des Endfaches (Kerne mit Plasmahof) unmittelbar übergehen einerseits in die Epithelzellen und andererseits in die Eizellen. Das Ei aber sei von Anfang an eine einfache Zelle mit Kern und Kernkörperchen. Es wollte nun zwar ein junger Beobachter, WILL <sup>2)</sup>), diese Betrachtungsweise rundweg für irrig erklären und ganz andre Gesichtspunkte aufstellen. Eine Widerlegung ist indessen wohl überflüssig, da der Genannte selber soeben, in Folge fortgesetzter Beschäftigung mit dem Gegenstand besser unterrichtet, vieles von seinen Behauptungen zurückgenommen hat, auch der neueste Beobachter, KORSCHULT <sup>3)</sup>), die Dinge in einer Weise sieht, welche mit der meinigen übereinstimmt. Nicht minder darf ich mich auf die Ergebnisse be-

1) LEYDIG, Der Eierstock und die Samentasche der Insecten, in: Nov. Act. Acad. Leopold. nat. curios. 1866.

2) L. WILL, Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa* und *Notonecta*, in: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 41, 1885. — Derselbe, Oogenetische Studien, ebenda, Bd. 43, 1886.

3) KORSCHULT, Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellen-elemente des Insectenovariums, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.

ziehen, welche SCHNEIDER <sup>1)</sup> gewonnen hat und die in allen Hauptsachen mit den meinigen zusammentreffen.

Immerhin habe ich eine erneute Prüfung vorzunehmen nicht unterlassen und hierzu hauptsächlich *Stenobothrus pratorum* und *St. variabilis* benutzt, da sie mir in der Jahreszeit, in welcher ich die Nachuntersuchung begann, an sonnigen Wiesen und Grasplätzen in wünschenswerther Menge leicht zur Hand waren. Daran schlossen sich später noch einige andre Gattungen von Insecten.

Bei *Stenobothrus* unterscheidet man in der Wand der Eiröhren bis zum Endfaden fort, von aussen nach innen, 1) die Peritonealhülle, welche zart ist, auf grössere Strecken hin netzförmig durchbrochen, und Kerne mit zugehörigem Plasmabezirk besitzt;

2) die eigentliche Gerüsthaut oder Tunica propria, hell homogen, vom Aussehen einer Cuticula;

3) darunter nach einwärts die von mir bei anderen Insecten dargestellte und Subcuticularschicht oder Matrix genannte Lage.

Den Inhalt des Endfadens (Taf. XIV, Fig. 76) bilden Kerne und Zellsubstanz; der Wechsel im Aussehen der Kerne darf wohl in Zusammenhang gebracht werden mit dem Ablauf von Lebensvorgängen und drückt deren einzelne Stufen aus. Bald sind nämlich die Kerne licht homogen, bald treten in ihnen dunklere Flecken von rundlich-eckiger Form — Kernkörperchen — auf; ein andermal zeigt sich in der sonst blassen, gleichartigen Substanz des Kerns ein nur mit Mühe unterscheidbares Wölkchen, oder es zerlegt sich der ganze Kern in ein helles, homogenes Innere und eine schärfer gerandete Mantelschicht. Endlich können in ihm geknotete, bogig-netzige Fäden zum Vorschein kommen (Fig. 81).

Die Zellsubstanz, welche im Endfaden die einzelnen Kerne umschliesst, ist von feinkörnig-netzigem Wesen und grenzt sich als Ganzes nicht durch eine Membran ab, so dass man auch sagen könnte, das Innere des Endfadens ist ein Strang von Protoplasma mit Kernen; immerhin kann das Bild bezüglich der Einzelkerne auch so werden, dass die zum Kern gehörige Zellsubstanz sich von den gleichen Bezirken der Umgebung etwas absetzt, doch ohne eigentliche Membranbildung.

1) A. SCHNEIDER, Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten, in: Zoologische Beiträge, 1885.



Geht man über zum Inhalt der Endkammer, so ergibt das genaue Vergleichen, dass die Kerne im Endfaden und die peripherisch gelagerten Kerne in der Endkammer Eins sind und sich nur dadurch unterscheiden, dass sie, im Endfaden rundlich und kleiner, in der Endkammer an Grösse zugenommen haben und eirund geworden sind.

Im oberen Theil der Endkammer, wenn dieselbe von jeglichem Druck freigehalten wird, lässt sich eine Art Schichtung der zelligen Elemente erkennen; die innersten Zellen heben sich als Eikeime ab, die äusseren werden zum „Epithel“ der Eiröhre. Die kleinsten Eier unterscheiden sich von den rings sie umgebenden Zellen sowohl durch den grösseren und rundlichen Kern als auch durch massigere Zellsubstanz; anstatt des fadigen Balkenwerkes im Kern der peripherischen Zelle sind gröbere klumpige Brocken zugegen (Taf. XIV, Fig. 76.)

Richten wir die Aufmerksamkeit genau auf die Stelle, wo die Eibildung beginnt, so lässt sich verfolgen, wie die Kerne vom Endfaden her ihr Balkenwerk in das Brockenwesen des Keimbläschens umsetzen. Dies geschieht dadurch, dass unter Grössenzunahme und Rundlichwerden des Kerns das Balkenwerk nicht bloss auseinander weicht, sondern auch die dasselbe zusammensetzenden Querstückchen sich lösen, wobei sie immerhin gruppenweise eine regelmässige Lagerung in Bogenlinien beibehalten.

Haben wir Thiere vor uns, bei welchen sich die Kerne im Zustande der Homogenität befinden, so ist auch das Keimbläschen der jüngsten Eier entweder noch wasserklar oder es sind Wölkchen körniger Substanz aufgetreten und, indem wir den Umrissen achtsam nachgehen, kann deutlich werden, dass die Wölkchen in Balkenzügen zusammenhängen und letztere, gehörig vergrössert, zeigen sich als Anhäufungen kleiner blasser Klümpchen, die durch feinste Ausläufer aneinander gekettet sind.

Noch klarer wird die morphologische Natur der Keimflecke, wenn wir herangereifere Eier mustern und vielleicht mit Thieren beginnen, welche einige Stunden in härtenden Lösungen lagen. Die Keimflecke erscheinen auch jetzt, dem ersten flüchtigen Blicke nach, wie einfach klumpige Ballen. Allein bei sorgsamer Besichtigung ihrer Oberfläche erhält man bald die Ueberzeugung, dass man walzige und dabei bogig gekrümmte Massen vor sich habe, und wer mit den zierlichen Bildungen im Kern der Speicheldrüsen der Larven von *Chironomus* vertraut ist, merkt sofort, dass hier im Keimbläschen etwas Aehnliches zugegen ist, nur ins Grosse und gewissermaassen Rohere

umgeformt. Auch lässt sich schon jetzt da und dort eine gewisse regelmässige Gruppierung der Theilchen bei Herstellung der klumpigen Massen erkennen. (Taf. XIV, Fig. 78.)

Wenden wir uns sodann zum lebenden Ei, indem wir durch ein paar rasche, das ganze Thier zerlegende Schnitte die Enden der Eiröhren in möglichst unverletztem Zustande uns verschaffen, so wird bald klar, dass die homogen flockigen Wolken in Wirklichkeit gekrümmte balkige Züge sind, bestehend aus Körnchen oder Klümpchen von heller Substanz. (Taf. XIV, Fig. 77.) Und weiterhin zeigt sich das einzelne Klümpchen rundlich-eckig, auch wohl zackig, bald rein homogen, bald mit Spur von Körnelung; auch ein Hohlraum kann sich aus dem Innern abheben. (Fig. 79.) Durch Auswachsen der Randzacken in Strahlen und dadurch stattfindende Verbindung und Aneinanderreihung entstehen schmale, aber deutliche Schnüre der gegliederten Fäden, und durch Zusammenrücken solcher Partien kommen die anscheinend klumpig-körnigen Massen zu Stande<sup>1)</sup>. Halten sich die Klümpchen dichter in linienförmiger Aufreihung zusammen, so wird das Bild querstreifiger Balken- und Netzzüge hervorgerufen.

Sowohl im frischen Keimbläschen, als auch nach Behandlung mit Reagentien kommt ferner wieder der wichtige Umstand zu Tage, dass die Substanz des Keimflecks doppelter Art ist. Die grössere Anzahl der zu Klumpen oder walzig-bogiger Masse verbundenen Keimflecke ist von blassem Wesen; daneben aber fallen auf — nicht in allen Eiern, aber doch häufig genug — Klumpen und Theile der wurstförmigen Masse, welche von dunklerem Aussehen sind und schärferer Berandung, dabei auch gewöhnlich mit Hohlräumen versehen. Die Lichtbrechung der beiderlei Substanzen ist abermals von ähnlicher Verschiedenheit wie das optische Aussehen der Achsen- und Marksubstanz der Nerven. Und wenn man nun sieht, dass in vielen frischen Eiern die gewundenen Züge lediglich aus Keimflecken der hellen blassen Art bestehen, so darf geschlossen werden, dass, ähnlich wie in der Nervensubstanz das Mark eine spätere Umbildung eines Theiles des Achsencylinders ist, so auch hier die dunkleren Massen durch Umsetzung der zuvor hell gewordenen entstanden sein mögen.

---

1) Es mag hiebei auch auf die Abbildung hingewiesen werden, welche VAN BAMBEKE vom Keimbläschen einer *Phryganea* gegeben hat. (Déformations artificielles du noyau, Fig. 32). Man sieht dort lange aufgerollte, gegliederte Fäden.

Der Dotter ist Anfangs eine ganz helle Substanz, in welcher bald ein leicht staubartiger Fleck auftritt, und ebenso lässt sich sehr früh durch den ganzen Dotter ein blasses Spongioplasma unterscheiden, welches ausser dem Hyaloplasma noch glänzende Körnchen umschliesst.

Je mehr das Ei heranwächst und aus dem Rundlichen ins Längliche übergeht, erhält der staubartige Fleck einen immer mehr ausgesprochenen Character, so dass man an einen „Dotterkern“ erinnert werden könnte. Ob man aber wirklich diese Ansammlung von Körnchen der eben gedachten Bildung vergleichen darf, ist sehr zweifelhaft. Bemerkenswerth ist auch, dass der Fleck später peripherisch im Dotter liegt, gewissermaassen sich auf dessen Oberfläche ausbreitet. Die Körnchen, immer zahlreicher werdend, erstrecken sich nach und nach über den ganzen Dotter und wachsen zu den grossen Dotterkugeln aus. Im reifen Ei sieht man mitunter diese Elemente zu merkwürdigen spitzigen Körpern umgeformt, von hellem, homogenem Aussehen (Fig. 83). Doch scheint diese Form nur ein vorübergehender Zustand zu sein, denn die spitzigen Schollen kehrten wieder zur Ballenform zurück.

Da der dunkle Fleck später so nahe der Dotteroberfläche liegt und sich dabei vergrössert, so möchte man vermuthen, dass seine Zunahme durch Thätigkeit des umgebenden „Epithels“ erfolgt, indem von diesen Zellen Körnchenmaterial in den Dotter geliefert wird; allein es war mir nicht möglich eine dahin gehende entscheidende Beobachtung zu machen. Sollte aber doch ein solcher Uebertritt von Körnchen aus dem Epithel in den Dotter nachweisbar werden, so müsste man annehmen, dass die Granula des Dotters nach ihrem Herkommen von zweierlei Art seien, wovon die einen im Dotter selber entstehen, die andern von aussen her eindringen.

---

Und wieder muss uns die Frage beschäftigen, ob aus dem Keimbläschen körperliches Material in den Dotter gelangt.

Bei sorgfältiger Durchmusterung vieler Eier stösst man auf einzelne, in deren Dotter ausser den dunkel gerandeten Körnchen auch blässere Klümpchen sich vorfinden, bezüglich welcher ich annehmen möchte, dass sie aus dem Keimbläschen stammen. Ich beobachtete sie mehrmals derartig aussen auf der Membran des Keimbläschens, dass man dem Eindruck sich hingeben durfte, dieselben seien aus dessen Innerem hervorgetretene Elemente; ja es schien, als ob sie durch die

Membran hindurch mit dem in Körperchen zerfallenden Balkenwerk, den Keimflecken, theilweise noch in Verbindung ständen (Fig. 80). Und ein andermal lagen die Körperchen, welche ich für ausgewanderte zu halten geneigt bin, in der Höhlung um das Keimbläschen. Und es darf ausdrücklich bemerkt werden, dass solche Beobachtungen an Eiern gemacht wurden, die vor jeglichem Druck bewahrt blieben.

Aus den obigen Mittheilungen über den Inhalt des Endfadens des Eierstockes und dessen Endkammer, sowie bezüglich des ersten Auftretens des Eies und des Herkommens der Zellen des Eiepithels ging hervor, dass die Zellen des Eiröhrenepithels und die Eier selber ursprünglich Eins und Dasselbe sind. Es verdient daher noch ein anderer Punkt hervorgehoben zu werden, welcher zeigt, dass der Kern der Epithelzellen, wenigstens eine Zeit lang und unter gewissen Umständen, an Verhältnisse des Keimbläschens gemahnt.

Bei Thieren nämlich, welche sich noch in vollem Geschlechtsleben befinden, haben die Kerne der zelligen Umhüllung des Eies bei gewöhnlicher Vergrößerung ein Aussehen, welches man körnig oder grieselig nennen könnte. Stärker vergrößert und genau besehen, löst sich das körnige Wesen in Strängchen auf, welche zusammengebogen sind und netzig verbunden, auch sich in lauter kleine Theilchen gliedern (Taf. IV, Fig. 82). Man überzeugt sich so, dass im Kleinen ähnlich geknotete Glieder vorliegen, wie man sie im Grossen z. B. in den Kernen gewisser Epithelzellen der *Salamandra* finden kann.

Die Durchmusterung ganzer Strecken der Eiröhren lehrt, dass dem geknotet-netzigen Wesen des Kerns ein homogener Zustand vorausgeht. Wir erblicken Eier, allwo nur in einzelnen Kernen des Epithels das knotige und gebogene Balkenwerk auftritt, während die Mehrzahl der Kerne eine homogene Beschaffenheit darbietet; in andern Fällen hat sich die Zahl der Kerne von netzknotigem Innern vermehrt, und es giebt eine Zeit, in welcher in der oberen Gegend der Eiröhren alle Kerne von dieser charakteristischen Bildung sind. Weiter noch abwärts verloren sich wieder die knotigen Stränge und gingen bis auf Spuren zurück. Der Kern wird jetzt immer lichter, so dass schliesslich nur einzelne kleine Theilstückchen noch übrig sind, welche den Eindruck von punktförmigen Nucleoli machen.

Die Form der „Epithelzellen“, sowie auch ihre Substanz ändert sich mit dem Wachsen des Eies: früher von cubischer Gestalt werden sie bei Grössenzunahme des Eies mehr breit und flach, um später

wieder am reifen Ei zur ersteren Form zurückzukehren. Die Zellschubstanz, zuerst von hellem Wesen, wird dunkel durch Körnchen, welche an Fett erinnern.

Von Bedeutung bleibt immer jenes Ergebniss, welches ich jetzt wie früher in gleicher Weise erhalte, wonach die Eizellen und sogenannten Epithelzellen der Eiröhren, von der Endkammer an, ursprünglich gleichartige Elemente des Endfadens sind. Noch im obersten an den Endfaden stossenden Theil der geräumigen Endkammer sind zunächst alle Zellen im Zustande völliger Gleichartigkeit. Sodann wird eine und die andere dieser Zellen, in der Mitte gelegen, zum Ei, während die übrigen nicht zu dieser Stufe vorschreitenden das „Epithel“ bilden.

Noch sei erwähnt, dass das Ei, ursprünglich von runder Form, später lang und schmal wird. In solchen Eiern erscheint das Keimbläschen an den unteren Pol des Eies gerückt: die Balken der Kernkörperchen sind fast gänzlich geschwunden und das Keimbläschen hat überhaupt an Grösse abgenommen. Im untersten, reifsten Ei ist nichts mehr von genanntem Gebilde zu entdecken, es scheint sich völlig aufgelöst zu haben.

Und jetzt mag an dieser Stelle einiger einschlägiger Arbeiten Anderer gedacht werden.

Nach SCHNEIDER<sup>1)</sup> „differenciren sich aus ursprünglich gleichen Kernen die Dotterkerne, Eikerne und Epithelkerne“, was mit Vorstehendem zusammentrifft; nur kann ich mich nicht einverstanden erklären mit der Annahme, dass sich die Kerne in einer gewissen Reihenfolge nach und nach mit Protoplasma umgeben sollen, indem ich sehe, dass letztere Substanz von Anfang an zugegen ist. — Einen Beweis, dass die Dotterkörner und Kugeln aus den Dotterzellen oder Epithelzellen einwanderten, hat auch der genannte Beobachter nicht gefunden. — Beim Schwinden des Keimbläschens löse sich der Kern in eine Anzahl Bläschen auf, die in den nächst älteren Eiern verschwinden. — Die „Dotterzellen“ müssten künftighin männliche Zellen genannt werden und darnach zerfielen die Insecten in zwei Gruppen: die einen seien getrennten Geschlechts, die andern Zwitter. — Bei den Orthoptera saltatoria fehle eine Peritonealhülle der Eierstocksröhren, es sei eine kräftige, netzförmige, kernhaltige Genitalhülle vorhanden. Letz-

1) A. SCHNEIDER, a. a. O.

tere Bildung ist dasselbe, was ich oben als „netzförmig durchbrochene Peritonealhülle“ hingestellt habe. — Der Breslauer Zoolog zeichnet endlich auch von *Locusta* das „terminale Ende der Eiröhre“ und bringt zwischen den Kernen einige Längsstreifen an. Ich möchte diese Linien auf Rechnung von Falten der Cuticularschicht bringen.

Eine offenbar reichhaltige Arbeit von BRANDT<sup>1)</sup>, welche sich über viele Arten von Insecten erstreckt — die Abbildungen enthalten auch die Eiröhren von *Gryllus* und *Acridium*, doch nur bei geringer Vergrößerung — ist mir leider durch die russische Sprache verschlossen.

WILL<sup>2)</sup>, welcher die Entstehung der Epithelzellen aus dem Ei nachweisen zu können glaubt, bezeichnet die Orthopteren gerade als die Insecten, bei welchen „die Verhältnisse am einfachsten liegen.“ Ich selber habe, unter Anwendung verschiedener Methoden nicht das Geringste gesehen, was auf ein Hervorgehen des „Epithels“ aus dem Ei bezogen werden könnte.

AYERS<sup>3)</sup> stellt nach Untersuchung von Orthopteren die Entstehung des Dotters so dar, dass derselbe durch Zerfall der Epithelzellen in Körner zu Stande komme. Nach Vorstehendem konnte ich bei *Stenobothrus* zu keiner Klarheit darüber gelang, ob wirklich vom Epithel her körniges Material zur Vergrößerung des Dotters geliefert werde.

STUHLMANN<sup>4)</sup> hat *Periplaneta orientalis*, *Grylloptalpa vulgaris* und *Locusta viridissima* untersucht. Er hält für wahrscheinlich, dass bei der Schabe ein Ballen, welcher an dem eingebuchteten Keimbläschen lag, aus der Substanz des Keimbläschens den Ursprung genommen hat. Im Keimbläschen der Maulwurfsgrille sah er ein „regelrechtes, aus kleinen Körnchen bestehendes Kerngerüste.“

KORSCHOLT<sup>5)</sup> nahm *Decticus bicolor*, *Gomphocerus haemorrhoidalis*, *Blatta germanica* und *Periplaneta orientalis* vor. Dass die Angaben dieses Beobachters namentlich bezüglich der Kerne im Endfaden, eingelagert in eine gemeinsame Protoplasmamasse, ferner hinsichtlich

---

1) A. BRANDT, Vergleichende Untersuchungen über die Eiröhren und das Ei der Insecten, 1876.

2) L. WILL, a. a. O.

3) HOWARD AYERS, On the development of *Oecanthus niveus*, in: Mem. of the Boston Soc. of Natur. History, 1884.

4) FRANZ STUHLMANN, Reifung des Arthropodeneies, in: Berichte d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., 1886.

5) EUGEN KORSCHOLT, a. a. O.

des Ueberganges der Kerne durch die Endkammer in die Kerne der Epithelzellen mit meinen Wahrnehmungen sich vereinigen, wurde schon bemerkt. Die „längsstreifige“ Beschaffenheit im Endfaden möchte ich abermals nicht für Sonderung des Protoplasma, sondern für Faltung der Cuticula halten.

---

Die wenigen anderen Insecten, an denen ich noch Studien anstellte, sind 1) *Pemphigus bursarius*, welches Hemipteron ich nur deshalb anführe, weil am Keimfleck der lebenden Ureier, im Blut des Thieres untersucht, die so mannigfaltigen Gestalten auf amöboide Bewegungsfähigkeit deutlich hinwiesen, insbesondere konnten sich die Randzacken der Keimflecke in sehr fein ausgehende Strahlen verlängern. Das ganze Aussehen, insbesondere auch eine Anzahl von Zwischenräumen in ihrem Innern sprechen dafür, dass auch hier der einzelne Keimfleck ein zusammengesetzter Körper ist.

2) *Dytiscus marginalis*, ein Thier, welches vom October bis April im nicht geheizten Zimmer gehalten und mit Fleisch gefüttert worden war. Die langen Endfäden der im geschrumpften Zustande sich befindenden Eierstöcke zeigten eine so dichte Längsstreifung, dass dadurch das Aussehen eines Bindegewebsbündels zu Stande kam. Wie schon vorhin erwähnt, schien mir das faserige Wesen nicht von einer Sonderung des protoplasmatischen Inhalts des Endfadens herzurühren, sondern von dessen Tunica propria, welche sich dicht in Falten gelegt hatte.

Der Inhalt des Endfadens bestand aus sehr zahlreichen kleinen rundlichen Kernen, umgeben von geringer Menge des Plasma. Vor der Endkammer richteten sich die Kerne quer, standen sehr gedrängt, und die dazu gehörige Zellsubstanz hatte leichte Abgrenzungen angenommen, wodurch zellige Bezirke entstanden. Diese Partie hob sich scharf gegen die Endkammer ab. Letztere war voll von grösseren Zellen, alle unter einander gleich, und nur zunächst der Tunica propria zeigten sich kleine Kerne mit Plasma, welche das „Epithel“ vorstellten. Abwärts von der Endkammer trat eine Zerlegung des zelligen Inhalts in je ein Urei und eine Gruppe von Nährzellen ein, deren nahe und bleibende Verwandtschaft zu den Eizellen sich in gar Manchem ausdrückt. Keinem Zweifel unterliegt es auch hier, dass die Elemente des Endfadens in die Zellen der Endkammer und weiterhin in die des Epithels, in die Ureier und in die Nährzellen übergehen.



Meine Untersuchung dieses Coleopteren fiel vor die Zeit des Erscheinens der Arbeit von KORSCHULT, welcher gerade den Eierstock des *Dytiscus* ausführlich behandelt, sonst hätte ich wohl über einige Angaben des Genannten mich näher zu unterrichten gesucht. Indessen wie bereits mehrmals zu bemerken nicht unterlassen wurde, so ist der Autor in der Hauptsache zu ganz dem gleichen Ergebniss gelangt wie ich vor 20 Jahren; auch nach ihm sind die verschiedenen Zellenarten des Epithels, der Eizellen und Nährzellen auf die „indifferenten Zellenelemente“ des Endfadens zurückzuführen.

3) *Meloe violaceus*. Hier ist die Zahl der Eiröhren bekanntlich ungemein gross und ein eigentlicher Endfaden nicht zugegen, wohl aber heftet sich ein Bündel quergestreifter Muskeln an die Spitze der Endkammer an. Diese Ansatzstelle ist auch ausgezeichnet durch eine kleine Gruppe zelliger Elemente, die ich zu den Muskeln, die eigentlich quergestreifte Faserzellen sind, in Beziehung bringen möchte. Die Muskelbündel der einzelnen Eiröhren verbinden sich in einiger Entfernung netzförmig unter einander, was an die Verhältnisse erinnern kann, welche ich seiner Zeit an *Musca* veranschaulicht habe.

Die lange Endkammer erscheint mit klaren Zellen dicht erfüllt, so dass man von einem Zellencylinder sprechen könnte, der häutig umfasst ist. Die Zellen — das Thier wurde im April untersucht — sind rundlich, mit grossem Kern und einer Anzahl von Kernkörpern, welche in Fortsätze ausgingen. Im grössern Theil der Endkammer sind einzig und allein nur diese Zellen zugegen. Erst nach unten zu beginnt ein Epithel aufzutreten, dessen Elemente viel kleiner sind als die vorgenannten, die Ureier vorstellenden Zellen. Das Epithel umfasst nun die einzelnen sich ablösenden Eier, in denen bereits gelb gefärbte Dotterkugelchen erscheinen. Am nächsten grösseren, immer noch rundlichen Ei lässt das Epithel eine Lichtung um den Eikörper frei, die auch in den anschliessenden, längs ausgewachsenen sich deutlich erhält.

Da hier die Dotterkugelchen durch ihre gelbe Farbe sich so sehr abheben, so habe ich darauf geachtet, ob man nicht dadurch einen Fingerzeig erhalten könnte über eine etwaige Abstammung der Kugelchen aus den Epithelzellen. Allein es zeigte sich nichts, was zu Gunsten dieser Ansicht ausgelegt werden konnte. Würden solche Kugelchen von den Epithelzellen geliefert und dann der Dottersubstanz beigemischt, so müsste man doch sie leicht durch ihre Farbe in der Substanz des Epithels unterscheiden können, wovon aber keine Spur zu sehen ist.

Einen Einwurf, den A. SCHNEIDER mir macht, kann ich, wenigstens was *Meloe* betrifft, nicht wohl gelten lassen. Er sagt: „L. hat nicht erkannt, dass das Endfach der Coleopteren auch ein Dotterstock ist, er bezeichnet es als Keimfach. BRANDT schliesst sich dieser Ansicht an.“ Ich muss nach Vorstehendem auch jetzt noch die Endkammer von *Meloe* für ein Keimfach ansehen.

## VI. Fische.

Die eigenen Beobachtungen beschränken sich auf *Gasterosteus aculeatus*, dessen Eier schon von Andern wiederholt ins Auge gefasst wurden.

Anbelangend das Keimbläschen, so verdient eine Angabe WITTICH's<sup>1)</sup> hervorgehoben zu werden, der zufolge das Keimbläschen unseres Fisches, im Winter untersucht, häufig ohne Keimflecke ist; erst nach und nach sehe man einen, zwei, drei, zuletzt unzählige.

Ich habe die Eier Ende Mai vorgenommen, und auch um diese Zeit zeigt sich grosser Wechsel in der Beschaffenheit der Keimflecke. In manchen Eiern erschien ein stattlicher Ballen dicht zusammengesobener kleiner, blasser Körper, die durch ihre Lagerung an die gewundenen Strangformen oben beschriebener Eier erinnern konnten. Häufiger waren jene Eier, deren Keimbläschen zahlreiche Keimflecke enthielten, verschieden gross, bis zum punktförmigen herabgehend, hell, auch wohl wie bestäubt, rundlich oder auch in kurze, blasse Strahlen ausgezogen. Bei starker Vergrösserung und im frischen Zustande liess sich ferner an den grösseren eine Sonderung in einen Mittelkörper, umgrenzende Lichtung und Randzone erkennen; in härtenden Lösungen nahmen die Keimflecke gern ein vacuoläres Wesen an.

Die Wand des Keimbläschens betreffend, so erblickt man sie manchmal in einem Zustand anscheinender Verdickung, was sich bei näherem Zusehen dahin aufklärt, dass eine körnige, streifige Masse aussen ansitzt, und diese kann so beträchtlich sein, dass sie den Hohlraum, der auch hier um das Keimbläschen zieht, völlig erfüllt. (Taf. XV, Fig. 86.) In Keimbläschen von dieser Art<sup>2)</sup> konnten die Keimflecke noch zu-

1) v. WITTICH, Arachniden, in: Arch. f. Anat. u. Phys., 1849, p. 117, Anmerkung 2.

2) Während z. B. BROCK gelegentlich seiner Untersuchungen über das Ei der Fische noch nichts von dieser Schicht auf der Aussenfläche des

gegen sein, wenn auch in geringerer Zahl und kleiner als sonst; oder aber sie waren völlig geschwunden. Ich ziehe den Schluss, dass die anscheinende Verdickung der Membran des Keimbläschens, richtiger Umhüllung derselben, durch Körperchen geschehe, welche auf Kosten der Keimflecke aus dem Keimbläschen ausgetreten sind. Und es führen noch andere, nachher zu erwähnende Vorkommnisse im Dotter zu der gleichen Annahme.

Die Structur des Dotters anbelangend, so lässt sich durch Reagentien das Spongioplasma als gröberes Balken- und Maschenwerk nachweisen. Ferner können wir uns überzeugen, dass der Dotter von grösseren Hohlgängen durchzogen ist, die einen nahezu strahligen Verlauf einhalten (Taf. XV, Fig. 84); es beginnen die röhriigen Gänge aus jenem das Keimbläschen umschliessenden Raum und enden in der Dotterrinde, dort ebenfalls mit offener Mündung; sie sind erfüllt mit heller, weicher Substanz. Halbreife Eier, bei geringer Vergrösserung betrachtet, sind besonders geeignet, um diesen röhriigen Bau aufzuzeigen<sup>1</sup>). — Die Dotterkörnchen stecken in den Zügen des Spongioplasmas, hingegen liegen die grossen Dotterkugeln in den Zwischenräumen des Netzwerkes.

Der Dotter scheidet sich ferner in gewissen späteren Stadien in eine innere feinkörnige Partie und in eine äussere grobkörnige Rindenlage. In letzterer nun kommen in grosser Zahl kernartige Ballen vor (Taf. XV, Fig. 84, Fig. 87): es sind blasskörnige Klumpen, in denen sich ein Mittelkörper abhebt, wodurch sich das Aussehen dem einer Zelle nähert. Es ist Grund da, sich denken zu dürfen, dass diese Ballen und die körnig-streifige Aussenzone des Keimbläschens zusammengehören und hervorgegangen sind aus dem Innern des Keimbläschens. Und ich berichte noch hierzu, dass mir Eier vorlagen, die zwar nichts von der bezeichneten Aussenzone des Keimbläschens be-

---

Keimbläschens andeutet, ist auf der Zeichnung, welche NUSSBAUM vom Ei des *Gadus lota* giebt, ein „Ring körniger Substanz um das Keimbläschen“ angebracht, der offenbar der von mir erwähnten Bildung des *Gasterosteus* entspricht. — Bei VAN BAMBEKE (Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf, 1883) (a. a. O. Fig. 4) ist eine Art Bestäubung des Keimbläschens eines Fischeies ausgedrückt, welche ich ebenfalls auf diese Schicht beziehen möchte.

1) Die Entdeckung eines den Dotter der Knochenfische strahlig durchziehenden Canalsystemes verdankt man bekanntlich REICHERT, der diese „auffallende und merkwürdige Structur“ vom Hechtei sehr genau beschrieben hat (in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1856).

sassen, wohl aber innerhalb der Höhlung um das Keimbläschen einen oder mehrere Klumpen von der gleichen blassen, feinkörnigen Natur, wie die in der Rinde des Dotters befindlichen zellenartigen Klumpen, was doch abermals in dem gemeinten Sinne zurechtgelegt werden darf.

Bekanntlich ist es Hrs gewesen, welcher an einer grossen Anzahl von Fischen zuerst gezeigt hat, dass in ihrem Dotter sich „Rindkerne“ finden, die bald farblos sind und dicht gedrängt für sich stehen, dann auch wohl, indem zellenartige Felder die Kerne umgrenzen, an kleine Zellenterritorien gemahnen können.

Den Dotter umschliesst eine Hülle, die vom Ei selber her entstehen muss, anfangs eine dünne, homogene Membran ist, später zu einer derben, kapselartigen Bildung sich verdickt. In letzterer Form zeigt sie eine gedrängte radiäre Streifung, die sich auf durchsetzende Porenkanäle beziehen lässt. Daneben besteht aber noch, wie sicher zu ermitteln ist, eine aus zierlichen Relieflinien bestehende Zeichnung, die, von der Fläche gesehen, sich mit der vorigen kreuzt. Es mag dabei erinnert sein, dass schon REICHERT an andern Fischeiern diese Streifen an der Oberfläche des Chorions wahrgenommen und für Sculpturlinien erklärt hat. Vielleicht spielen hier Verhältnisse mit, wie ich sie an der Cuticula des Integuments bei Batrachiern antraf, wo Poren und Reliefbildungen bei gleichzeitiger Anwesenheit ebenfalls mancherlei Zweifel in der Auslegung solcher Linien erwecken <sup>1)</sup>.

Welche Bewandniss es mit den von KÖLLIKER zuerst gesehenen pilzartigen Anhängseln (Fig. 89) der Eihülle des *Gasterosteus* hat, blieb mir unklar. Dieselben gehen, wie man weiss, nicht um das ganze Ei herum, sondern sitzen zerstreut über den einen Pol hin. Von der Fläche betrachtet, unterscheidet man an ihnen einen hellen Saum, welcher einen dunklen Körper umschliesst. Von der Seite zeigen sie eine Art von kurzem, etwas hellerem Stiel, dann die eigentliche, dunkelrandige, wie quergestreifte Masse und zu oberst einen lichtern Ring, der käppchenartig aufsitzt. Ich wäre geneigt, das einzelne Anhängsel für eine umgebildete Zelle anzusehen, wobei der blassere Stiel und das ebenso beschaffene Käppchen zum Zellenleib gehören, während der dunkle, querlinige Körper den Kern vorzustellen hätte. Diese räthselhaften Bildungen beginnen schon früh aufzutreten an Eiern, deren Membran noch dünn und ohne das Streifensystem

1) LEYDIG, Zelle und Gewebe, 1885, p. 16.

ist. Von woher ihre Entstehung abzuleiten sei, ob von Eibestandtheilen, welche nach aussen dringen, oder durch Umwandlung zelliger Elemente zwischen Eihülle und Eifollikel, konnte nicht festgestellt werden. — Die Anhänge mögen wohl den vor langer Zeit durch HÄCKEL<sup>1)</sup> entdeckten sonderbaren „Fasern“ bei *Scomberesoces* als nächst verwandte Bildungen anzureihen sein, sowie den „Zöttchen“ an den Eiern der Cyprinoiden.

Eine innere Hülle oder eigentliche Dotterhaut ist bei unserem Fisch nicht zugegen.

---

Im Follikelraum können Zellen aufstossen, über deren Ursprung eine entscheidende Beobachtung zu machen nicht gelang, die aber ihren Eigenschaften nach kaum etwas anderes als Leukocyten sein konnten. Im frischen Zustande sahen sie wie helle, blasse, homogene Körper aus; nach Reagentien (Kali bichr. z. B.) kann ihr Zellencharacter nicht angezweifelt werden, indem sie sich zusammengesetzt zeigen aus einem Kern, um welchen eine von Strahlen durchzogene Lichtung geht, und einem feinschwammigen Zelleib, alles von recht blassem Aussehen trotz der angewandten härtenden Flüssigkeit. (Taf. XV, Fig. 89, Fig. 90.) Bei längerem Verweilen in Reagentien können sich die Zellen in eine körnige, das Ei in seinem Follikel umlagernde Masse umwandeln. Die Zellen sind anzusehen als Theile einer *Membrana granulosa*, der auch hier ein eigentlicher epithelialer Character abgeht.

Was den Bau der Follikelwand anbetrifft, so glaube ich so viel gesehen zu haben, dass dessen bindegewebiger Theil aussen von einer zelligen Lage überzogen ist, welche die Eigenschaften eines Endothels besitzt. An manchen Eiern scheint die bindegewebige Follikelwand nicht aus einer einzigen Schicht zu bestehen, sondern mehrschichtig zu sein, wobei dann auch nach einwärts noch Endothelzellen zugegen sind.

---

Das Ei von *Gasterosteus* wurde zuletzt von OWSIANNIKOW<sup>2)</sup> untersucht, namentlich in Beziehung auf die durch RAMSON entdeckte, dann

---

1) ERNST HÄCKEL, Ueber die Eier der *Scomberesoces*, in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.

2) PH. OWSIANNIKOW, Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen, 1885, in: Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg, T. XXXIII.

auch von HIS abgebildete Mikropyle; ferner hinsichtlich der Zona radiata und deren Anhängsel; er schildert auch die Elemente des Dotters als „kernlose Dotterkörperchen“, sowie die strahlige Anordnung des Protoplasmas. Meine eigenen Wahrnehmungen stimmen nicht in allen Stücken mit denen des russischen Forschers zusammen, vielleicht schon deshalb nicht, weil wir nicht überall von den gleichen Gesichtspunkten ausgegangen sind.

HIS<sup>1)</sup> hat ausgesprochen, dass die unreifen Follikel einer Granulosa entbehren, dass ferner eine echt epitheliale Umkleidung des Fisch-eies zu keiner Zeit bestehe, vielmehr die als Granulosa zu nehmende Schicht eine spätere Bildung sei und von Wanderzellen gebildet werde: im Ei der Schleie z. B. beobachtete er massenhafte Anhäufungen von Leukocyten zwischen Follikelscheide und Eikapsel.

LUDWIG hat geglaubt, die von HIS gemachten Aufstellungen „auf das entschiedenste zurückweisen“ zu können. Ich hingegen muss, soweit meine Erfahrung reicht, dafür halten, dass HIS richtiger gesehen und gedeutet hat als die andern Beobachter: es trifft das von mir an *Gasterosteus* Gesehene in allen wesentlichen Punkten mit den von dem Anatomen in Leipzig an verschiedenen Fischarten gewonnenen Ergebnissen zusammen.

## VII. Amphibien.

Dass das Ei auch der Amphibien, ein so oft untersuchter Gegenstand, nicht so leicht zu durchschauen ist, kann ein Blick insbesondere auf ältere Mittheilungen lehren. Wie gering z. B. und voll unrichtiger Angaben sind die Darstellungen, welche LEBERT vor freilich mehr als 40 Jahren über Bau und Entwicklung des Batrachiereies gegeben hat<sup>2)</sup>. Und wie widersprechend lauten auch noch vielfach die späteren Beschreibungen. GÖRTE z. B. in der des Interessanten und Wichtigen so Vieles bietenden „Entwicklungsgeschichte der Unke“ verhält sich nach allen Seiten hin ablehnend, um schliesslich über Entstehung und Bedeutung des Eies doch zu einer Ansicht zu gelangen, der keiner der nachfolgenden Beobachter zustimmen konnte, was, nebenbei gleich gesagt, auch bei mir der Fall gewesen ist.

1) HIS, Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen, 1873.

2) in: Annales Scienc. Natur. 1844.

Die Schwierigkeiten liegen auch hier wieder zum Theil in dem Umstande, dass bei geringen und mässigen Vergrösserungen noch gar manches von einerlei Bildung scheint, was starke Vergrösserungen als verschieden aufzeigen. Ferner haben wir zum Verständniss der Mannigfaltigkeit der Formen und des Wechsels der Erscheinungen abermals uns zu vergegenwärtigen, dass wir oftmals nur ein bestimmtes Stadium der Entwicklung gerade vor uns haben.

---

*Triton taeniatus.*

Die Herbstzeit, in welcher die Untersuchung begonnen wurde, verhinderte, die frühesten Zustände der Eierstocksanlage zu besichtigen; ich musste mich an 2 cm lange Larven halten, welche noch Ende October aus dem Freien sich holen liessen. In solchen war der Eierstock ein lang ausgezogener Streifen, im Durchschnitt ungefähr birnförmig; er zeigte sich zusammengesetzt aus den Eikeimen und einer zelligen Matrix, und diese beiden Elemente hoben sich durch starke Verschiedenheit in der Grösse sowie durch die Form des Kerns von einander ab.

An den Ureiern macht das Keimbläschen jetzt noch den Hauptbestandtheil der Zelle aus, da die Dottersubstanz nur in schmaler Zone zugegen ist. Zur Einscheidung des Ureies genügen jetzt bei der Kleinheit des Eies wenige Matrixzellen (Kerne sammt Plasma), und diese können sich ausnehmen, als wären sie in den Dotter eingedrückt.

Für gleichwerthig mit den die Ureier umhüllenden Elementen mussten die an der Aussenfläche der Eierstocksanlage sich hinziehenden länglichen, in Plasma gebetteten Kerne angesehen werden, deren Innennetz quer gerichtet ist und deren zwei oder drei Kernkörperchen einzeln von lichtem Hof umgeben sind. Die zum Kern gehörige Zellsubstanz grenzt sich nur schwach von der Umgebung ab. Dieses sogenannte Endothel der Serosa der Bauchhöhle entspricht, wie ich annehmen zu können glaube, Bindsbstanzzellen, welche auf der Oberfläche lagern. An manchen Stellen stehen sie wie gehäuft, z. B. an den Enden der Eierstocksanlage.

Als im Frühjahr jüngere Larven zu Gebote standen, kam doch in der Zusammensetzung des Eierstockes nichts Neues vor die Augen. Man unterschied abermals die zweierlei zelligen Elemente: Ureier und die Kerne sammt Plasma. Letztere umhüllen einerseits die Ureier durch Follikelbildung, während sie, nach der Bauchhöhle hin, die Grenze des Organs als sogenanntes Peritonealepithel erzeugen.



Um der Entscheidung der Frage näher zu kommen, ob Ureier und Matrixelemente ursprünglich eins und dasselbe sind, oder schon im frühesten Auftreten sich von einander verschieden zeigen, ging ich in der Untersuchung der Larven immer weiter zurück. Hierbei schien es mir, als ob die erste Anlage ein Zellenlager von gleichartigem Wesen sei, aus dem sowohl die Ureier als auch die einscheidenden und die das Ganze überziehenden Zellen hervorgehen. Immerhin blieben mir einige Zweifel übrig, die aber wohl durch die jüngst erschienenen Darstellungen HOFFMANN's beseitigt werden<sup>1)</sup>. Nach den klaren Bildern, welche genannter Beobachter giebt, entstehen ebenfalls die Ureier an Ort und Stelle durch Wachsthum und weitere Sonderung aus den Peritonealzellen und sind ursprünglich mit letzteren von einerlei Natur.

---

Das Keimbläschen ausgebildeter Thiere besitzt, Ende October, eine Menge ungleich grosser, zum Theil sehr kleiner Keimflecke, welche die Innenfläche des Keimbläschens dicht bedecken, und wenn wir genau auf die Wölbung desselben einstellen, kann ersichtlich werden, dass viele der Keimflecke zu kurzen, querstreifigen Stücken oder Säulchen gruppirt sind; ja es können auch wohl die letzteren zu einem förmlichen ästigen Balkenwerk zusammengeschlossen sein. (Taf. XV, Fig. 93.)

Im lebenden Ei hat der einzelne Keimfleck das Aussehen eines blassen, homogenen Körpers, in welchem ein heller Fleck oder Vacuole sich abheben kann (Taf. XV, Fig. 91); schon jetzt zieht um ihn eine deutliche Höhlung oder Lichtung (Fig. 91a). Ist das Ei durch härtende Flüssigkeiten hindurchgegangen, so erhält sich auch an den grösseren Keimflecken nicht nur eine Sonderung in Rinden- und Innensubstanz, sondern sie gehen auch deutlich in Randstrahlen aus, welche sich durch die umgebende Lichtung erstrecken (Fig. 92).

Auf das Entstehen von Keimflecksbildungen vom Spongioplasma her deuten die Verhältnisse bei Eiern, allwo in der Mitte des Keimbläschens ein zartes dichtes Reticulum sichtbar ist, dessen Knotenpunkte von Keimflecken der kleinsten Form nicht zu unterscheiden sind, so dass ein Uebergang der einen in die andern unmöglich geleugnet werden kann (Fig. 94).

---

1) C. K. HOFFMANN, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, 1886.

Bei hoher Vergrößerung lässt sich ferner an dem isolirten Keimbläschen erkennen, dass dessen Membran nicht eine gleichmässige Schicht ist, sondern helle und dunkle Fleckchen in dichter Abwechslung hat, welche Beschaffenheit man nur auf eine feine Durchlöcherung deuten kann. (Fig. 92.)

Nicht minder nimmt ein andermal unsere Aufmerksamkeit in Anspruch die dicht höckerige Oberfläche des Keimbläschens, hervorgerufen durch die Keimflecke, und es kann dem ersten Blick nach scheinen, als ob die Keimflecke knöpfchenartig auf dem Keimbläschen sässen. Allein eine solche Annahme will nicht Stich halten; vielmehr lässt sich bei Durchmusterung der Knöpfchen in den meisten Fällen feststellen, dass immer noch die Membran des Keimbläschens als nach aussen abschliessende, wenn auch zarte Linie den Keimfleck umzieht (Taf. XV, Fig. 91). Einigemal blieb ich aber doch stutzig und zweifelhaft: es schien, als ob wirklich die Membran stellenweise sich aufgelöst habe und einzelne Keimflecke mit einem Theil ihrer Substanz frei sich durchgedrängt hätten, wobei noch bemerkenswerth erschien, dass das Hyaloplasma des Keimfleckes das Erste war, was nach aussen zum Vorschein kam, also ganz nach der Art, wie eine lebende Amöbe dies ausführen würde. (Fig. 91a.)

Eier, der Einwirkung einer härtenden Lösung über Nacht ausgesetzt, können ein eigenthümlich verändertes Aussehen darbieten, welches dem ersten Blick nach deutlich zu zeigen scheint, dass ein Theil der Keimflecke nach aussen gelangt sei (Taf. XVI, Fig. 99).

Die Substanz des Keimbläschens erscheint nämlich jetzt als feinkörnige Masse, aus der sich die Keimflecke noch gut absondern, nur mangelt entschieden die frühere, eng umschliessende Membran: der Körper des Keimbläschens stellt sich hüllenlos dar und ist umgeben von einer hellen Lichtung, in welcher eine ganze Anzahl von Keimflecken frei liegen kann. Gedachte Lichtung wird gegen den Dotter hin begrenzt durch eine deutliche, scharf gezogene Membranlinie. Die letztere ist nichts Anderes als die ursprüngliche Membran des Keimbläschens, welche, indem sie sich abhob, das Aussehen entstehen liess, als wären jetzt die Keimflecke über das Keimbläschen hinausgerathen. Um sich von diesem Sachverhalt zu überzeugen, fasse man die Gegend genau ins Auge, wo die Membranlinie mit dem Dotter zusammenstösst. Dort unterscheidet man nach einwärts, gegen das Keimbläschen hin und den die Keimflecke bergenden Raum, den Bogen der dunkeln Linie, vermag aber auch bei gehöriger Einstellung zu sehen, dass jenseits der Linie die Dottersubstanz in feinzackiger Weise nach der Membran

hinzieht, wobei sogar da und dort eine Spur des im frischen Zustand recht klaren, um das Keimbläschen ziehenden Hohlraumes wahrgenommen werden kann.

Also: es ist nur scheinbar, dass die in der Rinde des Keimbläschens gelegenen Keimflecke in ganzer Gestalt ausgetreten sind, das Bild ist vielmehr dadurch entstanden, dass die Membran des Keimbläschens sich abgehoben und dann dem Dotter sich angedrängt hat, wobei der frühere Hohlraum um das Keimbläschen wie verschwunden ist.

Trotz alledem möchte ich der Annahme zuneigen, dass auch hier bei *Triton* Keimflecke in den Dotter einwandern, was vielleicht wieder so geschieht, dass sie vor ihrem Durchgang in kleine Portionen auseinandergehen, um sich erst jenseits der Grenze des Keimbläschens zu Klümpchen zu vereinigen.

Zu dieser Ansicht bestimmt mich nicht bloss die Analogie mit dem bei andern Thieren Beobachteten, sondern die Wahrnehmung, dass in manchen Eiern, während für gewöhnlich der Hohlraum um das Keimbläschen mit heller, dem Flüssigen sich nähernder Substanz erfüllt ist, einige feinkörnige Ballen von amöboidem Aussehen getroffen werden; ferner die Thatsache, dass die gleichen Gebilde im Dotter sich auffinden lassen (Taf. XV, Fig. 91) und insbesondere in der Randschicht desselben in grosser Anzahl zugegen sein können (Taf. XV, Fig. 94). Endlich hatte ich Eier vor mir, Anfangs Mai, in deren Keimbläschen alle Keimflecke geschwunden, hingegen im Dotter die blassen, kernartigen Binnenkörper sehr zahlreich waren. Und es sei auch noch hierzu bemerkt, dass es gerade reifere Eier sind, in denen das noch unterscheidbare Keimbläschen nur mehr das Aussehen eines gleichmässig lichten Fleckes hat.

Auf Grund des von mir bisher Erkannten geht sonach meine Auffassung dahin, dass, nachdem am Urei die Substanz des Keimbläschens sich in Spongio- und Hyaloplasma gesondert hat, in dem feinen Netz des Reticulums die Keimflecke als Knotenpunkte den Anfang nehmen, hierauf unter mannigfacher Gruppierung zur Peripherie rücken und im losgelösten Zustande die Form und Natur kleiner Amöben zeigen. Als solche dringen sie über das Keimbläschen hinaus in den Dotter und werden zu den intravitellinen kernartigen Ballen, welche zuletzt über die Peripherie des Dotters sich ausbreiten.

---

Die Zusammensetzung des Dotters anlangend, so lässt sich in noch hellen Eiern bei passender Vergrösserung das Spongioplasma und

Hyaloplasma gut unterscheiden. In sehr jungen Eiern umgiebt das erstere in Form dichten Filzes das Keimbläschen, jedoch so, dass der schon mehrfach erwähnte Hohlraum um das Keimbläschen von dem Schwammwesen begrenzt wird, während nach aussen zu mehr die strahlige Anordnung zur Geltung kommt. An Eiern, welche die Einwirkung härtender Flüssigkeiten erfahren haben, kann der Raum um das Keimbläschen nicht bloss erweitert sein, sondern es hat zuweilen die denselben erfüllende Substanz eine radiäre Strichelung von grosser Feinheit, welche anscheinend durch strahlige Lagerung von Pünktchen bewirkt wird (Taf. XV, Fig. 94).

Durch Behandlung der Eier mit Reagentien lässt sich ferner die Ueberzeugung gewinnen, dass der Dotter von einem System grösserer Hohlgänge durchsetzt wird, welche mit heller, homogener Substanz erfüllt sind. Wie solche helle Bahnen in strahligen, wenn auch nicht durchaus regelmässigen Zügen sich aus der dichteren Dottersubstanz abzeichnen, habe ich in den Figuren 94, 95, 96, 97 auf Taf. XV festgehalten. Dabei glaube ich abermals behaupten zu können, dass die Gänge mit der Höhlung um das Keimbläschen sich verbinden. Auch sei weiter bemerkt, dass die Oberfläche gehärteter Eier ein charakteristisch fleckiges Aussehen hat (Fig. 97b), derart, dass zahlreiche lichte, rundliche Stellen von dunkler Umgebung sich abheben; dieselben entsprechen dem besagten Lückensystem, was noch deutlicher wird an Schnitten, welche durch das ganze Ei gelegt werden. — Auch die bei anderer Behandlung auftretende Erscheinung, dass die Dunkelmasse in Zügen gruppirt ist (Fig. 97a), welche ein Balkenwerk von grobnetzartigem Wesen darstellen, beruht auf dem angedeuteten Bau des Dotters.

Und von einem allgemeineren Standpunkt aus betrachtet, so wiederholen beide, die strahligen, ästig zusammenhängenden Hohlgänge und ihre Oeffnungen an der Oberfläche, im Grossen nur das, was sonst im Feinen durch die radiäre Anordnung der Züge des Spongioplasmas zu Stande gekommen ist. Uebrigens ist ausdrücklich zu bemerken, dass man das erwähnte System grösserer Hohlgänge keineswegs an jedem Ei sich vor die Augen bringen kann, so wenig als ja auch das feinere strahlige Wesen des Spongioplasmas unter allen Umständen sichtbar ist, ohne dass ich einstweilen zu sagen wüsste, wodurch dieser Wechsel bedingt ist.

Schnitte durch bereits dunkel gewordene Eier lassen auch sehen, dass die Dottermasse sich in eine innere und äussere Partie scheidet (Taf. XV, Fig. 97). Die innere hat bei geringerer Vergrösserung ein mehr helles, gleichmässiges Aussehen und entspricht dem ursprünglichen

Dotter; sie besteht aus Spongioplasma und feinen Granula, die äussere Partie, welche sich wie ein dicker Mantel herumlegt, ist dunkel durch die Dotterkugeln. Man könnte auch die Bezeichnung Bildungsdotter und Nahrungsdotter für die beiden Theile in Anwendung bringen. Das System strahliger Hohlgänge erstreckt sich durch beide Gegenden des Dotters, doch ist es im Nahrungsdotter etwas schwieriger zu verfolgen.

An Eiern eines *Triton taeniatus*, seit October im ungeheizten Zimmer gehalten und im April zergliedert, bot sich eine Erscheinung dar, welche hier angereicht sein mag, obschon sie wahrscheinlich nicht zu den regelrechten Vorkommnissen gehört.

Der Dotter stand von der Wand des Follikels ziemlich weit ab, er war kleiner geworden, wie zusammengezogen, und dadurch wie von einer feinen häutigen Begrenzung. Die eine Polhälfte des Dotters umzog, als Halbmond, richtiger kappenartig, eine Substanz von dem Aussehen des Bildungs Dotters, hell und fein radiär streifig. Vielleicht nimmt man auch am richtigsten an, dass eine Anhäufung von Bildungsdotter in der That vorlag, hervorgerufen durch Zusammenziehung der übrigen Dottersubstanz. Doch lässt sich auch daran denken, dass es sich um fester gewordene perivitelline Substanz <sup>1)</sup> handeln möge; die nachher zu erörternden Elemente der Membrana granulosa sassen übrigens der kappenartigen Umlagerung fest an und hatten sich mit ihr von der Follikelwand zurückgezogen. — Die Höhlung um das Keimbläschen war deutlich geblieben, die Keimflecke verkleinert und da und dort wie zu Fettklumpchen geworden, was alles darauf hinwies, dass der Eierstock sich in Unthätigkeit befand.

Wenn in den noch hellen, nur Bildungsdotter enthaltenden Eiern die Häufchen dunkler Körner auftreten, so wird man hin und wieder an manche Formen des „Dotterkerns“ erinnert, in dem Falle nämlich, dass nur zunächst ein einziger solcher Körnerhaufen von grössrem Umfang in dem sonst hellen Ei zugegen ist. Meist aber liegt zerstreut über den Dotter hin eine ganze Anzahl solcher Körnerhaufen. Dass

1) Im Sinne von SCHNEIDER (Das Ei und seine Befruchtung, 1883) und SOLGER (Dottertropfen in der intracapsularen Flüssigkeit von Fisch-eiern, 1886).

davon wesentlich verschieden sind jene blassen intravitellinen Körper, von welchen bereits die Rede war, soll nur nebenbei noch einmal erwähnt sein.

Der Dotter reifer Eier zeigt im zerdrückten Zustande sowohl Massen gleichgrosser winziger Körperchen mit Molecularbewegung, als auch zweitens die Menge der „Dotterplättchen“. Gehen die beiderlei Bildungen in einander über, oder sind sie bleibend verschieden? Sind von den Molecularkörnern diejenigen, welche in ballenartiger Gruppierung stehen, einen braungelben Farbenton haben und im dunkel gewordenen Ei ein verwaschenes Zellenbild vorspiegeln können, was sich später durch Zusammenstossen der Haufen wieder verliert, immer dieselben Elemente und nur von Farbstoff durchdrungen? Oder sind diese „Pigmentkörner“ Verdichtungen eines ursprünglich flüssigen bräunlichen Pigmentes und also von vornherein verschieden von den Dotterkörnern? Es ist mir nicht gelungen, diese Fragen sicher zu beantworten.

Ebensowenig wurde mir der Zusammenhang klar, in welchem die Reihen von Veränderungen stehen, welche an den grösseren „Dotterplättchen“ nach Behandlung mit härtenden Flüssigkeiten zum Vorschein kommen. Zunächst ist zu bemerken, dass sie von Gestalt nicht „Plättchen“ sind, sondern kuglige Körper, auch wohl etwas stumpfeckig. Ihre Substanz scheidet sich, wenigstens nach Verschiedenheit der Lichtbrechung, in Rinde und Innenmaterie. Die Rinde ist ungleich dick, namentlich in den noch kleineren Kugeln. Die Körper sind oft wie in Zweispaltung begriffen, und dann ist es die Rinde, welche eine Art Scheidewand erzeugt. In der Innenmaterie tritt eine Höhlung auf, um welche sich Schichtungslinien ziehen. Bald ist die Höhlung rundlich, dann wieder eckig oder gebuchtet, kann auch noch anscheinend ein Körnchen einschliessen, das in Wirklichkeit ein Vorsprung der Wand ist. Man sieht auch wohl den Innenraum mehrfach getheilt; es kommt auch vor, dass um eine Haupthöhle eine Anzahl von Nebenhöhlen steht, und immer scheinen die Theilungslinien für die Höhle von der Rinde zu kommen. Da schon sehr kleine Kugeln die besagte Höhlung erkennen lassen, so mag vielleicht die ganze Mannigfaltigkeit der inneren und äusseren Gestaltung dahin abzielen, die Zahl der sogenannten Plättchen zu vermehren.

Eine eigentliche Dotterhaut bildet sich nicht aus, obschon an grösseren Eiern durch Verdichtung der Randschicht eine scharfe Begrenzung des Dotters entstehen kann, die sich nahezu wie eine Haut ausnimmt.

Grosse Schwierigkeiten bereitet es, in das Verhalten der zelligen Elemente des Eifollikels eine bestimmte Einsicht zu erlangen. Erst allmählich kam ich zu dem Ergebniss, dass zu unterscheiden sei:

1) ein bindegewebiger, die Blutgefässe tragender Theil;

2) ein dazu gehöriges, die Aussenfläche überziehendes Endothel, dessen Kerne sofort sich abheben, während die Zellsubstanz, sehr dünn-schichtig und zart, erst unter gewisser Behandlung hervortritt und alsdann mit den Kernen zusammen das Bild eines grossrautigen Epithels giebt (Taf. XV, Fig. 95). Auf Schichtung möchte ich es beziehen, wenn auch die Innenseite der vascularisirten bindegewebigen Wand die gleiche Endothellage aufzeigt (Taf. XV, Fig. 96).

3) In späterer Zeit stellen sich einwärts andere zellige Elemente ein, aber ohne ein eigentliches Epithel zu erzeugen. Meist liegen die Zellen nur vereinzelt, oder wenn in einiger Anzahl vorhanden, schliessen sie zu kurzen Reihen zusammen. Immer haften sie dem Dotter innig an, ziehen sich daher zugleich mit dem Dotter von der Follikelwand zurück und können, was häufig vorkommt, geradezu in die Rinde des Dotters eingedrückt erscheinen.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass das aussen befindliche Endothel den Binde-substanzzellen gleichzusetzen ist; hingegen wollte es nicht gelingen, die Herkunft der einwärts auftretenden Zellen, welche einer Membrana granulosa vergleichbar sind, mit Sicherheit zu erkennen. Man könnte sich versucht fühlen, sie von den intravitellinen kernartigen Ballen abzuleiten, und dies um so eher, als die letzteren gerade in der Rindenschicht des Dotters sich gewissermaassen ansammeln und verbreiten. Allein, abgesehen von andern nicht zutreffenden Verhältnissen, will sich besonders der Umstand einer solchen Betrachtungsweise nicht fügen, dass die Kerne der fraglichen Zellen und die Ballen in der Dotterrinde nach Grösse und ganzem Wesen stark von einander abweichen. Auf welche Quelle der Herkunft die Beobachtungen an höheren Wirbelthieren hinweisen, kommt unten zur Sprache.

---

### *Salamandra maculosa.*

Von diesem Urodelen standen mir neugeborene Larven zur Verfügung, welche ich mir im Frühling aus Gräben bei Bonn geholt hatte <sup>1)</sup>.

---

1) Mit Rücksicht auf meine anderwärts gegebenen Mittheilungen über



Die Eierstocksanlage erscheint als ein länglicher, nach vorn und hinten verjüngter Strang und ist auf dem Durchschnitt von annähernd birnförmigem Umriss. Sie wird umhüllt von einer Bauchfelle, die in den gleichen Ueberzug der Niere sich fortsetzt.

Auf den feineren Bau besehen, frisch oder nach Einwirkung härtender Flüssigkeiten, verschafft sie bald wieder die Ueberzeugung, dass ihre Zusammensetzung abermals auf zweierlei Zellenarten beruht, deren Unterschied beträchtlich ist. Die einen sind die Eikeime und Ureier, die andern die einschheidenden Zellen.

Die Ureier stechen ab durch ein helles Keimbläschen, dessen um diese Zeit einziger grosser Keimfleck in Randzone und Innensubstanz sich gesondert zeigt. Nicht selten finden sich Keimbläschen, welche in zwei Hälften mit je einem Keimfleck getheilt sind. Im Dotter sind bereits zahlreiche Körnchen von dunklem Wesen aufgetreten. Daneben aber, und das scheint mir von Belang, erkennt man mit Sicherheit eine Anzahl von Klümpchen oder Ballen blasser Art, welche den intravitellinen kernartigen Körpern anderer Thiere entsprechen (Taf. XVI, Fig. 100).

Die das Ei einschheidenden Zellen machen sich zunächst durch ihren länglichen Kern bemerklich, der im lebenden Zustande ganz homogen sich ausnimmt, im Absterben aber, sowie nach Reagentien ein in den Hauptzügen quer gerichtetes Schwammwesen sehen lässt. Die den Kern umziehende Zellsubstanz bildet eine nur ganz schmale Zone. Diese Zellen vom Character der Endothel- oder Bindsesubstanzzellen erzeugen einwärts ein homogenes Häutchen — die Grenzhaute des Follikels — mit dem das zellige Element innig verbunden bleibt. Ganz die gleichen Endothelzellen kommen der Aussenfläche der Eierstocksanlage zu. Die vergleichende Besichtigung der histologischen Verhältnisse, von aussen und innen, lehrt unzweifelhaft, dass ein Umwachsenwerden der Ureier von Seiten einer andern Zellenart stattfindet

---

das Vorkommen von *Salamandra maculosa* in unsrem Gebiete mag bemerkt sein, dass ich bei 12jährigem Aufenthalte in Bonn niemals das fertige Thier in der Umgebung der Stadt getroffen habe. Dass es jedoch in nächster Nähe lebt, weiss ich aus dem Vorhandensein der so leicht kenntlichen Larven, welche ich seit etwa 6 Jahren aus einem Graben am Fusse des Venusberges regelmässig im Frühjahr herausfange. Auch steht in der zoologischen Sammlung des Poppelsdorfer Schlosses ein grosser Erdsalamander mit der Aufschrift: Gefunden im botanischen Garten, einer Oertlichkeit, welche in die gleiche Gegend gehört.

und diese letzteren Zellen zugleich die homogenen Lagen der Binde-substanz liefern.

An Ureiern der bezeichneten Entwicklung ist noch nichts von zelligen Elementen zugegen, welche später zwischen Dotter und Follikel erscheinen und einer Membrana granulosa zugerechnet werden können.

Da bekanntlich die Elementartheile des gefleckten Salamanders durch Grösse und Schönheit sich auszeichnen, so habe ich die Eierstocksanlage auch in Hinsicht der Frage näher besehen, ob nicht doch Zellen der Matrix selbst jetzt noch in Ureier sich umwandeln. Und ich meine diese Ansicht festhalten zu können. Es kommen nämlich bei genauer Durchmusterung Zellen vor, welche auf Mittelstufen zwischen Matrixzellen und Eikeimen ausgelegt werden können.

Ferner begegnen uns in der Eierstocksanlage noch Wanderzellen oder Leukocyten (Fig. 100). Sie zeigen sich zahlreich und in deutlichster Weise, wenn wir so verfahren, dass am frisch getödteten Thier durch einige rasche Schnitte das Organ ausgehoben und in passende Flüssigkeit gebracht wird. Man sieht alsdann die Leukocyten, einzeln oder in Gruppen, zwischen den andern Zellen, welche letztere je eine Lichtung umstehen, in welcher die ersteren liegen. Hieraus aber die Vermuthung schöpfen wollen, dass ein Zusammenhang zwischen Leukocyten und Eikeimen bestehe, kann uns doch kaum in den Sinn kommen.

---

### *Bufo cinereus.*

In jungen und älteren Larven und noch an Thieren, welche eben erst das Wasser verlassen haben und aufs Land übergetreten sind, ist wie bei den vorangegangenen Urodelen der Unterschied zwischen den Elementen der Matrix der Follikelwand und den Ureiern ein bedeutender und spricht sich schon an den kleinsten Eikeimen aus. Denn auch die jüngsten Ureier zeigen einen hellen, rein runden Kern mit einem einzigen Kernkörper; die Zellsubstanz bildet eine schmale Zone. Die Kerne der Matrixzellen sind länglich und besitzen zahlreiche Nucleoli.

Es muss jedoch immer für wahrscheinlich gelten, dass weiter zurück Eikeime und Endothelzellen doch Zellen einerlei Art sind. Denn gerade bei gegenwärtigem Anuren fiel es mir recht auf, dass doch ausser den unverkennbaren Eikeimen um Vieles kleinere, hüllenlose Zellen mit rundem, hellem Kern zugegen sind, welche, abgesehen von der Form des Kerns, sich doch den Matrixzellen anschliessen lassen

(Taf. XVI, Fig. 106). Obschon man also mit NUSSBAUM<sup>1)</sup>, welcher schon vor Längerem die zweierlei Zellen der Geschlechtsanlage der Batrachier genau unterschieden hat, darin übereinstimmen muss, dass Eikeime und Peritonealzellen sich bestimmt von einander abheben, so kann ich doch nicht die Ansicht theilen, dass gar kein Uebergang zwischen den beiderlei Elementen bestehe, sondern darf meinen Wahrnehmungen zufolge einen solchen annehmen. In noch weiter zurückliegenden Stadien sind ja auch beiderlei Zellenarten von gleich indifferenter Natur.

In manchen Individuen war eine nicht seltene Erscheinung eine Querlinie, welche wie eine zarte halbirende Scheidewand durch das Keimbläschen zog. Und ein andermal konnte an Eiern, aus dem frischen Thier genommen und mit Mundspeichel untersucht, das Keimbläschen von lappig-buchtiger Form sein und die grösseren Keimflecke in eine Anzahl kleinerer auseinandergegangen. Hierbei war aber besonders merkwürdig, dass die Lichtungen, welche innerhalb des Keimbläschens den einzelnen Keimfleck umgeben, unter den Augen des Beobachters nach und nach in den Hohlraum übergingen, welcher das Keimbläschen im Ganzen umzieht. Es schwand allmählich die Membran des Keimbläschens an dem unzweifelhaft noch lebenden Ei (Fig. 106, oberes Ei).

Man durfte sich hierbei fragen, ob nicht ein Vorgang sich hier abspiele, der in dem Sinne NUSSBAUM's auf ein Auswandern der Keimflecke zur Bildung der Granulosa zu deuten sei. Indessen ist es mir nicht gelungen, ein weiteres Vorrücken in die Dottersubstanz selber zu verfolgen, sei es, dass das Ei jetzt abstarb, oder das Wandern überhaupt nicht stattfindet. Uebrigens lässt sich kaum verkennen, dass zwischen gewissen Abbildungen FOL's über das Ei der Ascidien, welche das Sichherausdrängen der Keimflecke in die Dottersubstanz versinnlichen, und den geschilderten Eiern von *Bufo* etwelche Aehnlichkeiten bestehen.

---

Mit besonderer Aufmerksamkeit und allen Vorsichtsmaassregeln — passende Flüssigkeiten und Bewahrung vor jeglichem Druck — habe ich die Keimflecke bei diesjährigen, einige Monate alten Krötchen angesehen und mich auch hier überzeugt, dass die Keimflecke, wenn noch winzig klein, aus den Knotenpunkten des Spongioplasmas ent-

---

1) MORITZ NUSSBAUM, Differenzirung des Geschlechtes im Thierreich.

standen sind, und nachdem sie eine gewisse Grösse erreicht, die Form und Sonderung einer Amöbe besitzen. Dieselben stellen sich jetzt dar wie hüllenlose, kleine Zellen, an denen wir einen homogen körnigen Körper, der feinzackig oder selbst in feine Strahlen ausgezogen ist, unterscheiden und im Innern einen lichten, kernähnlichen Fleck, in dem sich noch ein Körperchen abzeichnet. Da man nun ferner bemerken kann, dass nur an den grösseren Keimflecken eine solche Sonderung zugegen ist, die kleineren und kleinsten aber als rein homogene Bildungen erscheinen, wenn auch mit Randzacken oder Randstrahlen, so liesse sich daraus wieder schliessen, dass die plasmatische Substanz in anscheinend homogener Form das Erste ist und das Auftreten des kernartigen Fleckes in zweiter Linie geschieht.

Die Keimflecke können ferner unter Vermittelung ihrer Zackenspitzen zu Ballen oder walzigen Massen zusammenschliessen, wobei auch der Fall eintritt, dass einer der grösseren Keimflecke, dessen Inneres den kernartigen Fleck besitzt, von einer Anzahl kleinerer und homogener Keimflecke rings umgeben wird. Härtende Lösungen können das Bild dahin umändern, dass Vacuolen in den umfänglicheren Keimflecken auftreten; auch haben die durch Vereinigung der Keimflecke entstandenen Klumpen und Längsballen wohl ein Aussehen, welches auf Querstreifung deutet. Wie letztere indessen aufzufassen sei und zu Stande gekommen ist, lehrt uns die Kenntniss des lebenden Eies.

Bezüglich des Dotters liess sich an einjährigen Krötchen, welche im Zimmer überwintert hatten, mit Sicherheit verfolgen, dass die feinen Granula bei ihrem ersten Auftreten netzig-balkige Züge einhalten, wovon man sich überzeugt durch genaues Einstellen auf die verschiedenen Durchschnittsebenen. Nach und nach erst verwischt sich dies Bild zu einer gleichmässigen Vertheilung.

---

### *Rana esculenta.*

Hier kam mir an winzigen Thierchen, welche vor Kurzem noch den Stummelschwanz hatten, die Erscheinung unter die Augen, dass unter der Eierstocksanlage, welche wieder Form und Aussehen eines zarten grauen Streifens hat, etwa ein Dutzend heller, mit Lymphe gefüllter Räume sich kenntlich machte. Diese *Lymphräume* zeigen im Kleinen denselben histologischen Bau, welchen die *Lymphräume* unter der allgemeinen Hautdecke im Grossen besitzen. Man unterscheidet ein streifiges bindegewebiges Gerüst und zellige Theile, welche letztere nach einwärts so hervortreten, dass eine Art Endothel entsteht,

dessen Zellen nicht durchaus unmittelbar an einander schliessen, sondern mehr vereinzelt stehen. Manche der Zellen treten auch in den Raum hinüber und geben Veranlassung zu einem blassen, durchspannenden Balkennetz.

Ist übrigens in Folge der Präparationsweise die Lymphe abgeflossen, so zeigt sich von gedachten Räumen, die sonst so klar vor dem Beobachter liegen, kaum noch eine Spur.

In der Eierstocksanlage selber, welche für die erste Besichtigung gleichmässig zellig ist, heben sich auch hier die Ureier und die einschheidenden oder Matrixzellen deutlich von einander ab. Erstere sind von hellem Wesen, letztere haben einen gelblichen Ton und einige glänzende Körnchen in ihrer Substanz. Im frischen Zustande kann die Masse der einschheidenden Zellen das Aussehen einer streifigen Substanz zwischen den Ureiern darbieten, was durch die platte Form der umgreifenden Zellen zu Wege kommt.

Was sich über Form und Bau der Keimflecke wahrnehmen lässt, stimmt im Wesentlichen mit dem überein, was ich über das bei andern Batrachiern Ermittelte zu berichten hatte. (Taf. XVI, Fig. 101, Fig. 102, Fig. 103, Fig. 104, Fig. 105.)

In den noch ganz jungen Eiern ist nur ein einziger grösserer Keimfleck<sup>1)</sup> zugegen, der hin und wieder in Randzacken oder Strahlen sich auszieht und ein vacuoläres Innere hat. Später haben wir eine ganze Anzahl kleiner Keimflecke vor uns, welche einzeln die Eigenschaften der früheren grossen an sich haben: es sind rundliche, blasse Ballen, mit feinzackigem oder strahligem Rand; sie hängen auch wohl durch die fadigen Ausläufer zusammen und können dabei eine deutlich lineare Aufreihung befolgen, doch sind sie auch wohl ein andermal zu rundlichen Klumpen geballt. Manche Keimflecke zeigen eine derartig ausgebogene Gestalt, als ob sie im Begriffe ständen, stumpfe Fortsätze zu entwickeln.

Weiterhin wiederholt sich — immer bei lebendem Zustande des Eies —, dass um jeden der zahlreichen, verschieden grossen Keimflecke ein klarer Hohlraum zieht, umgrenzt von der mattgrauen, homogen aussehenden Substanz des Keimbläschens.

Nach Gebrauch härtender und färbender Flüssigkeiten heben sich

---

1) Es mag daran erinnert sein, dass WITTICH in der Arbeit über das Arachnidenei (in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1849, p. 117, Anmerkung 2) den Keimflecken junger Frösche hinsichtlich ihrer Zahl und Grösse bereits Aufmerksamkeit geschenkt hat.

unverkennbar im Innern des einzelnen Keimfleckes ein oder mehre kernartige Körperchen ab. Dazu kommt ferner, dass die bis dahin homogen aussehende Substanz, in welche die Keimflecke gebettet sind, jetzt eine feinschwammige Beschaffenheit angenommen hat, am schärfsten in der Mitte des Keimbläschens, und die Knotenpunkte des Schwammnetzes haben schon den Character kleinster Keimflecke. Durch manche Reagentien wird die ganze Masse der Keimflecke umgesetzt in kleine, scharfglänzende Körperchen, welche alsdann die Knotenpunkte des Netz- und Balkenwesens sind.

Eifrig wurde wieder nach Merkmalen gespäht, welche auf ein Austreten von Keimflecken in den Dotter hinweisen mochten. In den meisten Fällen blieb dieses Bemühen ohne Erfolg. In einem frisch getödteten einjährigen Thiere aber, dessen Eier, Mitte Mai, im Mundspeichel untersucht wurden, sah man in vielen Eiern nach aussen von der Membran des Keimbläschens eine körnig krümliche „Verdickungsschicht“, welche entweder das Keimbläschen rings umzog oder nur theilweise, und an die früheren, bei anderen Thierarten beobachteten Erscheinungen sich anschloss.

Bei sehr hoher Vergrösserung dünkte mir die Schicht aus Klümpchen zu bestehen, wovon sich jedes verjüngt wie mit einem Stiel gegen die Membran des Keimbläschens hinzog. Die Annahme, dass es sich um Theile, welche aus dem Keimbläschen ausgetreten sind, handeln werde, ist doch wohl mehr als blosser Vermuthung, besonders wenn man noch in Rechnung bringt, dass im Innern des Keimbläschens, hart an der Membran, einige Keimflecke lagen von winziger Ballenform, wozu man Fig. 105 vergleichen möge. Und was ferner von Belang ist, in der Rinde des Dotters anderer Eier waren wieder blass körnige Ballen (intravitelline Körper) in grosser Zahl vorhanden, wohl verschieden von den scharfrandigen, glänzenden Körnchenhaufen des Dotters.

Zweifelhaft bin ich geblieben, ob eine Bildung, welche ich in einem jungen Ei antraf, in den Kreis vorbemerakter Erscheinungen gehört, obschon sie in etwas an oben aus Myriapoden beschriebene Verhältnisse erinnert. Man sah nämlich eine wie zapfenartige Partie von der Aussenfläche des Keimbläschens weg nach zwei entgegengesetzten Seiten in den Dotter ziehen. Bei verändertem Focus und Gebrauch von Reagentien erstreckte sie sich in Bogenform wie ein Quergürtel über das Keimbläschen weg, so dass eine Beziehung zur „Verdickungsschicht“ doch einigermaassen nahe liegt.

Bei einem diesjährigen Thier, im October vorgenommen, war der

Umriss des Keimbläschens im frischen Zustande eigenthümlich eingebogen, an einer, an mehreren Stellen, ja in manchen Eiern an so vielen, dass die Form ins Knitterige sich umsetzte. Ob hiermit ein Zusammenhang mit dem Austreten von Stoffen in den Dotter ausgedrückt war, oder ob es sich um eine für sich bestehende Contractilität des Gebildes handelt, wird einstweilen kaum zu sagen sein.

Der Dotter der Ureier aus Larven, in welchen die Anlage des Eierstockes sich noch wie ein zarter, grauer Streifen ausnimmt, stellt eine schmale, helle, homogene Zone um das Keimbläschen dar. Wie in diesem Punkte, so herrscht auch in den übrigen Sonderungen Uebereinstimmung mit den andern abgehandelten Batrachiern. Die Körnchen treten zuerst schalenartig um das Keimbläschen auf, später erscheinen Körnchen von dunklem Wesen, bald zerstreut, bald in Häufchen zusammengeschlossen, auch in ästigen Zügen, welche den Balken des Spongioplasmas folgen. Nur sei wieder ausdrücklich erwähnt, dass neben den Häufchen dunkler Dotterkörner auch hier anders geartete Klümpchen zugegen sind: blassrandige Körper von mattem Ton, zackigem Rand und sehr ähnlich den noch im Keimbläschen befindlichen Keimflecken. Man kann eben wieder von intravitellinen kernartigen Körpern sprechen <sup>1)</sup>.

Mehrmals bin ich noch auf ein eigenartiges, unverständliches Vorkommniss gestossen. Mitten im Dotter befand sich ein helles Bläschen, etwas grösser als einer der umfänglicheren Keimflecke und ausgezeichnet durch einen mehrfach gebogenen Faden im Innern. Bei geringer Vergrösserung hat man das Bild einiger Streifenlinien und mehrerer Punkte vor sich; erst starke Linsen lassen sehen, dass die Punkte die optischen Durchschnitte der Fadenschlingen sind (Taf. XVI, Fig. 107). Damit ist offenbar verwandt eine Bildung, welche im Dotter anderer Eier mir begegnete: Körper von gleicher Grösse wie der vorige, von hellem Wesen und im frischen Zustande gesondert in homogene Mitte und geschichtete Rinde (Taf. XVI, Fig. 108). Nach Reagentien,

---

1) Ich kann die Vermuthung nicht unterdrücken, dass jüngst OSCAR SCHULTZE (Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies, in: Zeitschrift f. wiss. Zool. 1887) die gleichen Bildungen bemerkt und als blasse Zellen, die ohne Membran seien und mit spitzen Fortsätzen versehen, beschrieben hat; sie könnten auch zu Netzen verbunden sein und sollen Elemente der Membrana granulosa vorstellen. Ich erinnere bezüglich der Gestalt auf meine Mittheilungen über die entsprechenden hüllenlosen Zellen bei *Lycosa*, allwo sie ebenfalls von zackiger und strahliger Form sind.



wodurch die Schichtung der Aussenzone schärfer wird, hebt sich auch noch zu innerst eine blasskörnige Partie ab. Nach dem ganzen Aussehen, welches die beiderlei Körper an sich haben, möchte anzunehmen sein, dass sie zusammengehören und nur verschiedene Zustände vorstellen, wahrscheinlich eines rückläufigen Vorganges. Erwähnt soll auch sein, dass die Gebilde im Dotter von Eiern vorkamen, deren Keimbläschen das bezeichnete eingebogene und knitterige Aussehen hatten.

---

Die Eihüllen anbelangend, so bildet sich eine eigentliche abhebbare Dotterhaut nicht aus, wenn man nicht einen dichteren Zusammenschluss des Spongioplasma in der Rindenschicht, welche unter Umständen hervortritt, mit dem Namen „Dotterhaut“ bezeichnen will. Ich erkläre mir daraus, dass manche Beobachter wenigstens für die spätere Zeit des Eilebens eine solche Membran annehmen.

Die Wand des Eifollikels besteht ursprünglich, an jungen, noch mit Stummelschwanz versehenen Fröschchen, aus einer Bindegewebsschicht oder genauer aus einer homogenen Haut von cuticularem Character und ihrer zelligen Matrix. Letztere liegt nach aussen und ist zunächst kenntlich an den Kernen, welche aber einer protoplasmatischen Umgebung nicht entbehren. In dieser Follikelhaut verlaufen die Blutgefässe.

Derartige junge Follikel ermangeln, wie PFLÜGER schon mit Recht hervorgehoben hat, der Granulosa. Später erst, doch nicht immer, sind Zellen sichtbar geworden, welche einwärts liegen und einer Membrana granulosa verglichen werden können. Hat sich nach Einwirkung härtender Flüssigkeiten das Ei von der Wand des Follikels zurückgezogen, wobei sich jetzt vielleicht ein weiter Raum zwischen beiden aufgethan hat, so bleiben die Elemente der Granulosa allezeit dem Dotter angeheftet, ja erscheinen wie in die Oberfläche desselben eingedrückt, was auf eine engere Verbindung mit dem Eikörper und eine geringere mit der Wand des Follikels hinweist. Es haben diese Zellen auch sonst manches Besondere an sich, was sie von den Aussenzellen des Follikels, welche gleich Endothelzellen sind, unterscheidet. Sie stehen Anfangs noch ziemlich weit auseinander, können sich wie eine mit wasserklarer Flüssigkeit erfüllte Vacuole ausnehmen, in welcher der Kern liegt. In einem mit Carmintinctur behandelten Präparat zeigte der einzelne Kern eine grössere Oeffnung in unverkennbarer Weise.

Selbstverständlich habe ich auch hier mich darnach umgesehen, ob nicht ein Zusammenhang zwischen den intravitellinen Körpern und

den Elementen der Membrana granulosa bestehe. Doch ist es nicht gelungen, einen Aufschluss in dieser Richtung zu finden.

In grösseren Follikeln unterscheidet WALDEYER noch eine den Eikörper umkleidende Membran, welche eine fein radiäre Streifung aufzeige, ein Product der „Follikelepithelzellen“ sei und der Zona pellucida des Eies der Säugethiere entspreche. Ich würde diese „Membran“, welche, wie es scheint, nur vorübergehend zur Beobachtung kommt, und von mir am Frosch nicht gesehen wurde, lieber für eine streifige Randschicht des Dotters nehmen.

---

In historischer Beziehung bleiben von grossem Interesse die Auffassungen, welche vor nunmehr 40 Jahren CRAMER in seinen Studien über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies niedergelegt hat <sup>1)</sup>. Der Genannte hebt nicht bloss die grosse Mannigfaltigkeit der Inhaltkörper des Keimbläschens nach Grösse, Form und Lage hervor, sondern verfolgt auch die Sonderungen ihrer Substanz und kommt dadurch zu dem Schluss, dass dieselben „eigenthümliche Zellen“ seien, welche zu mehreren Hunderten im Keimbläschen liegen. Und zweitens sucht er darzuthun, dass diese Zellen, unsere Keimflecke, aus dem Keimbläschen in den Dotter austreten, wo sie sich alsdann zerstreut finden und zu den Kernen der Embryonalzellen werden.

---

### VIII. Säugethiere.

Die Untersuchung des Eierstockes und Eies der Säugethiere wird derjenige immer mit besonderem Antheil vornehmen, welcher sich gegenwärtigt, wie langsam und widerspruchsvoll sich die Kenntniss über diese Theile entwickelt hat. Wen berührt es nicht eigenthümlich, dass z. B. LEEUWENHOEK <sup>2)</sup>, dem die mikroskopische Anatomie so viele glänzende Entdeckungen verdankt und der gerade auch den Eierstock der Säugethiere scharf ins Auge fasste, vom „*Ovum imaginarium*“ spricht und ferner sagt: „*Generatio ex ovis . . . mihi in multis vana et inter fragmenta numeranda videtur.*“ Es lässt sich daher nachempfinden, wie die Freude den Entdecker des Säugethiereies, C. E. BAER, als er im Jahre 1827 zum erstenmal die „gelbe Dotterkugel“ einer

---

1) In: Archiv f. Anat. u. Phys. 1848.

2) Arcana naturae, p. 438.

Hündin erblickte, geradezu „erschreckte“, da er glaubte, ein Phantom habe ihn betrogen <sup>1)</sup>).

Unter den späteren Arbeiten ist diejenige von PFLÜGER <sup>2)</sup> es gewesen, welche über Ei und Eierstock der Säugethiere das meiste Licht verbreitet hat. Die Neuheit der Mittheilungen war theilweise so gross, dass BISCHOFF <sup>3)</sup>, welcher sie zunächst und am meisten hätte würdigen sollen, die PFLÜGER'schen Angaben für „durchaus unbegreiflich“ erklärt hatte.

Die Zahl der Arten, welche ich diesmal von Neuem untersuchte, ist nicht gross, und das Vorangegangene kann schon ankündigen, auf welche Verhältnisse der Structur ich jetzt vornehmlich geachtet habe.

---

### **Sus scrofa.**

Das Epithel auf der freien Fläche des Eierstockes, sogenanntes Keimepithel, ist als Ganzes niedrig und die membranlosen Zellkörper haben in Rücksicht auf den Kern einen sehr geringen Umfang. Nach abgehobenem Epithel erscheint die Oberfläche des Eierstockes wie feinhaarig, was bei näherer Prüfung sich dahin aufklärt, dass die Härchen die Reste der Aussenzellen sind, welche sich nach der Tiefe hin mit den Zellen des Bindegewebes verbinden (Taf. XVI, Fig. 113). Von Eikeimen zwischen den Epithelzellen ist keine Spur vorhanden.

Die Wand des reifen Eifollikels ist von anscheinend faseriger Natur und wie aus rein streifigem Bindegewebe gebildet. Indessen belehrt das genauere Zusehen, dass die Wand eigentlich aus Zellen besteht, deren Substanz in verdichteter Form die Streifen erzeugt, zwischen denen die Kerne liegen. Der gefässtragende Theil der Follikelwand lässt sich als besondere Hülle von der Umgebung abheben.

Das Follikel­epithel oder die *Membrana granulosa* stellt auf dem Durchschnitt des gehärteten Eierstockes für die Betrachtung mit der Lupe gleichsam einen zweiten Sack vor, der einwärts einen in den Follikelraum vorspringenden Zapfen entwickelt, in welchen das Ei gebettet ist. Am Eierstock, welcher durch Weingeist gehärtet wurde, er-

---

1) Nachrichten über Leben und Schriften C. E. v. BAER's, mitgetheilt von ihm selbst, 1865, p. 427.

2) E. PFLÜGER, Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, 1863.

3) BISCHOFF, Ueber die Bildung des Säugethiereies und seine Stellung in der Zellenlehre, in: Sitzungs­b. Acad. Wiss. München, 1863.

scheint die Innenfläche des bindegewebigen Theiles des Follikels glatt und fast glänzend, das Epithel aber wie eine davon abstehende, weisse gefaltete Lage.

Das Follikelepithel ist mikroskopisch eine dichte Zellenanhäufung, deren oberste aus länglichen Elementen zusammengesetzte Lage, mit scharfrandigem Ende, wie mit einer Art von gekerbtem Cuticularsaum abschliesst (Taf. XVI, Fig. 114). Die untersten Zellen hängen mit den Bindegewebszellen, welche die Wand des Follikels erzeugen, in ähnlicher Weise zusammen, wie solches an der Aussenfläche des Eierstockes stattfindet. Man sieht wenigstens hier wie dort nach Abheben des Epithels Reste eines Spongioplasmas, welches mit der Wand des Follikels in Verbindung bleibt. Diesen Zusammenhang der Elemente der Granulosa mit den Zellen der Follikelwand nehme ich zur Unterstützung der Ansicht zu Hülfe, dass die Zellen der Granulosa vom Bindegewebe herkommen: es sind Wucherungen der Bindegewebszellen.

Die Zellen des Follikelepithels erinnern sonst auch in manchem an Leukocyten: es sind membranlose Zellen, ihre Substanz sehr weich und viele Körnchen einschliessend. Jene Lage, welche das Ei unmittelbar umgibt, ist besonders weich, fast zerfliessend, mit Körnchen und Klümpchen erfüllt.

Ueber die morphologischen Verhältnisse des sogenannten *Liquor folliculi* bin ich so wenig wie Andere <sup>1)</sup> ins Reine gekommen. An Eierstöcken, welche ganz frisch in eine Lösung von Kali bichr. gelegt wurden, sah man auf dem Durchschnitt mit der Lupe einwärts von der Follikelwand den zelligen Beleg und den von letzterem ausgehenden Zapfen oder Knopf, sonst aber den Raum erfüllt mit flüssiger Substanz. — Eierstöcke hingegen, welche frisch sofort mit Weingeist behandelt wurden, zeigen den „*Liquor folliculi*“ als eine schwammige Masse, die nur gegen den vom Epithel entspringenden Zapfen einen mit Flüssigem erfüllten Raum frei lässt.

Mikroskopisch ist der gewissermaassen fest gewordene *Liquor* kein einheitlicher oder gleichmässiger Ballen, sondern zeigt Sonderungen in Kugeln, schollenartige Bildungen und Zellen. Die Kugeln sind hell, glänzend und besitzen Schichtungslinien; dazwischen zieht eine Art

---

1) Man vergleiche z. B. selbst die neuesten Mittheilungen von FLEMING in „*Regeneration der Gewebe*“, allwo ich einer ähnlichen Unsicherheit zu begegnen glaube, wie sie bei mir nicht zu überwinden war, doch habe ich freilich mich nicht allzu lange mit dem Gegenstande beschäftigt.

Netzwesen von doppelter Art hin: das eine besteht aus breiteren und wie zelligen Balken (Taf. XVII, Fig. 124); das andere, von homogener Beschaffenheit, kann nach Aussehen und Verästigung an elastische Fasern erinnern, und ich blieb zweifelhaft, ob es nicht auf Gerinnungserscheinungen zurückzuführen ist (Taf. XVII, Fig. 124a). Was die eigentlich zelligen Theile bedeuten sollen, blieb mir auch unklar, sie für Leukocyten zu nehmen, war in Anbetracht der geringen Grösse kaum zulässig. Endlich unterscheidet man noch eine körnige Substanz, die wohl sicher geronnenen Liquor vorstellt.

Das reife Ei ist dunkel durch die zahlreichen, einwärts gehäuften Dotterkugeln, welche geschichteten Bau zeigen; wenn sie bei leichtem Druck eckig geworden sind, erinnern sie an die „Dotterplättchen“ niederer Wirbelthiere. In der hellen Randschicht des Dotters erkennt man deutlich bei gehöriger Vergrößerung das Spongioplasma, und Fortsetzungen der Netzbälkchen erheben sich unzweifelhaft eine Strecke weit in die Porengänge der Zona pellucida (Taf. XVI, Fig. 112).

Das Keimbläschen liegt in allen reifen Eiern nicht in der Mitte der Dotterkugel, sondern dem einen Eipol nahe. Der grosse einzige Keimfleck verräth eine gewisse Zusammensetzung oder ist eine Anhäufung kleiner innig verbundener Elemente.

---

### **Bos taurus.**

Ueber das Verhalten des einschichtigen Epithels des Eierstockes wurde am Kalbe abermals bestimmt gesehen, dass die kurzleibigen Zellkörper, deren Kern verhältnissmässig gross ist, in der darunter liegenden bindegewebigen Schicht wurzeln (Taf. XVII, Fig. 122). Ebenso erwies sich wieder deutlich die zellige Zusammensetzung dieser letzteren Schicht: die Zellkörper sind zum Theil in eine festere, streifige Substanz umgewandelt und nur die Kerne verharren im früheren Zustande. Die Zellen des Epithels bleiben durch Ausläufer in Verbindung mit den Binde-substanzzellen.

Ferner wurde auf etwaige Eikeime im Epithel geforscht und ob nicht das letztere, nach unten einwachsend, zu den „Schläuchen“ in Beziehung stehe. Aber es kam nichts vor die Augen, was eine solche Meinung stützen könnte. Stellen, welche vorspiegeln wollten, dass das Epithel in die Tiefe dringe, erwiesen sich bei genauerer Prüfung als Rinnen oder Einfaltungen der Oberfläche.

Die Rindenschicht des Eierstockes zeigt sich dicht von kleinen Eifollikeln durchsetzt, und was man nach der Tiefe zu bezüglich der

Form der „Schläuche“ zu Gesicht bekommt, spricht dafür, dass die Eifollikel der Rindenschicht durch Abschnürung von den Schläuchen entstanden sind. Die Eierstocksschläuche können so gekrümmt und zusammengeschoben sein, dass der Klumpen etwa an das Bild eines durchschnittenen Knäuels von Schweissdrüsen erinnert. Auch lassen sich an den Schläuchen da und dort kurze Nebensprossen bemerken. Die jungen Eifollikel können linear, wie in Reihen stehen, oder in Haufenform zusammengeschoben.

Ausser den „Schläuchen“, welche dicht erfüllt sind mit Kernen und zugehörigem Plasma und daher besser die Bezeichnung von eingeschiedeten zellig-walzigen Massen verdienen, trifft man auf wirkliche Canäle, erinnernd an jene der Urnieren und gleich diesen mit einem deutlichen Lumen versehen. Manche Autoren wollen gesehen haben, dass die Zellstränge und die urnierenähnlichen Schläuche in einander übergehen, wozu ich bekennen muss, dass trotz aller aufgewendeten Mühe ein solcher Zusammenhang von mir nicht gefunden werden konnte.

Die jüngsten Eifollikel der Rindenzone sind ohne Membrana granulosa: die Begrenzung wird gebildet von denselben Zellen des Bindegewebes, welche nach der freien Fläche hin zu Epithelzellen werden. Erst allmählich stellen sich die Elemente der Membrana granulosa zwischen Follikelwand und Dotter ein. Es sei erwähnt, dass man auf Schnitten Follikel erhalten kann, welche anscheinend ohne Urei sind, nur erfüllt mit gleichgrossen Zellen. Solche „Follikel“ halte ich für Partien der Zellstränge, welche durch den Schnitt abgetrennt waren; ihr zelliger Inhalt ist wie in letzteren überhaupt gleich den frühesten Eikeimen und darf daher nicht den Elementen der Granulosa an die Seite gesetzt werden.

Die Gestalt der Granulosazellen ist nach den Gegenden des Follikels vielen Verschiedenheiten unterworfen, bald rundlich-eckig oder in Fortsätze ausgewachsen, welche abwärts ziehen, dann auch wieder in cylindrische Formen verlängert. Die sonstige Beschaffenheit wechselt ebenfalls vom Hellen ins Dunkle. Da, wo die cylindrischen Zellen die Lichtung des Follikels begrenzen, ist wie beim Schwein eine scharfe, leicht kerbige Linie unterscheidbar, gleich einer dünnen Cuticularschicht (Taf. XVII, Fig. 121).

Auch der Liquor folliculi enthält zellige Elemente, welche sich in ein Netzwerk umwandeln können, wobei dessen Entstehung so vor sich zu gehen scheint, dass das Hyaloplasma der Zellen in Vacuolen sich

ansammelt, während das Spongioplasma unter Verdichtung und Homogenwerden mit dem der Nachbarzellen zusammenfliesst. Es mögen zum Theil ähnliche Umwandlungen sein, wie man sie an den die Lymphräume der Batrachier durchspannenden Zellen kennt. Ist Vorstehendes richtig, so würde man von einer dritten Art Netz- und Balkenwerk im Liquor folliculi sprechen können.

Im Dotter, welcher einen deutlichen Hohlraum um das Keimbläschen frei lässt, begegnet man da und dort Ballen in grösserer oder geringerer Anzahl, welche nach ihrem Aussehen den intravitellinen Kernen der übrigen Thiere an die Seite gestellt werden dürfen. Schon in sehr jungen Eiern lassen sich mehrere solcher Körper in der Nähe des Keimbläschens unterscheiden <sup>1)</sup>.

Glatte Muskeln durchsetzen den Eierstock und sind unschwer zu sehen.

---

### *Myoxus nitela.*

Der Eierstock eines Gartenschläfers, welcher mir Ende September in die Hände gerieth, bot einiges recht Bemerkenswerthe dar.

Auch bei diesem Thier war die Oberfläche des Eierstockes um die angegebene Zeit von keinem eigentlichen Epithel überzogen, sondern nur ein Endothel war vorhanden, das heisst, die Bindesubstanzzellen, welche von innen her zu Tage treten, sind flach und erheben sich nicht über die Streifenzüge.

Zahlreiche junge Eier durchdringen die Rindenschicht, und die „Schläuche“ der Eikeime verlieren sich da und dort bis hart an die Grenze der Rinde. Die das Ei einschließenden oder Follikelzellen haben im isolirten Zustande ganz den Character von Matrix- oder Cuticularzellen, das heisst, bestehen aus dem hüllenlosen Zellkörper und der homogenen abgeschiedenen Grenzlage (Taf. XVII, Fig. 120).

In den Eifollikeln, auch den grössten, ist, wenigstens um die angegebene Jahreszeit, kein Liquor vorhanden, sondern der Raum zwischen Ei und Follikelwand ist gleichmässig mit Zellen erfüllt, und viele der-

---

1) In einer mir nicht zugänglichen Schrift von SCHÄFER (Ovarian ovum, in: Proceedings of the Royal Society, 1880) sollen ebenfalls mehrere Kerne im Dotter des Kaninchens beschrieben werden; vielleicht gehört hieher auch der „Dotterkern“, dessen BALBIANI aus dem menschlichen Ei gedenkt.



selben sind mit feinen Fettpunktchen wie bestäubt. Unmittelbar um das Ei haben die Zellen einen etwas andern Character als sonst im Follikel und bilden eine Art von „Strahlenkranz“. An der einzelnen Zelle unterscheidet man, von innen nach aussen gehend, den Nucleolus, umgeben von einer Lichtung, dann die Substanz des Kerns, hierauf wieder eine Lichtung und dann den hüllenlosen Zellkörper, welcher wie in feinste Fäserchen sich auffranzen kann.

Im Keimbläschen des Eies liegt ein einziger vacuolärer Keimfleck in einer deutlichen Höhlung, von welcher weg helle Strassen in die Substanz des Keimbläschens ziehen. Um dies Verhalten zu erkennen, sind Reagentien und starke Vergrößerung nothwendig (Taf. XVII, Fig. 118).

Im Dotter mancher Eier sieht man kernartige Ballen, deren Herkunft ich wie früher in das Keimbläschen verlegen möchte. Und in Beziehung hierzu wäre ich abermals geneigt eine anscheinende Verdichtungsschicht der Membran des Keimbläschens zu bringen. Dieselbe, nur an einzelnen Eiern zugegen, ist schwieriger wahrzunehmen als in manchen der oben genannten Fälle, geht auch nicht rings um das Keimbläschen, sondern bedeckt bloss einen Theil von dessen Membran. Soweit man mit unsern Linsensystemen die Natur dieser Schicht ins Auge nehmen kann, besteht sie aus Körnchen und Krümelchen.

Der helle Dotter zerlegt sich deutlich in Spongioplasma und darin eingeschlossenes Hyaloplasma. Das Bild ist so, dass man auch sagen könnte, der Dotter stelle eine homogene Masse vor, welche dicht löcherig durchstochen sei. Das Spongioplasma kann am Rande wie zu einer besonderen Grenzschicht des Dotters zusammenfliessen. Unter schräger Beleuchtung ist auch eine Art concentrischer Schichtung, allerdings nur spurweise in schwachen Zügen, zu erkennen. Endlich unterscheidet man auch noch im Dotter Fettpunktchen, welche schon in ganz jungen Eiern als Häufchen auftreten und nicht bloss durch dunkles Aussehen, sondern auch sonst von den kernartigen intravitellinen Körpern wohl verschieden sind.

Die Zona pellucida, welche ich hier wie bei den andern Säugthieren vergeblich auf das etwaige Vorhandensein einer Mikropyle untersucht habe, ist nicht durch die ganze Dicke von gleicher Beschaffenheit. Ihre innere Lage ist dichter und hebt sich daher wie eine eigne Schicht ab, was vielleicht bei andern Säugern verschiedenen Autoren den Anlass gegeben hat, von einer besonderen Dotterhaut,

welche nach innen von der Zona folge, zu sprechen <sup>1)</sup>). Nach aussen ist die Zona weicher, und ihre Grenzlinie, wenn gesäubert von den etwa noch anklebenden Zellen des „Discus proligerus“, ist nicht scharfrandig, sondern verflossen höckerig. Die Porengänge, welche die Zona durchsetzen, sind sehr fein, aber vollkommen klar.

Die Zellen der „Membrana granulosa“, welche das Ei ringsum in dicker Schicht umgeben, sind wieder von sehr verschiedener Form, rundlich, eckig, in Fortsätze ausgezogen, mannigfach gebuchtet, auch tritt eine Art Netz-, richtiger Blätterwerk zwischen solchen Zellen auf, besonders in der Gegend des „Discus“. Auch hier ist mir die Entstehung des Netzwesens nicht recht klar geworden: bald hat es den Anschein, als ob durch Plattwerden der Zellen und Hervorwachsen von Ausläufern das Balkenwerk zu Stande kommt, während man andererseits auch wieder den Eindruck erhalten kann, als ob eine Substanz zwischen den Zellen sich verdichtet und erhärtet habe.

Die Zona pellucida in ihrem ersten Auftreten an jüngeren Eiern nimmt sich wie ein schmaler cuticularer Saum aus, der bei starker Vergrösserung aufmerksam betrachtet, gleich mancher andern dicken Zellhaut nicht gleichmässig homogen ist, sondern fein durchbrochen. Bei richtiger Einstellung ist die Linie der Membran daher fortlaufend hell und dunkel. Das Hell entspricht den Durchgängen, das Dunkel bezieht sich auf die undurchbrochene Substanz.

Um die Jahreszeit, in welche die Untersuchung fiel, waren zahlreiche Follikel in fettiger Rückbildung begriffen und machten sich schon fürs freie Auge durch weisse Farbe bemerklich. Die Zellen der Granulosa, jetzt kleiner als früher, waren in verschiedenem Grade erfüllt mit Fettkörnchen oder grösseren Fetttröpfchen. Der Dotter war von trübem, dicht feinkörnigem Aussehen, sehr zusammengezogen und bei durchgehendem Licht von gelblicher Farbe; das Keimbläschen, wenn noch vorhanden, erschien ebenfalls klein geworden; in vielen Eiern war es überhaupt nicht mehr sichtbar. Was in besonderem Grade auffallen musste, war die Erscheinung, dass der Dotter wie zerklüftet sein konnte, in schwachen, aber unverkennbaren Linien, die entweder über das Ganze zogen oder nur an einem Pol sich zeigten. Die Theilstücke, in welche der Dotter zerlegt war, konnten sich abgelöst haben und in

---

1) Ich habe diese Vermuthung auch bezüglich der „echten Dotterhaut“ welche VAN BENEDEN nach innen von der Zona pellucida am Ei des Kaininchens beschreibt.

der von der Eihülle umschlossenen Höhlung liegen. Was diese Dinge bedeuten mögen, entzieht sich meiner Kenntniss <sup>1)</sup>.

Noch sei wieder bemerkt, dass im Gewebe des Eierstockes Züge glatter Muskeln mit leichter Mühe zu finden sind.

### *Talpa europaea.*

An einem Ende Mai untersuchten Maulwurf zeigt sich der Eierstock nach aussen nur begrenzt durch die Elemente des Bindegewebes. Die Kerne der Zellen sind von einer Höhlung umgeben und die Zellsubstanz ist in ein streifiges Wesen umgewandelt; sie ist, könnte man sagen, hier nach aussen fester geworden, während einwärts zu, gegen das Keimlager, die Substanz der Bindegewebszellen mehr den Character von ursprünglichem Plasma bewahrt und dadurch in deutlicher Weise den Matrixzellen entspricht. Wegen dieser histologischen Sonderung liesse sich auch in gewissem Sinne die äussere Lage als eine besondere Haut des Eierstockes (Albuginea) auffassen (Taf. XVII, Fig. 115).

Das Keimlager kann sich für die erste Besichtigung wie eine gleichmässige kleinzellige Masse ausnehmen, welche von Blutgefässen durchzogen ist. Allein die weitere Prüfung lehrt doch, dass man es eigentlich mit gewundenen und zusammengeschobenen zelligen Strängen oder, wenn man will, mit dicht zellig erfüllten Schläuchen zu thun habe. Je länger man das Bild durchmustert, um so mehr wird man wieder an Ballen von Drüsenschläuchen erinnert, deren Zeichnung allerdings etwas verwischt ist (Taf. XVII, Fig. 115).

Ein solcher Strang im Einzelnen wird begrenzt von Bindegewebs- oder Matrixzellen, von denen, wie auch sonst so oft, zunächst nur die länglichen Kerne ins Auge fallen.

Sehr verschieden von diesen zelligen Elementen der Wand erscheinen in Lichtbrechung und übrigen Eigenschaften die Inhalts-

---

1) Sollte nicht ein ähnlicher Vorgang es gewesen sein, dessen ich vor Jahren an den Eiern von *Synapta* gedachte? (in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1852, p. 516.) Es mag auch bezüglich der Rückbildung der Eier an die Mittheilungen A. SCHNEIDER's (in: Zool. Anz. 1880) über das Ei der Hirudineen, sowie A. v. BRUNN's (in: Göttinger Gel. Anz. 1880) über das Säugethierei hier erinnert sein. Beide Autoren haben viel Merkwürdiges zu berichten, ohne dass man einstweilen etwas damit anzufangen wüsste.

zellen der Schläuche. Die Kerne sind rundlich, und das dazu gehörige Plasma ist nur stellenweise schwach abgegrenzt, fließt vielmehr meist in eine ununterbrochene Masse zusammen. Indem einzelne Zellen an Umfang zunehmen, dabei deren rund bleibender Kern sich mehr aufhellt und ein Nucleolus sich abzeichnet, schnürt sich der Theil vom Schlauche ab und wird zur Anlage des Eifollikels.

Der junge Eifollikel besteht demnach aus dem Urei und den einschheidenden Matrixzellen. Die letzteren im isolirten Zustande haben das Aussehen ganz wie jene Zellen, welche eine Ganglienkugel umkapseln. Ihr Zellkörper ist platt, feinkörnig und entwickelt eine homogene Grenzschrift oder Cuticula (Taf. XVII, Fig. 111). Mit der Entstehungsweise der Follikelanlagen durch Abschnürung hängt es wohl zusammen, dass die eingescheideten Ureier zu Nestern und Strängen gruppirt liegen. Zwischen die Follikel hin ziehen sich dieselben Binde- substanz- oder Matrixzellen, welche das Urei umhüllen, ebenso Blutgefäße.

Eine Membrana granulosa ist in den jüngsten Eiern auch nicht vorhanden, sondern erscheint erst später, und was das Herkommen ihrer Elemente betrifft, so spricht das meiste, was sich in dieser Richtung beobachten lässt, dafür, dass sie von den Matrixzellen der Follikelwand abstammen.

Die Zellen der Granulosa zeigen verschiedene Gestalt: sie sind bald rundlich, bald würfelig, auch cylindrisch, dann wieder eckig und in Fortsätze ausgezogen. Um ihren Kern geht eine Lichtung. Die Zellen können in dicker Lage das Ei umhüllen, wie ich es schon vor vielen Jahren veranschaulicht habe<sup>1)</sup>.

Dazumal habe ich auch das Ei für sich dargestellt<sup>2)</sup> und vermag jetzt einige weitergehende Angaben über den feineren Bau desselben vorzulegen.

1. Am Dotter lässt sich ausser den feinen Lücken, welche durch die Bälkchen des Spongioplasmas erzeugt werden, noch ein System grösserer, von Hyaloplasma erfüllter Hohlgänge nachweisen, vergleichbar den oben aus dem Dotter des *Triton* beschriebenen. Sie stellen sich hier am Ei des Maulwurfes zunächst dar als lichte, in bestimmter Vertheilung stehende Flecken des Dotters, und bei genauer wechselnder Einstellung auf die verschiedenen Ebenen des von allem Druck frei

1) LEYDIG, Histologie 1857, p. 507, Fig. 247, (aus dem Eierstocke des Maulwurfes).

2) a. a. O. S. 521, Fig. 250.

gehaltenen Eies lässt sich die Fortsetzung des Fleckes als gleichgearteter Gang mehr oder weniger weit verfolgen<sup>1)</sup>).

2. Die Zona pellucida ist nach aussen nicht glatt, sondern etwas rauh, gleichsam höckerig-ruppig, was zum Theil dadurch zu Stande kommt, dass die Porengänge der Eihülle nach aussen etwas grubig erweitert sind, was, von der Fläche gesehen, eine scharfe Punktirung hervorruft. Bei hoher Vergrösserung stellen sich ausserdem diese Oeffnungen nicht von ganz rundem, sondern von eckigem Umriss dar.

3. Vergleicht man die Feinheit der Ausläufer, welche von den Zellen des Discus proligerus gegen die Oeffnungen der Porengänge dringen, so ist für möglich zu halten, dass durch einzelne dieser Fädchen die Eizelle und die Zellen der Granulosa sich in Verbindung setzen, obschon bei der übergrossen Zartheit der in Betracht kommenden Bildungen es im Augenblick kaum möglich ist, diesen Zusammenhang bestimmter zu sehen.

4. Die innerste Lage der Zona erscheint, wie es auch bei *Myoxus* erwähnt wurde, dichter und kann den Anblick einer besonderen Haut gewähren.

---

### *Felis catus.*

Am neugeborenen Kätzchen habe ich den Eierstock mit eingehender Rücksicht auf mehrere der obschwebenden Fragen untersucht.

Der Durchschnitt des ganzen Organs zeigt eine Sonderung in der Art, dass man passend von Rinde und blutreichem Mark sprechen kann. Ein tiefer Hilus umgreift das herantretende Mesoarium.

Das „Epithel“ des Eierstockes anbelangend, so muss ich auch hier auf dem oben eingenommenen Standpunkt beharren. Dem ersten Blick nach glaubt man zwar ein wirkliches, aus niedrigen, würfeligen Zellen bestehendes Epithel vor sich zu haben. Allein die sorgsame Prüfung kommt zu dem Ergebniss, dass ein Endothel vorliege: es

---

1) Wenn ich die nicht schematisch, sondern sehr naturgetreu gehaltene Abbildung betrachte, welche in HENLE's „Allgemeiner Anatomie“ von der geschickten Hand FRANZ WAGNER's herrührt, so könnte man fast vermuthen, dass in dem leicht fleckigen Wesen des Dotters bereits etwas von den oben gemeinten Hohlgängen unbewusst vom Zeichner versinnlicht wird. Allein es liegt doch wahrscheinlich die Annahme näher, dass bei dem Riss, welcher durch die Zona geht, Quellungserscheinungen durch eingedrungene Flüssigkeit die Flecken verursachten.

handelt sich nämlich wieder um Binde substanz- oder Matrixzellen, welche, nach aussen vortretend und zusammenschliessend, einen einschichtigen zelligen Ueberzug herstellen. Hier am neugeborenen Thier ist dieser zellige Beleg noch fester mit der Unterlage verbunden, erscheint daher deutlich als Theil des Bindegewebes selber, und in weiterer Ausbildung wird die Grenzschrift zur Albuginea des Eierstockes. Dieselben Zellen sind es ferner, welche die Eikeime scheidenartig umgeben, aber von lange her bestimmt verschieden sind von den Eikeimen oder Ureiern (Taf. XVI, Fig. 109).

Das Keimlager besteht aus länglichen, gebogenen Massen von kleinen Zellen, umfasst von Bindegewebe. Die Zellen des Keimlagers könnte man im Hinblick auf Späteres kleine helle Keimbläschen nennen, umgeben von schmaler Plasmazone. Und wieder fliesst auch wohl die letztere so zusammen, dass man ebenso gut von einer einheitlichen Protoplasmasubstanz reden könnte, in welcher Kerne eingebettet seien. Die Plasmazone um den einzelnen Kern ist stellenweise so schmal, dass, wer nicht genau zusieht, meinen könnte, der Kern oder das spätere Keimbläschen sei das zuerst Vorhandene. Deshalb mag ausdrücklich bemerkt werden, das in keinem solchen Fall, wenn mit Achtsamkeit geprüft, ein freier Kern als erste Bildung besteht.

Ueberblickt man die ungeheure Menge der Zellen des Keimlagers und erwägt, dass in jeder dieser Zellen die Möglichkeit liegt, zu Ureiern sich fortzubilden, so darf man behaupten, dass die Zahl der Eikeime auch bei Säugern nicht geringer ist als bei niederen Wirbelthieren.

Der Eifollikel legt sich an durch Abschnürung von den Zügen des Keimlagers und besteht aus dem Urei und den einscheidenden Binde substanzzellen, deren Zahl zuerst nicht über drei und vier hinausgeht. Die Kerne sind es wieder, welche sich von diesen Matrix- oder Binde substanzzellen zunächst bemerklich machen. — Eine Membrana granulosa oder Follikelepithel ist noch nicht zugegen (Taf. XVI, Fig. 110). — Im Keimbläschen erkennt man schon jetzt nach Reagentien ein deutliches Schwamm- oder Netzwerk.

Man erhält Schnitte, welche, flüchtig besehen, uns vorspiegeln können, als ob in der Endothellage, welche die Eierstocksoberfläche überzieht (Epithel der Autoren), die Eikeime frei lägen als Theil dieses „Epithels“. Aber es ist dieser Anschein eine Täuschung: in Wirklichkeit gehören die Eikeime immer dem Keimlager an, dessen schlauchartige Züge die Grenze der Eierstocksoberfläche berühren, oder vielmehr, wie ich zu sehen glaube, nur durch die Behandlungsweise so weit vorgequollen sind. Jedenfalls lassen sich — man vergleiche

Figur 109 auf Taf. XVI — die den Gipfel des Keimlagers umhüllenden Binde-substanzzellen mit Sicherheit unterscheiden.

Manche Schnitte geben ein Bild, als ob Einsenkungen von der Oberfläche des Eierstockes her entstanden wären, wobei es nicht immer zu entscheiden ist, ob man natürliche Rinnen vor sich hat oder nur solche, welche durch Härtung des Eierstockes künstlich hervorgerufen wurden. Gegen die Oberfläche dieser Spalten können Enden des Keimlagers ebenfalls vorspringen und zu dem Glauben verleiten, als sähe man Eikeime, welche im Epithel liegen. Aber schon das Wechselnde im Auftreten der Erscheinung weist darauf hin, dass etwas Zufälliges bei einem solchen Vordringen im Spiele ist: auf lange Strecken hin bekommt man weder in den Einsenkungen, noch auf der übrigen Oberfläche etwas von Eikeimen, welche dem „Epithel“ angehören, zu Gesicht. Ich habe nichts wahrnehmen können, was die Auffassung, die Stränge des Keimlagers nähmen von solchen Einsenkungen her den Ursprung, bekräftigen könnte.

Freilich bin ich auch ausser Stand, das Herkommen der Keimstränge mit Sicherheit aufzudecken. Den Gedanken, dass ein Zusammenhang zwischen den Strängen des Keimlagers und den im Marke des Eierstockes befindlichen Resten des WOLFF'schen Körpers bestehen möge, habe ich zwar immer in Erwägung gezogen, aber es gelang nicht, thatsächliche Beweise für eine solche Annahme vor die Augen zu bekommen.

Ueber die Abkunft der Elemente der Membrana granulosa konnte so viel ermittelt werden, dass dieselben nicht gleichzeitig mit dem Ei sich abschnüren, sondern ein späteres Hinzukommniss sind. Es giebt auch hier eine Zeit, in der das Ei einzig und allein von den Matrixzellen umscheidet ist.

---

Die auf elegante Präparation gestützte Arbeit von MAC LEOD <sup>1)</sup> ist in mehr als einem Punkte belehrend und interessant. Ob er bezüglich der Darstellung der gröberer Verhältnisse darin Recht hat, dass er die Sonderung des Eierstockes bei *Talpa europaea* und *Vesperugo pipistrellus* in zwei Portionen für eine Art Hermaphroditismus ansieht, die eine Partie sei Eierstock, die andere Hode, welche keine Geschlechtsproducte hervorbringt, kann ich nicht beurtheilen. — Beim Maulwurf sei nichts von einer Albuginea vorhanden, beim Wiesel hingegen sehr entwickelt, das Epithel des Eierstockes werde aus cubischen Zellen gebildet, von denen eine da

---

1) MAC LEOD, L'ovaire des mammifères, in: Archives de Biologie, 1880.



und dort etwas grösser sei als die andere. Eine Grenze zwischen dem Ovariepithel und dem Endothel der Serosa bestehe nicht; es gehe das eine in das andere über. — Die Masse der Keimstränge wird für *Talpa* als „cordons médullaires“ beschrieben. Aus den Figuren geht hervor, dass die Keimstränge oder das Keimlager sich auch äusserlich scharf von der Lage der Ureier abheben kann. — Die „cellules interstitielles“ sind mir Binde-substanzzellen; die Zellen der „cordons médullaires“ seien SCHRÖN'S Stromazellen, in denen das Ei die erste Entwicklung beginne, sie seien da in „abondance extrême“. — Die Wand des Follikels zeichnet unser Autor deutlich aus Zellen zusammengesetzt. Die „theca folliculi“ des Wiesels wird beschrieben als sehr dick, gebildet von „cellules plasmatiques“ und durchzogen von Gefässe tragenden Bindegewebsbalken. Ich möchte danach schliessen, dass die Zellenlage sehr verdickt sei und von festeren Zügen durchsetzt. — Unter den „cordons médullaires“ scheinen noch Reste des WOLFF'schen Körpers begriffen zu sein, wie dies aus dem Durchschnitt hervorgeht, welcher das Ovar des Kalbes versinnlicht. — Dass die Angabe über Vorkommen glatter Muskeln im Eierstock mit einem Fragezeichen begleitet erscheint, darf als überflüssig bezeichnet werden.

Die Zahl der Follikel in beiden Ovarien schätzte z. B. GROHE beim Menschen auf nicht höher als etwa viertausend, während WALDEYER die Gesamtmenge der Follikel auf dreimalhunderttausend veranschlägt. Bedenkt man aber, dass alle die kleinen Zellen der Keimstränge in der Anlage Eikeime sind, so mag die angegebene Ziffer der Wirklichkeit noch nachstehen.

---

## Zweiter Abschnitt.

### Vergleichende Rückblicke.

#### I. Herkommen der Eizellen.

Bei den seiner Zeit über die einheimischen Eidechsen gepflogenen Studien <sup>1)</sup> legte ich mir auch die Frage vor, von wo die Keimstätte der Eier stammen möge. Ist dieselbe vielleicht vom WOLFF'schen Körper abzuleiten und als eine umgewandelte Partie dieses Organs anzusehen oder nimmt sie den Ursprung auf andere Weise?

Bekanntlich sucht HIS darzuthun, dass der Eierstock ein unmittelbarer Abkömmling der Urniere sei: das Epithel der Drüse liefere

---

1) LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872.

die Eier und Follikelzellen. Auch mir kam es bei Eidechsen anfänglich vor, als ob die Keimstätte ihren Ausgangspunkt von einem Canalstück des WOLFF'schen Körpers nähme, und ich gab im Näheren an, wie sich die Umwandlung zu machen schien<sup>1)</sup>. Indessen musste im Gefolge fortgesetzter Untersuchungen diese Annahme aufgegeben werden: es zeigte sich nach und nach deutlicher, dass das Keimlager in seinem Anfang ein gleichmässig zelliger Körper sei, der sich durch allmähliche Sonderung in Keimzellen und Bindegewebe zerlegt.

Ganz auf den gleichen Ausgangspunkt führen trotz sonstiger Verschiedenheiten, wie sie im Typus der Thiergruppen liegen, die Untersuchungen zurück, welche im Obigen über die Herkunft der Eizellen an Anneliden, Arthropoden, Amphibien und Säugern vorgelegt wurden. Das erst Sichtbare sind indifferente Zellen, deren Plasma von hellem, homogenem Aussehen ist und entweder eine gewisse Abgrenzung ringsherum zeigt oder auch zu einer wie gemeinsamen, eine grössere Anzahl von Kernen umschliessenden Masse zusammengeflossen sein kann.

Das Protoplasma der Keimlager ist in seiner ursprünglichsten Beschaffenheit für uns ein heller, homogener Stoff, der vom gewöhnlich Flüssigen nur durch dichteres Wesen sich unterscheidet. Dass wir aber in dem „Homogenen“ schon eine Sonderung in Gerüstwerk und eingeschlossene Substanz — Spongioplasma und Hyaloplasma — voraussetzen dürfen, habe ich bei andern Gelegenheiten wahrscheinlich gemacht<sup>2)</sup>.

BALFOUR wollte das „kernhaltige Plasma“ weit wegrücken von den „Keimzellen“ und danach zwei Arten der Keimkörper unterscheiden, eine Trennung, die man unmöglich anerkennen kann: soweit meine Erfahrung reicht, ist Beides immer eine und dieselbe Bildung. Es kommt auf Zustände im Leben dieser Theile an und auch wohl auf die Methode der Untersuchung, ob sich die zum Kern gehörige Zone plasmatischer Substanz von der Umgebung abgrenzt oder mit letzterer verschmilzt.

Die indifferente Zellenmasse, welche zum Eierstock sich fortentwickelt, zeigt sich bei Wirbelthieren und höhern Würmern als wulst- oder strangartig verdickter Theil der ursprünglichen zelligen Auskleidung des Leibesraumes. Selbst in den Fällen, in welchen später

1) a. a. O. p. 131.

2) LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1883, p. 160. — Zelle und Gewebe, 1885, p. 206.

dieses Verhalten nicht mehr ohne Weiteres zu Tage liegt, kann die genauere histologische Prüfung diese Beziehung zum Leibraum noch aufzeigen. So ist z. B. der Hohlraum der „Blase“, welcher bei den Egelu die Keimstränge umschliesst, offenbar ein Rest der Leibeshöhle.

Manche Morphologen stellen den Unterschied auf, dass bei den einen Thieren (Vertebraten, Anneliden) die Keimzellen zu soliden Massen gruppirt seien: in andern Thieren hingegen (Arthropoden, Nematoden) sollen sie als „Epithel“ im Innern von Schläuchen angesehen werden. Hierzu darf bemerkt werden, dass behufs Durchführung einer derartigen Trennung doch einem nebensächlichen Umstand zu viel Gewicht beigelegt wird. Denn auch bei einem Insect z. B. hat man nur solide Keimstränge und Keimlager vor sich und erst durch künstliche Entleerung, wobei die Umhüllung zurückgeblieben ist, haben wir das Bild eines Schlauches mit Inhalt vor uns. Es kann sonach ganz willkürlich werden, ob man von Zellsträngen, die von einer Haut umhüllt seien, sprechen will oder von Schläuchen, angefüllt mit Zellenelementen. Erst die ableitenden Wege können den Character von wirklichen Röhren mit Epithel und Lichtung besitzen.

Im Hinblick auf die Frage, ob Verwandtschaftslinien zwischen Anneliden, Arthropoden und Wirbelthieren bestehen, darf hervorgehoben werden, dass z. B. die Keimstränge der Hirudineen sowie der Endfaden sammt Endkammer am Eierstock der Insecten, sowohl als Ganzes genommen oder in die Elemente zerlegt, mit den Keimsträngen oder Schläuchen im Eierstock der Säugethiere sehr übereinstimmen. Denken wir uns die Keimstränge des Eierstockes der Säugethiere ausgeschält aus dem Stroma, so herrscht in Form und Bau fast Gleichheit mit den von vorne herein freiliegenden Keimsträngen eines Egelu.

Eben deshalb kann ich nicht der Ansicht von BALFOUR zustimmen, wenn er sagt: „PFLÜGER's egg tubes . . . have no such importance as has been attributed to them.“ Vielmehr geht meine Meinung dahin, dass erst durch PFLÜGER's Entdeckung das Verständniss des Eierstockes der Säugethiere eröffnet wurde; und wir werden dadurch in den Stand gesetzt, die Verbindungsbrücken nach verschiedenen Seiten hin zu schlagen.

---

Die nächste Sonderung anbelangend, welche sich an der indifferenten zum Eierstock werdenden Zellenmasse vollzieht, habe ich in der Arbeit über unsere Eidechsen in einer Weise hingestellt, die ich noch im

Augenblick, trotz der dort gegebenen allgemeinen Fassung, für zutreffend halten muss. Das Ergebniss meiner damaligen Wahrnehmungen war, dass die zellige Uranlage des Eierstockes oder die Keimstätte durch einwachsendes Bindegewebe in die Follikel zerlegt werde. Auch für die Hodenanlage wiederhole sich das Gleiche, indem auch hier der ursprünglich gleichmässige zellige Körper durch Auftreten von Bindegewebe sich in die Samencanäle zertheile.

Ueberblicke ich die Einzelheiten, welche mir jetzt durch genauere Zergliederung verschiedener Thiergruppen zu Gebote stehen, so weisen sie alle darauf hin, dass das Stadium der indifferenten Keimanlage übergeht in dasjenige der Sonderung von Keim- und Matrixzellen <sup>1)</sup> sowie cuticularer Abscheidungen. Die durch Wachstum zum Urei sich entwickelnde Keimzelle wird hierbei von Matrixzellen eingekapselt und erscheint auf diese Art von der gemeinsamen Keimstätte gewissermaassen abgelöst. Bereits bei meinen früheren Untersuchungen des Eierstockes der Insecten habe ich die Matrixzellen unterschieden und Subcuticularschicht genannt.

Es scheint übrigens, als ob nicht immer und überall bei Arthropoden die Matrixzellen sich von den Keimzellen in dem Grade sondern, dass man sie als solche erkennt. KORSCHOLT z. B. bestreitet ihr Vorhandensein bei diesem und jenem Insect, und ich habe auch in manchem der obigen Fälle darauf verzichten müssen, zweierlei Elemente in den Keimlagern bestimmt zu unterscheiden.

Nimmt man bildliche Darstellungen zur Hand, welche Andre über den Eierstock von Würmern (Chätopoden) geben, so mag sich hier das Gleiche wiederholen. So sind an der Zeichnung, welche TAUBER <sup>2)</sup> über das Ovar von *Stylaria proboscidea* liefert, nur Keimzellen und Eier zu sehen. Nach NASSE <sup>3)</sup> „scheint der Eierstock (der Tubificiden) eine äussere Hülle zu besitzen“, und am Eierstock von *Nais elinguis*,

---

1) Die Bezeichnung „Matrixzellen“ habe ich gewählt im Anschluss an meine Darlegungen über das Verhältniss der Zelle zu Cuticularbildungen und Binde substanz.

2) P. TAUBER, Om Naidernes Bygning og Kjønnsforhold etc., in: Naturhist. Tidsskrift, 1873. — Wenn die ältere Zeichnung, welche PAGENSTECHER vom Eierstock der *Tomopteris* veröffentlicht hat (in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1858), ganz richtig ist, so darf man schliessen, dass auch hier eine Follikelhaut fehlt.

3) DIETRICH NASSE, Anatomie der Tubificiden, 1882.

wie denselben TIMM<sup>1)</sup> veranschaulicht, tritt eine scharfe Begrenzungslinie sammt Zellenbeleg — also Matrix mit Cuticula — hervor, allerdings nur eine Strecke weit. Ein ähnlicher Wechsel begegnet uns auch auf den Tafeln, welche die Schriften EISEN's<sup>2)</sup> über Oligochaeten begleiten: meist erscheint hier der Eierstock ohne Follikelhaut, es sprossen die Eizellen frei hervor und nur selten (bei *Neoenchytraeus*) macht sich eine umschliessende Cuticularbildung bemerkbar. An der plastisch schönen Abbildung SELENKA's<sup>3)</sup> über den Eierstock der *Aphrodite aculeata* ist zwar an dem eigentlichen Keimlager nichts von Matrixzellen und Cuticulargrenze zu gewahren; indessen da Beides so deutlich in den knospenden Follikeln sich abhebt, so werden wohl ihre Anfänge auch schon am Eierstock zu suchen sein. Bei *Lumbricus* erscheinen die Eier bei NEULAND<sup>4)</sup> in ein streifiges, mit Kernen versehenes Stroma eingebettet, was auf Zunahme der Matrixlagen sammt Cuticularschichten oder wucherndes Bindegewebe zurückgeführt werden darf.

Mit Interesse betrachtet man auch die Zeichnung, welche z. B. HALLER<sup>5)</sup> über den Eierstock eines Weichthieres entworfen hat. Man sieht dort, wie von einer indifferenten Zellenmasse sich einzelne der Zellen in Eier umwandeln und, indem sie sich nach aussen „aufbuchten“, in ein Säckchen gelangen, welches von den Zellen der Nachbarschaft gebildet wird. Nach meiner Deutung wäre dies wieder eine Sonderung der indifferenten Zellenmasse in Eier und Matrixzellen. Bezüglich der letzteren ist nun wichtig zu sehen, dass sie sich in den reiferen Eiern nicht bloß abplatteten, sondern weit auseinander zu stehen kommen, welches Verhalten man alsdann auch zur Erklärung des Mangels solcher Kerne in der Follikelwand gewisser Arachniden zu Hülfe nehmen könnte. Man darf sich denken, dass hier völlige Rückbildung der besagten Matrixlage eingetreten ist. HALLER zeichnet weder, noch spricht er von einer Cuticularschicht, welche von den Follikelzellen abgesondert wäre; sollte sie wirklich ganz fehlen?

1) R. TIMM, Ueber *Phreoryctes Menkeanus*, in: Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg, 1883.

2) GUSTAF EISEN, On the Oligochaeta, in: Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, 1879. — Derselbe, On the anatomy of *Ocnodrilus*, in: Royal Society of Upsala, 1878.

3) E. SELENKA, Das Gefässsystem von *Aphrodite aculeata*, in: Nederl. Archiv f. Zoologie, Bd. II.

4) C. NEULAND, Zur Kenntniss der Histologie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes. Inauguralabhandlung, 1886.

5) BÉLA HALLER, Organisation der Chitonen der Adria, Wien 1882.

Die innere ursprüngliche Gleichheit der Matrixzellen und Keimzellen kündigt sich auch dadurch an, dass in Fällen, wo die ersteren zu mangeln scheinen, doch eine homogene Grenzhaut oder Cuticula des Keimwulstes oder Keimstranges aufzutreten vermag. Es bleibt nichts übrig, als in diesem Falle anzunehmen, dass die Herstellung der Cuticula von der Oberfläche der nächstgelegenen Keimzellen erfolgt ist. Regel bleibt aber doch, dass die homogene Follikelhaut von den Matrixzellen abstammt und in gleichem Maasse ein sich entwickelndes Bindegewebiges Stroma. Und letzteres wird bekanntlich unter allen Thierformen am massigsten bei Säugern, deren Eierstöcke dadurch zu derben Körpern von rundlichem oder länglichem Umriss sich gestalten, während sonst in der Reihe der Wirbelthiere der Eierstock in stärkerem oder geringerem Maasse ein traubiges Aussehen bewahrt<sup>1)</sup>.

Nach HOFFMANN bildet sich in der Eierstocksanlage der Amphibien ein Raum aus, der bei Urodelen einfach bleibt, während er bei Anuren in Kammern sich theilt. Es ist mir wahrscheinlich, dass die im Bindegewebe auftretenden Lymphräume, welche ich früher aus der Eierstocksanlage der Reptilien beschrieb und gegenwärtig auch in anuren Batrachiern finde, auf das Gleiche hinauslaufen.

Die Elemente der Keimanlage als unmittelbare Abkömmlinge der Furchungskugeln zu betrachten, wird nicht zu beanstanden sein und daher ebensowenig, dass sie von Haus aus eine Zusammensetzung aus Zellsubstanz und Kern besitzen.

Es ist zwar zu wiederholten Malen behauptet worden, dass der Kern oder das Keimbläschen das zuerst Vorhandene sei, gleichsam den Krystallisationspunkt für die weitere Anlagerung abgebe. Einen solchen Hergang nahm z. B. C. E. BÄR bezüglich des Froscheies, BISCHOFF für das Säugethiere an; A. BRANDT erklärte das Keimbläschen der Insecten für eine Zelle, die erst später vom Dotter umhüllt werde<sup>2)</sup>; auch CLAPARÈDE will bei Anneliden gesehen haben, dass das Urei zuerst ein Kern sei, welchen erst allmählich eine Zone von Dotter

---

1) Bekanntlich ist der Eierstock des Schnabelthieres von annähernd traubiger Form, und man pflegt in dieser Beziehung aus den einheimischen Thieren den Igel und das Schwein anzureihen, was aber eigentlich doch nur in recht entferntem Grade geschehen kann.

2) ALEX. BRANDT, Das Ei und seine Bildungsstätte.

umkleide<sup>1)</sup>). Wieder Andre waren der Ansicht, das Erste, was entstehe, sei der Keimfleck, dann erst bilde sich das Keimbläschen, zuletzt der Dotter, eine Auffassung, welche in früherer Zeit z. B. R. WAGNER vertreten hat. Diese starken Meinungsverschiedenheiten begreifen sich theilweise, wenn wir in Erwägung bringen, dass der zum Kern gehörige Bezirk von Zellsubstanz zuerst nur sehr wenig umfänglich ist und daher bei den geringeren Hilfsmitteln von ehemals leicht übersehen werden konnte.

Einer der wenigen Morphologen, welche in klarer und bestimmter Weise den Satz verfochten, dass die „Eizelle“ und nicht der Eikern oder das Keimbläschen das erst Sichtbare sei, ist LA VALETTE ST. GEORGE gewesen<sup>2)</sup>). Alle meine jetzigen Beobachtungen führen bestätigend darauf zurück, und es darf als feststehend angenommen werden, dass dem Urei die Geltung einer durch Wachsthum vergrösserten Zelle der Keimanlage zukommt.

---

Eine hiervon verschiedene und sich im Weiteren einstellende Frage ist die, ob die Ureier von einem „Keimepithel“ her durch Einwachsen und Abschnürung der Keimstränge und Keimhaufen zu Stande kommen, welche Lehre zuerst WALDEYER auf den Plan gebracht hat<sup>3)</sup>).

Wer meine Schrift über die einheimischen Eidechsen zur Hand nehmen mag, kann sehen, dass ich mich für die Darlegungen des genannten Beobachters, wonach die Entstehung der Eifollikel vom Oberflächenepithel des Eierstockes her erfolgen, „angezogen fühlte“ und also vom Wunsche beseelt war, sie bestätigen zu können. Allein dies gelang keineswegs: ich gewahrte nichts, was auf solche Epitheleinsenkungen hingedeutet hätte. Und jetzt, bei den gegenwärtigen Untersuchungen, war ebenfalls, wie oben mitgetheilt, der Erfolg kein besserer;

---

1) CLAPARÈDE, Annélides du Golfe de Naples. — Ich habe in einer älteren Arbeit (Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre, in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1854) im Eierstock der neugeborenen Ratte das Keimbläschen irrig für das erst Vorhandene angesehen.

2) Frh. v. LA VALETTE ST. GEORGE, Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile, in: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II.

3) WALDEYER, Eierstock und Ei, 1870.

4) LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872, p. 132.



ich bin zu der Ansicht gekommen, dass wohl KAPFF<sup>1)</sup> im Rechte war, wenn er die „Epitheleinwucherungen“ für Trugbilder und Täuschung erklärt hat, entstanden durch Furchen der Eierstocksoberfläche.

Freilich wollen LUDWIG<sup>2)</sup> und BRAUN<sup>3)</sup> nachweisen, dass bei Selachiern und Reptilien doch die Eifollikel durch Einstülpungen des Epithels entstanden, und gerade bei Selachiern werde diese Art der Bildung „in ausgeprägtester Form“ gefunden. Indessen möchte ich hierzu bemerken, dass ich die von genannten Autoren gegebenen Abbildungen wegen des schematischen Characters, den sie unverkennbar an sich tragen, nicht ganz für beweisend halten kann. Es mag zwar die scharfe Grenzlinie, welche dort zwischen „Ovarialepithel“ und dem Stroma gezeichnet ist, für geringe Vergrößerung sich ungefähr so ausnehmen, aber bei Säugethieren hängen unzweifelhaft „Epithelzellen“ und Stromazellen unmittelbar zusammen, wie ich es in Figur 109 auf Taf. XVI veranschaulicht habe.

Diesen Zusammenhang der Elemente des Epithels des Eierstockes („Pseudoepithel“) mit den inneren zelligen Theilen des Bindegewebes drücken auch die Abbildungen bei BALFOUR aus, welche wirklich naturgetreu gehalten sind. Eine der Zeichnungen bei Genanntem<sup>4)</sup> scheint dafür zu sprechen, dass ein Einwachsen des Ovarialepithels in das Stroma immerhin stattfinden möge. Ich würde aber nach meinen Erfahrungen am Eierstock der Säugethiere dieselbe so deuten, dass die von unten ins Epithel eingreifenden Linien die sich erhebenden faden- und leistenartigen Fortsätze des Bindegewebes vorstellen, von denen oben die Rede war, welche dann aber allerdings viel dichter stehen müssten, als sie in der Zeichnung erscheinen.

Das Ergebniss meiner nach dieser Richtung hin geführten Studien wäre demnach Folgendes:

Die Anlage des Eierstockes ist eine Anhäufung von Zellen gleicher Art und gleichen Ursprunges, alle an derselben Stelle entstanden und von der Bedeutung einer Verdickung des Endothels des Leibes-

1) M. KAPFF, Ueber das Ovar und dessen Beziehung zum Peritoneum, in: *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1872.

2) H. LUDWIG, Eibildung im Thierreich, 1874.

3) M. BRAUN, Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, 1877. — Auch C. K. HOFFMANN lässt, wenn ich recht verstehe, sowohl bei Knochenfischen als auch bei Amphibien das Primordialei aus Einstülpungen von Zellenschläuchen den Ursprung nehmen. (Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. in: *Zeitschrift f. wiss. Zool.* 1886.)

4) Fig. 36 in BALFOUR, On the structure and development of the vertebrate ovary, in: *Quart. Journ. of Micr. Sc.* Vol. XVIII.

raumes. Das nächst Eintretende ist die Sonderung der bis dahin indifferenten Zellen in Eikeime und Matrixzellen. Die Eikeime werden zu Ureiern, indem sie bedeutend wachsen, was insbesondere von Seiten des Kernes geschieht. Die Matrixzellen dienen zur Umkapselung.

Wenn ich die Worte BALFOUR's richtig auslege, so nimmt er an, dass von der ursprünglichen Zellenmasse der Eierstocksanlage ein dünner äusserer Theil zum „Pseudoepithel“ wird, der grössere innere Theil aber zu „Nestern“, aus denen die „Follikel“ hervorgehen, eine Auffassung, welche der meinigen sehr nahe kommen würde.

Der von M. NUSSBAUM vorgetragenen Ansicht, wonach Eikeime und einscheidende Zellen durch räumliche Verlagerung zusammentreffen, bin ich nicht im Stande mich anzuschliessen. Alles, was ich zu sehen in der Lage war, weist bestimmt darauf hin, dass an Ort und Stelle die Sonderung in die zweierlei Zellen erfolgt, ein Schluss, den auch HOFFMANN aus seinen Untersuchungen an *Rana* und *Bufo* gezogen hat.

## II. Keimbläschen.

Die Untersuchungen über den Bau des Keimbläschens, das zuerst SCHWANN dem Kern der Zelle gleichsetzte, haben zu der Ueberzeugung gebracht, dass auch hier das scheinbar Einfache und Gleichartige von zusammengesetzter Natur ist. Vor noch nicht langer Zeit hiess es in den Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte, der Eikern sei ein Bläschen, dessen Inneres eine klare, helle Flüssigkeit nebst einem festeren Kern einnehme. Die Erfahrungen der Gegenwart gestatten es, über diesen Standpunkt um ein Ziemliches hinauszugehen.

### Keimfleck e.

Man hat eine Zeit lang die morphologische Bedeutung der Keimfleck e zu gering angeschlagen, indem man sie nur als eine Verdichtung oder als eine Art Niederschlag der thierischen Substanz ansah, die in Form von Krümelchen, Bröckelchen oder Körnchen erfolgt sei. Dass die Keimfleck e indessen den lebendigen Bildungen im engeren Sinne anzureihen sind, ergibt sich schon aus der Weise ihrer Entstehung und Vermehrung.

Wie in andern Gewebszellen das Herkommen der Nucleoli auf Knotenpunkte des Kerngerüstes zurückzuführen ist<sup>1)</sup>, so gilt solches

1) LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, p. 86.

auch für die Keimflecke. Und was die Vermehrung anbelangt, so geht sie auf anscheinend doppeltem Wege vor sich: einmal lässt sich mit Sicherheit verfolgen, dass ein grösserer ursprünglicher Keimfleck durch Knospung, Abschnürung, Theilung kleinere seines Gleichen hervorbringt. Der Ablauf dieses Vorganges scheint nach den Thiergruppen mancherlei Besonderheiten darzubieten, weshalb man bald das Bild von einfacher Zerlegung vor sich hat, dann aber auch wieder Sonderungen in Stränge oder Wülste, die verästigt sind oder knäuelig zusammengeschoben oder wenigstens in Schlingen gebogen. Querlinien der Stränge deuten auf weitere Zerfällung hin; auch einzelne bereits abgelöste Keimflecke können eine solche Querzeichnung besitzen. Ich verweise auf meine Mittheilungen über das Ei von *Nephelis*, *Argulus*, *Lycosa*, *Phalangium*, *Stenobothrus*.

Liegt es im Plane der Organisation, dass die Zahl der Keimflecke sehr ansteigt, wie es z. B. bei Amphibien der Fall ist, so kommen zu jenen, welche aus dem einzigen Keimfleck des Ureies entstanden sind, gewissermaassen Nachschübe von den Knotenpunkten des Kerngerüsts. Für diese Annahme spricht dasjenige, was man z. B. im Ei von *Triton* sieht: aus der Mitte des Keimbläschens heraus heben sich die Pünktchen des feinen Reticulums ab und gehen durch Grössenzunahme unmittelbar in die Keimflecke des Randes über.

Bemerkenswerth bleibt, dass in beiden Fällen der Vermehrung die Ausgangsstelle der Keimflecke immer das Spongioplasma des Keimbläschens ist.

Und ferner verdient Beachtung, dass bereits selbständig gewordene Keimflecke wieder zu kurzen, geldrollenähnlichen Säulchen oder zu längeren Strängen sich zusammenlegen können, wozu man das über Myriopoden und Amphibien Vorgelegte vergleichen möge.

Längst schon habe ich gelegentlich der Beschreibung des Eies von diesem und jenem Thier angemerkt, dass der Keimfleck eine gewisse Zusammensetzung aus optisch verschiedenen Substanzen habe<sup>1)</sup>. — SCHRÖN beschrieb vom Ei der Säugethiere, dass wenigstens in einem gewissen Stadium der Keimfleck ein Bläschen sei, mit einem soliden Korn im Innern<sup>2)</sup>, welche Auffassung durch LA VALETTE

1) z. B. bei *Synapta*, in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1852, p. 516.

2) O. SCHRÖN, Ueber das Korn des Keimfleckes bei Säugethiern, in: MOLESCHOTT, Untersuchungen z. Naturlehre d. Menschen u. d. Thiere, Bd. IX.

ST. GEORGE bestritten wurde. Der Keimfleck bestehe aus einer mehr oder weniger feinkörnigen, halbfesten Masse, welche sich aus dem Inhalte des Keimbläschens in verschiedener Form niederschlage und in Wasser wieder löslich sei<sup>1)</sup>. Die Angaben SCHRÖN's fanden indessen Bestätigung und Erweiterung durch EIMER. In Keimflecken z. B. der Ringelnatter wurde die Bläschennatur deutlich erkannt, man unterschied Hülle, Hohlraum, inneres Korn und in diesem auch noch feine, scharf gezeichnete Körnchen, eine Sonderung, die nur in den grossen Keimflecken zugegen sei, während die kleinern allmählich ins Homogene übergingen<sup>2)</sup>.

Meine auf diese Frage gerichteten Wahrnehmungen haben gezeigt, dass es Keimflecke giebt, welche in der That die Zusammensetzung einer kleinen, hüllenlosen Zelle oder, wenn man will, den Bau einer Amöbe besitzen: ihre Substanz zerlegt sich in ein Festeres oder Maschiges und in eine darin enthaltene weichere Substanz, oder, wie ich kurz unterscheide, sie besteht, wie ein anderer Zelleib, aus Spongio- und Hyaloplasma, und es fehlt nicht ein kernartiger, aus dem Innern sich abhebender Fleck. Die Ballenform des Ganzen nimmt nach Umständen Randzacken an, die auch wohl zu längeren strahligen Fortsätzen sich ausziehen. Es erscheinen ferner Vacuolen im Innern, und zwar schon im lebenden, unbehelligten und sonst unveränderten Keimfleck.

In Uebereinstimmung mit dem, was über das innere Gefüge des Keimflecks ausgesagt werden konnte, stehen gewisse, seit längerem bekannte Lebenserscheinungen. BRANDT hat zuerst die bedeutungsvolle Wahrnehmung gemacht, dass der Keimfleck amöboide Bewegungen auszuführen im Stande sei<sup>3)</sup>. EIMER<sup>4)</sup> und Andre sowie ich selber stiessen ebenfalls auf Gestaltveränderungen, welche nur durch Annahme einer Bewegungsfähigkeit des Keimfleckes verständlich werden. Uebrigens ist die Bewegung nie eine plötzliche oder zuckende, sondern vollzieht sich langsam und allmählich und kann am einzelnen Keimfleck nur erst nach längerer Zeitdauer durch Vergleichung festgestellt werden.

---

1) Frhr. v. LA VALETTE ST. GEORGE, Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2.

2) TH. EIMER, Untersuchungen über das Ei der Reptilien, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8.

3) ALEX. BRANDT, in: Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg, 1874.

4) TH. EIMER, Ueber amöboide Bewegungen des Kernkörperchens, in: Centralbl. med. Wiss. 1875.

Wenn wir so sehen, dass es Keimflecke giebt, welche die Zusammensetzung einer kleinen, hüllenlosen Zelle oder Amöbe haben, so darf man einer älteren von NEWPORT geäußerten Ansicht keineswegs alle Berechtigung absprechen. Dieselbe lautet dahin: das Keimbläschen ist eine Mutterzelle mit einem System eingeschachtelter Tochterzellen.

Ueber die Zerlegung des einzelnen Keimfleckes in zweierlei Substanzen lässt sich auch, worauf ich ebenfalls vor Jahren hingewiesen, von Keimflecken zweierlei Art sprechen. Die einen hiervon sind von „blassem, eiweisartigem Wesen“, die andern „gleich Fetttropfen scharf berandet und beschattet“. Uebrigens ist man im Stande, auch in dieser zweiten Art von Keimflecken optisch eine Zusammensetzung aus einer doppelten Substanz zu erkennen: das Innere des Keimfleckes wird von einem matt aussehenden, das Licht schwach brechenden Stoff eingenommen, während die Rindenlage eine Materie von glänzendem, das Licht stark brechendem Character ist; man könnte auch deshalb morphologisch von Innenkörper und Schale sprechen.

Ferner liess sich bei Myriopoden am lebenden Keimfleck sehen, dass in der Rinde oder Schale eine natürliche Oeffnung zugegen sein könne, durch welche die Innensubstanz hervortrat<sup>1)</sup>; und die dunkelrandige, Schichtungslinien zeigende Wand erschien rein durchbrochen von Lücken, angefüllt mit derselben blassen Substanz, welche das centrale Innere einnahm. Die Innensubstanz kann auch das Aussehen des Körnigen haben, was bei genauem Betrachten durch dichteste Vacuolenbildung bewirkt erscheint.

Ich will hier nicht unterlassen zu bemerken, dass mich das Aussehen derartiger Keimflecke im lebenden Zustande immer lebhaft an die Nervensubstanz der Arthropoden erinnert. Die helle, blasse Materie entspricht dem optischen Wesen nach der hyalinen Substanz der Nerven und die dunkelrandige, den Rand erzeugende Materie der Marksicht. Der Durchschnitt, dort des Nerven und hier des kugligen

1) Es mag hier das Ei des Ringelwurmes *Spirographis* der Nachprüfung empfohlen werden, da CLAPARÈDE (Annélides du Golfe de Naples, Taf. 30, Fig. 2) es so zeichnet, als ob sich dessen Keimfleck mit weiter Mündung öffne. — Nach Form und Zusammensetzung merkwürdig ist auch der Keimfleck im Ei unsrer Muscheln. Da ich für diesmal denselben nicht von Neuem vorgenommen habe, so sei wenigstens an die Darstellungen FLEMMING'S erinnert, aus denen hervorgeht, dass es sich auch hier um weiter gehende Sonderungen handelt. (Entwicklungsgeschichte der Najaden, in: Sitzber. Wiener Akad. 1875.)

Keimfleckes, hat in Aussehen und Lichtbrechung unverkennbare Verwandtschaft zu einander. Wer nun von meinen, anderwärts gegebenen Mittheilungen über das Nervengewebe <sup>1)</sup> Kenntniss genommen hat, und ebenso die Bedeutung der Keimflecke für weit zurückliegende Entwicklungszustände würdigt, wird eigenthümlich berührt, wenn er einem von OKEN und andern Naturphilosophen ausgesprochenen Gedanken begegnet, welcher besagt: „der Urstoff der thierischen Masse ist Nervenmasse, aus der sich die Punkte, Kugeln, Hohlbläschen bilden.“

Es liegen verschiedene, höhere und niedrigere Thiere betreffende Mittheilungen vor, denen zufolge im Keimbläschen jede Keimfleckbildung fehlt, wie ich denn z. B. selber und O. SCHMIDT in *Amphicora* und *Scopula* den Keimfleck vermisste <sup>2)</sup>. Allein es ist wahrscheinlich, dass in solchen Fällen die Keimflecke nur unsichtbar geworden sind, in welcher Beziehung an das erinnert sein mag, was ich oben über das Verschwinden des Keimfleckes bei *Phalangium* berichtet habe. Es kann ja auch in der lebenden Zelle das Spongioplasma sich unserm Auge völlig entziehen, gleichsam untergetaucht sein, ohne aber in Wirklichkeit zu fehlen.

Neben den Keimflecken habe ich bei *Argulus* eigenthümliche fadige oder spindelförmige Körper beobachtet, deren ich deshalb an dieser Stelle noch einmal gedenken darf, weil jüngst O. SCHULTZE <sup>3)</sup> nadelförmige, mehr oder weniger geschlängelte Körper beschreibt, welche er zur Winterszeit im Keimbläschen von Fröschen beobachtet hat. Ohne im Augenblick vergleichende Untersuchungen anstellen zu können, möchte ich doch vermuthen, dass die Körper mit den von mir bei *Argulus* gesehenen Gebilden von einerlei Art sein werden. Uebrigens hat es mir seiner Zeit geschienen, als ob die fadigen Elemente bei *Argulus* und die Knäueifäden im Keimbläschen von *Stenobothrus* Dinge seien, welche sich entsprechen.

### Spongioplasma.

In vielen Fällen, mitunter schon im frischen Zustande, häufiger unter Einwirkung von Reagentien, giebt sich ein Schwammwesen

1) LEYDIG, Zelle und Gewebe, 1885.

2) In: Archiv f. Anat. u. Phys. 1854, S. 313.

3) OSCAR SCHULTZE, Reifung und Befruchtung des Amphibieneies, in: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

oder Spongioplasma im Innern des Keimbläschens zu erkennen: bald von äusserst feiner und dichter Art, bald auch von gröberem Zügen. Es kann dasselbe ferner, wie ich es bezüglich der Kernkörper anderer grosser Gewebszellen dargestellt habe<sup>1)</sup>, um den einzelnen Keimfleck eine besondere, ihn aufnehmende Höhlung abgrenzen. Vielleicht liegt in diesem Verhalten auch der Grund zu der von Andern ausgehenden Ansicht, der Keimfleck sei eine Vacuole, in welcher ein festeres Gebilde sich befinde.

Der Beziehung der Knotenpunkte des Schwammnetzes zum Ursprung der Keimflecke wurde schon gedacht. Auch die gegliederten, geradlinigen oder geknickten, häufig gewundenen oder auch verästigten Fäden und Stränge, wie sie im Keimbläschen von Arthropoden und selbst bei Amphibien gesehen werden, sind Umbildungen des Spongioplasma; ihre Theilstücke besitzen den Werth kleiner Keimflecke und können, wie es z. B. an *Stenobothrus* dargethan wurde, in losgelöstem Zustande genau wieder den Character von Amöben an sich tragen.

---

#### Membran.

Für gewöhnlich wird der Membran des Keimbläschens eine einfache oder rein homogene Beschaffenheit zugeschrieben. Doch bezeichnet schon hin und wieder ein Beobachter die Membran als „porös“, z. B. OELLACHER in Hinblick auf das Keimbläschen der Fische. Nach meiner Erfahrung hängt das poröse Aussehen mit Zuständen im Leben des Eikerns zusammen. Bei *Triton* z. B. kann, wie ich es in Figur 92 wiedergegeben habe, zu gewisser Zeit deutlich die verhältnissmässig dicke Membran eine auf Porengänge zu deutende Strichelung besitzen. In einem andern Zeitabschnitt aber zeigt sich die Membran sehr dünn, unter der Form einer einfachen Linie, an welcher selbst bei stärkster Vergrösserung das Porenwesen nicht mehr in die Sinne fallen will; ja es scheint aus mehreren von mir gemachten Wahrnehmungen hervorzugehen, dass die zarte Beschaffenheit in eine wirkliche Auflösung der Membran des Keimbläschens übergehen könne.

---

#### Mantelschicht.

Von nicht geringer Bedeutung, wie mir dünkt, obschon bisher noch wenig gewürdigt, ist das Dasein einer besonderen Substanzlage

---

1) a. a. O. Taf. VII, Fig. 73 (Ganglienkegel von *Limax cinereus*).



an der Aussenfläche des Keimbläschens, für welche ich die Bezeichnung *Mantelschicht* gebrauche und nicht „*Verdickungsschicht*“, weil sie eine von der Membran des Keimbläschens wirklich verschiedene Schicht vorstellt. Es gedenkt derselben vielleicht zuerst EIMER vom Ei der Natter<sup>1)</sup>.

An den Eiern niederer und höherer Thiere (Würmer, Arthropoden, Wirbelthiere), von welchen ich gedachte Bildung zur Sprache brachte, war diese Aussenschicht nur zeitweilig vorhanden und in Dicke, Ausdehnung und Structur mancherlei Verschiedenheiten unterworfen. Bald umzieht die Mantelschicht das Keimbläschen vollständig, ein andermal theilweise; bald ist sie von ziemlich gleichmässigem Durchmesser, bald stellenweise verdickt und dadurch höckrig geworden. Mit den mir zu Gebote stehenden Hilfsmitteln kann ich bezüglich der Structur so viel sehen, dass ihre Substanz aus Körnchen und Krümeln gebildet ist, die in ihrem Wesen an die Natur der Keimflecke erinnern; zweitens kann eine radiäre Streifung zugegen sein, die auf eine bestimmte Gruppierung der Körnchen hinweist und einen Bezug zu den Porencanälen der Membran des Keimbläschens zu haben scheint.

Nach allem, was zu erkennen war, entsteht die Mantelschicht durch Austreten von Theilen des Keimbläschens und zwar der Keimflecke. Hierbei zeigen sich Erscheinungen, welche annehmen lassen, dass die Keimflecke erst in kleinere Stücke auseinandergehen, die nach dem Durchgang sich wieder zu grössern Körpern vereinigen. Um das letztere — Zerlegung in Theilstücke und Wiedervereinigung zu grössern Körpern — begreiflicher zu finden, darf man sich daran erinnern, dass gar oftmals ein einzelner, selbst kleinerer Keimfleck

---

1) TH. EIMER, Untersuchungen über die Eier der Reptilien, in: *Archiv f. mikr. Anat.* Bd. 8. Vergleicht man Angaben und Zeichnungen dieser Abhandlung genauer, so erhält man den Eindruck, dass der Verfasser den Hohlraum um das Keimbläschen mit der Mantelschicht zusammenwirft. Er setzt nämlich die „unverhältnissmässig dicke, höchst eigenthümliche Hülle, welche aus feinen Körnchen zusammengebacken scheint und sich durch schöne radiäre Streifung auszeichnet“, ein andermal gleich „einer einfachen, feinen Haut um das Keimbläschen“ in älteren Eiern. Die Abbildungen, z. B. Fig. 1, Fig. 8, lassen aber kaum einen Zweifel darüber, dass damit die Begrenzung des um das Keimbläschen ziehenden Hohlraumes gemeint sei.

Indem ich in der Literatur weitere Umschau halte, kommt mir auch die Vermuthung, dass CLAPARÈDE in dem Werk: *Annélides du Golfe de Naples*, Pl. 10, Fig. 4n, die Mantelschicht als körnig-zackige Zone ebenfalls gezeichnet, aber nicht weiter beachtet hat.

bei sehr starker Vergrößerung immer wieder als etwas Zusammengesetztes sich ausweist oder die Natur einer Gruppe von Portionen hat.

### Höhlung um das Keimbläschen.

Zu den wesentlichen Verhältnissen im Bau der Eier gehört es und ist daher ein Character allgemeinerer Art, dass eine höhlenartige Abgrenzung oder Lichtung um das Keimbläschen zieht, welche mit hellem, sehr weichem, dem Flüssigen sich näherndem Plasma erfüllt ist.

Der Raum wird abgesteckt oder begrenzt von dem Spongioplasma des Dotters, und die Weite, in der sie sich zeigt, hängt von Umständen und den Methoden der Untersuchung ab. Von einer geräumigen Höhlung bis zu einer das Keimbläschen eng umschliessenden Lichtung sind alle Mittelstufen vorhanden und schon im frischen Ei wahrnehmbar. In diese Zone ragt die Mantelschicht des Keimbläschens hinein und in ihr liegen die Theile oder Klumpen, welche sich von letzterer Schicht abgelöst haben.

Von dem Raum gehen Ausbuchtungen oder Hohlgänge in die Substanz des Dotters hinein, verschieden in Zahl, Weite, Verlauf und Ausdehnung; sie können sich bis zum äusseren Umfang des Eikörpers erstrecken; auch lassen sich in diesen, ebenfalls mit hellem Plasma erfüllten Gängen zeitweilig Körper antreffen, von denen ich dafür halte, dass sie aus dem Innern des Keimbläschens stammen.

Besagten Raum um das Keimbläschen erblicke ich auch in Mittheilungen VAN BAMBEKE'S über das Ei von *Leuciscus* und *Lota*: es fände sich dort ein membranöser Beutel, der das Keimbläschen umhüllt („poche, qui enferme la vésicule germinative“) und jedenfalls kein reines Kunstproduct sei<sup>1)</sup>. Sollte nicht auch die canalartige Verlängerung des Raumes in den Dotter hinein, welche der belgische Forscher zeichnet, mit den von mir erwähnten Hohlgängen zusammenreffen?

Die erste Beobachtung aber, welche mir über den Hohlraum um das Keimbläschen bekannt geworden ist, hat PFLÜGER gemacht<sup>2)</sup>. Derselbe spricht bezüglich des Eies der Säugethiere von einem blassen, ringförmigen Hof, der scharf umgrenzt das Keimbläschen umgebe, und

1) CH. VAN BAMBEKE, Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf, 1883.

2) E. PFLÜGER, Ueber den Eierstock der Säugethiere und des Menschen, 1863.

sagt ferner im Hinblick hierauf wörtlich: „man könnte dies auch so auffassen, es bestände im Ei um das Keimbläschen eine Höhle, welche durch radiär verlaufende, sich allmählich verjüngende Canäle mit der Zona pellucida zu communiciren scheint.“

Bereits anderwärts<sup>1)</sup> habe ich die Latebra des Dotters mit der Höhlung um den Eikern verglichen und thue dies auch jetzt bezüglich des von der Latebra sich erhebenden „Dotterstieles“, den ich für homolog einem von der Höhlung ausgehenden ursprünglichen Canal oder Gang halte, wovon nacher noch einmal die Rede sein wird.

### Gestaltveränderung.

Das für gewöhnlich eine rein kugelige Form darbietende Keimbläschen kann die Gestalt eines mit Einbuchtungen oder Lappenbildungen versehenen Körpers annehmen und man darf dafür halten, dass diese Veränderung mit Lebensvorgängen im Zusammenhang stehen wird. Denn man bekommt die Bilder nicht bloss an Eiern zu Gesicht, welche durch Reagentien gegangen sind, sondern auch an solchen, welche sich im lebenden, unbehelligten Zustande befinden.

Unentschieden bleibt es hierbei, ob die Buchten und Lappen von der Bewegung des Keimbläschens selber oder nicht vielmehr von Zusammenziehungen des ganzen Eikörpers abhängen, mithin mehr auf passive Weise zu Stande kommen. Für selbständige Bewegung des Keimbläschens würde es vielleicht sprechen, wenn, wie manche Beobachter wollen, der Formenwechsel sich in „lebhafter“ Weise vollzieht.

### Lage.

Je jünger das Ei ist, um so geringer erscheint die Menge der den Eikern gleichmässig umhüllenden Zellsubstanz, und es liegt dadurch der letztere wie im Mittelpunkte des Eies.

Später bei Zunahme des Dotters rückt das Keimbläschen seitwärts und hat sich schliesslich dem Rande des Dotters genähert. Mag nun diese Wanderung aus dem Centrum zur Peripherie vom Keimbläschen selbst ausgehen oder durch Zusammenziehung des Dotters in bestimmter Richtung erfolgen, jedenfalls ist die Erscheinung im Ei niederer und höherer Thiere allgemeiner beobachtet worden, und es

1) LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1883, p. 63.

muss dieser Ortsveränderung die Bedeutung eines gesetzlichen Vorganges zugeschrieben werden.

### III. Dotter.

#### Spongioplasma und Hyaloplasma.

In der morphologischen Zusammensetzung des Dotters unterscheidet man seit langem eine homogene, mehr flüssige Grundsubstanz und Körnchen, welche darin enthalten sind. An jungen Eierstockseiern des Frosches vermochte ich zuerst die Kenntniss dahin zu erweitern, dass ich in der bis dahin für „homogen“ geltenden Grundsubstanz eine Structur nachwies, bestehend aus einem System von Streifen, welche sich radiär durch das ganze Ei erstrecken<sup>1)</sup>. Ohne von meiner Mittheilung zu wissen, sah hernach FLEMMING am jungen Ei eines Seeigels eine radiäre Strichelung, traf aber, wie er später bemerkt, ein Zeichen solcher strahligen Streifung in Eierstockseiern verschiedener Reife bei Amphibien keineswegs an; eher spreche sich nach Reagentien eine halbwegs concentrisch angeordnete Structur aus. EIMER und F. SARASIN haben aus dem Ei von Reptilien, SCHÄFER vom Vogelei, BALFOUR vom mittelreifen und reifen Ei der Selachier ein netz- oder schwammförmiges Gerüstwerk beschrieben.

Nicht unerwähnt soll bleiben, dass wohl auch schon PFLÜGER im Ei der Säugethiere nicht bloss das Spongioplasma im Allgemeinen vor Augen hatte, sondern auch dessen radiäre Züge sah. Man darf dies nämlich aus der dem Dotter zugetheilten „strahligen Beschaffenheit“ vermuthen, sowie aus Angaben über „eine Art Maschennetz im Protoplasma.“ Freilich scheint der Autor im Glauben zu sein, als ob das letztere durch Einwirkung von Säuren, also erst nachträglich und künstlich durch Gerinnung entstanden sei. Auch BROCK in viel späterer Zeit hat sich noch gegen ein „präformirtes Protoplasma“ ausgesprochen, indem er das Netzwerk im Ei für coagulirte Flüssigkeit erklärt hat<sup>2)</sup>.

Wie früher, so auch gelegentlich der gegenwärtigen Untersuchungen habe ich das Schwammwerk oder Spongioplasma aus den Eiern verschiedener Thiere oftmals vor mir gehabt und zwar nicht

1) LEYDIG, Hautdecke und Schale der Gastropoden, in: Archiv für Naturgesch. 1876.

2) BROCK, Zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische, in: Morphol. Jahrb. 1878.

selten in sehr deutlicher Weise. Die Anordnung betreffend, so kann alles, was ich vor einigen Jahren über den spongiösen Bau des Protoplasmas überhaupt auszusagen in der Lage war, aufrecht erhalten werden. Gleichzeitig mit mir hat auch RAUBER<sup>1)</sup> bildliche Darstellungen des Eierstockseies einiger Wirbelthiere gegeben, welche mit meinen Befunden übereinstimmen; hingegen vermag ich bezüglich der Eiformen, welche ich unter den Augen hatte, nicht entfernt SCHNEIDER beizupflichten, welcher die „Strahlensysteme“ nicht sowohl Anordnungen in der Zellsubstanz sein lässt, als vielmehr Ausstrahlungen von der Substanz des Kerns.

Die Zeichnung der *Zona radiata* des Dotters leite ich ebenfalls von dem Spongioplasma und dessen Bälkchen ab. Wenn ich<sup>2)</sup> seiner Zeit am Ei der Eidechse eine weiche Haut beschrieben habe, die vom Epithel des Follikels abgeschieden und bei einiger Dicke von feinen Streifen radiär durchsetzt werde, so finde ich es jetzt richtiger, diese Haut, welche ich der *Zona pellucida* des Eies der Säugethiere verglich, für die streifige Randschicht des Dotters zu nehmen und nicht für eine besondere Hülle. Hierbei drängt sich aber immerhin die Betrachtung auf, dass eine „*Zona pellucida*“ mit ihren Porengängen und eine „streifige Randschicht“ des Dotters sich in ihrem Wesen sehr nahe stehen, insbesondere auch bezüglich der Entwicklung der *Zona*. Wegen dieser Verwandtschaft kann es gleichgültig werden, ob man die Schicht nach dieser oder jener Seite hin benennt. Noch sei bemerkt, dass SARASIN<sup>3)</sup>, der gleichfalls die *Zona radiata* am Ei der Eidechse studirt hat, die radiären Streifen auf kleine geronnene Strömchen zurückführen möchte, während ich selbst nach Voranstehendem die strahlige Zeichnung von dem Spongioplasma und dessen Bälkchen herleite.

Auf alle Fälle verdient wiederholt zu werden, dass das Spongioplasma in seiner radiären Anordnung keineswegs immer und unter jeglichen Umständen zur Erscheinung kommt, sondern nicht selten völlig zu fehlen scheint<sup>4)</sup>. Man darf daher auch fragen, ob nicht jene

---

1) RAUBER, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle, in: Archiv f. mikr. Anat. 1883.

2) LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872, p. 132, Taf. XI, Fig. 133<sup>2</sup>.

3) C. F. SARASIN, Reifung und Furchung des Reptilieneies. Inaugural-Dissertation, 1883.

4) Auch in Gewebszellen kann das Spongioplasma völlig unsichtbar geworden sein. Meinen früheren Erfahrungen mag beispielsweise an-

dünnere, äussere, hyaline Schicht, wie sie als „Exoplasma“ von einer inneren, dickeren, grobkörnigen Schicht oder „Endoplasma“ am Dotter dieses und jenes Thieres von manchen Beobachtern unterschieden wurde, für gleichwerthig zu halten sei einer Zona radiata ohne sichtbare strahlige Strichelung.

### Hohlgänge.

Schon in der Natur des Schwammwesens liegt es, dass zahlreiche feine Interstitien, von Hyaloplasma erfüllt, im Dotter zugegen sein müssen. Dazu können aber noch geräumigere Hohlgänge kommen.

Vor einigen Jahren, als ich daran erinnerte, dass nach REMAK im Ei des Frosches, welches in der Furchung begriffen ist, „graue radiale Streifen“ sich erkennen lassen, hatte ich es weiteren Nachforschungen zu überlassen, wie sich diese Beobachtungen zu dem, was ich über ein strahliges Bälkchenwesen des Dotters gewahr geworden war, stellen werden und ebenso auch zu der strahligen Anordnung, welche REICHERT im Dotter von Knochenfischen (Hecht und Kaulbarsch) nachgewiesen hatte und die nach HIS auf „Gerinnungsbildern des Dotters“ beruhen sollte. Doch glaubte ich <sup>1)</sup> schon damals annehmen zu dürfen, dass es sich im Grossen und Ganzen um ein Gefüge von gemeinsamem Character handeln möge.

Bei Fortsetzung der Studien über das Ei ergab sich, dass strahlige Streifenzüge gröberen Characters und dadurch hervorgerufene Zwischengänge von weiterem Durchmesser ebenfalls zugegen sein können. Meine Erfahrungen, was Wirbelthiere anbetrifft, beziehen sich auf das Ei des Maulwurfs, des Stichelings und des Wassersalamanders. Hier liessen sich strahlige Gänge mit Seitenzweigen verfolgen, welche von hellem, homogenem Hyaloplasma eingenommen sind, und ich möchte vermuthen, dass die Zeichnung RAUBER's über das Eierstocksei der Feldmaus mit seinem ungefähr radiären, Vacuolen einschliessenden Balkenwerk Bezug zu dem von mir gemeinten System strahliger Hohlgänge hat. An dem meinerseits untersuchten Thiere lässt sich ferner

---

gereiht sein, dass in Blutkörperchen eines *Triton*, im October untersucht, das Innennetz der Kerne sehr deutlich war, die Zellsubstanz — das Thier war mit einer Lösung von Kali bichr. behandelt worden — eine homogene, glänzende, gelbliche Masse darstellte, ohne eine Spur des Schwammwesens zu zeigen.

1) LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1883, p. 9.

die Ueberzeugung gewinnen, dass die Gänge, wie oben schon berührt wurde, mit dem das gleiche helle Plasma einschliessenden Hohlraum um das Keimbläschen, man kann sagen, ausgehen oder auf ihm hinführen.

Dass auch bei Wirbellosen, wenn schon vereinzelt und nicht immer in strahliger Anordnung, solche Hohlgänge zum Bau des Dotters gehören, geht aus den von mir gegebenen Einzelheiten über das Ei von Würmern und Arthropoden hervor. Und es steht wohl ausser Zweifel, dass der von BALBIANI im Ei von *Geophilus* erkannte und dargestellte Canal oder Trichter ebenfalls hier einzureihen ist.

Von vorne herein ist es wahrscheinlich, dass die beiden Arten von Hohlgängen, die feinen und die gröbern, unter sich zusammenhängen werden, welches Verhalten sich denn auch unmittelbar beobachten lässt. Beim genauen Durchmustern der Grenzlinien gewahren wir nämlich, dass das Spongioplasma, indem es durch Verdichtung die weiten Gänge abgrenzt, doch noch von Lücken so durchbrochen ist, um einen Zusammenhang mit den feinen Maschenräumen zu ermöglichen.

Wenn wir erwägen, welch grossem Wechsel das Bild dieser strahligen Lücken oder Gänge sich unterworfen zeigt, so dass es auch wohl völlig unsichtbar geworden ist, so darf geschlossen werden, dass es nur unter gewissen Bedingungen des Eilebens auftaucht und wieder verschwindet, sonach Contractionszustände im Spiele sein mögen.

---

VAN BAMBEKE<sup>1)</sup> beschrieb bei *Pelobates* kleine Grübchen der Oberfläche des Dotters, welche die Mündungen feinsten Canäle mit terminalen Erweiterungen seien und wahrscheinlich den Weg bezeichnen der in den Dotter eindringenden Samenkörperchen. In einer späteren Abhandlung ist derselbe Forscher<sup>2)</sup> noch näher auf diesen Bau eingegangen. Unsere Gedanken dürfen sich wohl dahin lenken, dass die von VAN BAMBEKE angezeigten Bildungen und die Hohlgänge, von welchen vorhin die Rede war, nahestende, um nicht zu sagen, die gleichen Dinge sein werden.

Und es sei auch an eine ältere Angabe NEWPORT'S erinnert, wonach bei

---

1) CH. VAN BAMBEKE, Recherches sur la développement du Pélobate brun, 1868.

2) CH. VAN BAMBEKE, Sur les trous vitellins que présentent les oeufs fécondés des Amphibiens, 1870.



Batrachiern an der dunkelfarbigen Oberfläche des Eies eine kleine Oeffnung bemerkt werde oder die Mündung eines Canals, welcher durch den Dotter zum Keimbläschen führt.

---

### Spindelfäden.

Es mag auch an dieser Stelle wieder hervorgehoben werden, dass die „Spindelfäden“ im Dotter mit dem Spongioplasma zusammenhängen und zu den Umbildungen desselben gehören. Meine vor fünf Jahren<sup>1)</sup> ausgesprochene Vermuthung, dass dem so sein möge, habe ich bald darauf<sup>2)</sup> am Ei von *Ascaris megalcephala* als zutreffend nachweisen können, und SEDGWICK ist in der Lage gewesen, meine Angaben am Ei von *Peripatus* zu bestätigen<sup>3)</sup>.

Ich erwähne dies auch deshalb, weil in bildlichen Darstellungen Anderer, selbst aus jüngster Zeit, die Spindel- und Sternfiguren so gehalten werden, als ob sie mit dem Spongioplasma des Dotters in keiner Verbindung ständen.

---

### Dotterkugeln.

In der Frage, ob die Körnchen und grösseren Kugeln des Dotters sämmtlich im Innern des Eies selber entstehen, oder ob nicht wenigstens ein Theil derselben auf Material zurückgeführt werden darf, welches von aussen eingedrungen ist, gelangte ich zu keinem sicheren Abschluss. Bei den untersuchten Wirbelthieren kam mir nichts vor die Augen, was auf ein Eindringen von Körperchen von der Umgebung her hingewiesen hätte. Selbst bei Arthropoden, den Insecten z. B., wo noch am ehesten vermuthet werden könnte, dass die Zunahme des Dotters auf theilweiser Bethätigung der Umhüllungs- und Nachbarzellen beruhen möge, konnte eine hierfür ausschlaggebende Thatsache

---

1) LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1883, p. 144.

2) LEYDIG, Zelle und Gewebe, 1885, p. 9.

3) ADAM SEDGWICK, Development of the cape species of *Peripatus*, in: Quart. Journal Microsc. Sc. 1886. — Man vergleiche auch die eben erschienene Arbeit von THEODOR BOVERI: Zellenstudien, Jena 1887, eine Schrift, in welcher sich durchweg eine ungemeine Schärfe der Beobachtung sowohl wie des Urtheils kundgibt.

nicht festgestellt werden. Jedenfalls bleibt darüber kein Zweifel, dass die Dotterkugeln der Hauptmasse nach Erzeugnisse des Eies selber sind, und es ist nach allem höchst wahrscheinlich, dass die Dotterkörner und Kugeln insgesamt durch Umwandlung des Spongio- und Hyaloplasmas entstehen.

Daneben hat es mir immer geschienen, als ob nicht bloss die Dottertheilchen in fett- und eiweissartige Körner, Kugeln, Tafeln und Schollen zu unterscheiden seien, sondern dass auch unter diesen mancherlei innere Verschiedenheiten obwalteten, die aber erst durch ein eigenes hierauf gerichtetes, etwas mühseliges Studium ins Klarere gebracht werden könnten. Einiges, was ich über diese Gebilde aus dem Ei des *Triton* zu berichten fand <sup>1)</sup>, möge vielleicht als kleiner Beitrag zu den eben von O. SCHULTZE <sup>2)</sup> über Dotterkugeln und Dotterplättchen veröffentlichten Mittheilungen dienen. Auch Anderes, was über die gleichen Gebilde oben sich eingestreut findet, z. B. vom Dotter der Myriopoden (*Lithobius*), kann Fingerzeige geben, dass zusammengesetztere Verhältnisse in den so einfach scheinenden Körpern zugegen sind.

### Feiner und grober Dotter.

Dadurch, dass die grossen Dotterkugeln gewisse Gegenden des Eikörpers ständig einnehmen und andere hingegen freilassen, welche alsdann nur von feinen und feinsten Körnchen eingenommen erscheinen, kommt eine Scheidung des Dotters zu Stande, welche zu den durchgreifenden Zügen im Bau des Eies gehören mag.

Das örtliche Verhalten dieser Sonderung ist derart, dass die nächste Umgebung des Keimbläschens von den grösseren Dotterkugeln unbesetzt bleibt, während peripherisch im Eikörper ihre Ansammlung geschieht. Dies lässt sich nicht bloss deutlich, wie schon HIS, HOFFMANN, VAN BAMBEKE anzeigten, bei Fischen sehen, sondern auch bei Amphibien zerlegt sich der Dotter, wie ich es vom Ei des *Triton* veranschaulichte, in einen inneren, hellen, mehr gleichmässigen und in einen äusseren, grobkörnigen, gleich einer dicken Schale um den inneren herumziehenden Theil. Dass *Salamandra* sich ebenso verhält, ersieht

1) Die Angaben stammen aus dem April 1886.

2) OSCAR SCHULTZE, Reifung und Befruchtung des Amphibieneies, in: Zeitschrift f. wiss. Zool. 1887.

man aus Angaben von VALAORITIS. Vom Ei der Reptilien (*Lacerta*) beschreibt F. SARASIN Dotterschichten, welche concentrisch den „Dotterheerd“ umkreisen, was wohl auf ein ähnliches Verhalten deutet. Im jungen Ei des Vogels hat TODD deutlich eine körnerlose Zone um das Keimbläschen gezeichnet, und vom Ei der Säugethiere wird von PFLÜGER dieser Gegensatz in der Bildung des Dotters ebenfalls schon berührt.

Nachdem das Keimbläschen aus der Mitte des Eies in die excentrische Lage gerückt ist, zieht sich von dem feinkörnigen Dotter der Mitte ein Strang derselben Substanz durch den umgebenden groben Dotter peripherisch zu dem Keimbläschen hin. Der Strang in seiner Endverbreiterung bildet die „Keimscheibe“. P. und F. SARASIN haben dies jüngst an *Ichthyophis* gezeigt<sup>1)</sup>, indem sie zugleich darauf hinwiesen, dass der „Dotterstiel“ und die „Latebra“ im Vogelei das Gleiche bedeuten.

Damit stimmt auch, was vor längerem CALBERLA am Ei von *Petromyzon* gesehen hat<sup>2)</sup>. Der Eikern erscheint dort von „körnchenfreiem, leicht flüssigem“ Protoplasma umgeben; von da geht ein ebensolches Protoplasma, wie einen Canal füllend, bis zum Eikern. Nach den Abbildungen zu schliessen, besonders jener, welche junge Eier vorstellen, darf man dafür halten, dass es wieder die Höhlung um das Keimbläschen ist, welche den nach aussen ziehenden Gang entsendet. Und so gelangen wir auch hier zu der Auffassung zurück, dass der „Dotterstiel“ in seiner Anlage mit dem obigen System von Dottergängen zusammenzureihen ist.

Es sei an diesem Orte auch der von VAN BAMBEKE<sup>3)</sup> im unbefruchteten Ei der Batrachier beschriebenen „figure claviforme“ gedacht. Ihre centrale Anschwellung entspreche dem Punkte, wo das Keimbläschen gelegen habe, und der Streifen zur Peripherie bedeute den Weg, auf welchem Theile des Keimbläschens an die Oberfläche gelangt seien.

Die eigentliche Structur der inneren Dottermasse anbelangend, so

---

1) PAUL SARASIN und FRITZ SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—1886, Band II, Heft 1, 1887.

2) CALBERLA, Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon*, in: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 30, 1877.

3) CH. VAN BAMBEKE, Recherches sur l'embryologie des Batraciens, in: Bull. Acad. Belgique, 1876.

besteht sie bei *Lacerta* nach F. SARASIN aus einem Plasmanetz und ausserordentlich feinen Granula; im Hinblick auf *Triton* konnte ich auch nur von einem äusserst zarten Spongioplasma und winzigen Körnchen sprechen. Es handelt sich, darf man sagen, um einen Zustand des Dotters, welcher in seinem Verhalten der ursprünglichen Zellsubstanz näher stehen bleibt. Ob die grösseren „Bläschen“ und Kugeln, wie sie beispielsweise bei *Ichthyophis* auch im Dotterstil und in der Latebra ausser den feinen Granula vorkommen, Fortbildungen der letzteren oder neue Hinzukommnisse sind, wird auch hier schwer zu sagen sein.

Die seit geraumer Zeit eingeführten Unterscheidungen zwischen Bildungsdotter und Nahrungsdotter (REICHERT), Haupt- und Nebendotter (HIS), Protoplasma und Deutoplasma (VAN BENEDEN) wurzeln alle in der Wahrnehmung, dass in dem wachsenden Ei zu der von Haus aus vorhandenen spongiös-granulären Substanz noch Mengen grosser Dotterkugeln getreten sind. Hierbei ist neben dem gegenseitigen Lagerungsverhältniss immer auch das noch zu beachten, dass eine scharfe Grenze zwischen der Innen- und Aussenmasse des Dotters nicht besteht, da die spongiös-granuläre Substanz sich durch den Dotter nach seiner ganzen Ausdehnung verbreitet, mithin der feine und der grobe Dotter in einander übergehen.

---

#### Kern- und zellenartige Binnenkörper.

Die Ansicht, dass ausser den Körnern und Kugeln im Dotter des Eies, noch vor Eintritt der Furchung, kern- und zellenartige Bildungen vorhanden seien, ist seit mehr als 50 Jahren ausgesprochen worden, gleich schon dazumal, als der Bau des Eies nur erst in den Grundlinien erkannt worden war.

So behauptete bereits im Jahre 1836 R. WAGNER, dass die Keimflecke nach Zerstörung des Keimbläschens in die Bildung der Keimhaut eingehen. — REICHERT sah im Jahre 1841 ausser den Dotterkugeln noch andere Körper im Ei des Frosches, die er für Kerne und Zellen hält, was er jedoch später wieder zurücknahm. — PRÉVOST und LEBERT wollten ebenfalls grosse gekernete Zellen im Eierstocksei gefunden haben, welche zerfielen, worauf die freigewordenen Kerne neue Elemente entstehen lassen sollten. — CRAMER gedenkt „eigenthümlicher Zellen“ im Dotter des Froscheies und nimmt an, dass sie aus dem Keimbläschen kommen. — ECKER erblickt zur Zeit der Reife des

Froscheies im Keimbläschen blasse, zellenartige Körperchen, welche nach dem Verschwinden des Keimbläschens durch den ganzen Dotter zerstreut werden.

Es bleibt nun freilich grosse Unsicherheit darüber bestehen, ob alle die vorgenannten Beobachter wirklich jene Elemente unterschieden hatten, welche wir jetzt bei dieser Frage ins Auge fassen; ja man möchte, in Anbetracht des Charakters von manchen der bildlichen Darstellungen über das Ei, dies mehr als einmal bezweifeln und annehmen, dass gewöhnliche Dotterkugeln im Spiele waren. Auch haben schon damals sich Stimmen erhoben, welche das Vorhandensein „zelliger“ Bildungen im Dotter entschieden in Abrede brachten: es seien nur Dotterkörperchen zugegen. BERGMANN z. B. sprach sich in dieser Weise aus.

Von Neuem hat sich die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet, als HIS nach zahlreichen Forschungen am Fischei mit Bestimmtheit erklärte, dass im Dotter Kernbildungen vorhanden seien. Es wurde diese Angabe zwar von Andern bestritten, aber trotzdem kamen immer wieder Wahrnehmungen ans Licht, die auf das Dasein von Kernen im Dotter hinwiesen. So trifft HOFFMANN „zahlreiche, freie Kerne“ im Nahrungsdotter an, deren „directen Ursprung“ er nicht darthun könne: er denkt sich dieselben als Theilungsproducte des ersten Furchungskerns. Auch jüngst hat sich OWSJANNIKOW ganz bestimmt dahin geäußert, dass im noch unreifen Fischei mit Kernen versehene Dotterkugeln zugegen seien.

Eine besondere Anregung zum Verfolgen dieser Frage erwuchs aus den Untersuchungen einiger Forscher französischer Zunge, welche im Ei wirbelloser Thiere, bei Ascidien und Myriopoden, eigenartige „corps intra-vitellins“ auffanden. FOL, ROULE und BALBIANI liessen bei der Entstehung dieser Körper das Keimbläschen sich betheiligen: die Gebilde drängen sich aus dem Keimbläschen heraus in die Lichtung um dasselbe und von da in die Dottersubstanz. Nach SABATIER haben die Körper im Dotter selbst den Ursprung.

Aus den Nachforschungen, welche ich an Eiern verschiedener Thiere über den schwierigen Gegenstand angestellt habe, hat sich ergeben, dass zweifellos kernartige Körper im Dotter des noch unreifen Eies vorhanden sind, ja selbst Elemente von zellen- oder amöbenartigem Charakter, ein Wechsel, der wohl in dem gerade vorliegenden Stadium der Sonderung den Grund haben mag.

Indem ich meine Beobachtungen überblicke und zu ordnen suche, komme ich zu der Ansicht, dass die intravitellinen Körper ihrem Her-

kommen nach von zweierlei Art sein könnten und auch von doppeltem Ursprung.

Die einen besitzen ein Aussehen, welches von dem der Keimflecke nicht zu unterscheiden ist, und ich glaube auf Grund meiner Wahrnehmungen Ursache zu haben, sie mit solchen wirklich zusammenzustellen. Man begegnet Veränderungen im Keimbläschen, die auf ein Austreten der Keimflecke deutbar sind; ferner stossen wir im Hohlraum um das Keimbläschen auf Körper, welche abermals mit Keimflecken übereinstimmen; weiterhin schliessen in ihrer Natur die Körperchen, welche die Mantelschicht des Keimbläschens bilden und nur mit einem Stielchen gegen dessen Membran sich ziehen können, den Keimflecken sich an. Ja im lebenden Ei einer Spinne konnte das Vorrücken der Ballen in den Dotter unmittelbar beobachtet werden. Es ist daher nach Allem doch wohl der Schluss kaum abzuweisen, dass die im Dotter zerstreut auftauchenden Körper von gleichem Wesen aus dem Keimbläschen hervorgegangen sein werden. Es sei an dieser Stelle auch erwähnt, dass BALFOUR in einer wichtigen Arbeit über Bau und Entwicklung des Eierstockes der Wirbelthiere im Dotter junger Eier „peculiar bodies“ zeichnet, die ähnlich seien den Körpern im Keimbläschen <sup>1)</sup>.

Bezüglich der zweiten Art der im Dotter zerstreuten Gebilde möchte ich aber annehmen, dass sie im Dotter selber entstanden sind und jenen Elementen entsprechen, welche ich an anderen Orten zu einer besonderen Gruppe morphologischer Bildungen zusammengefasst und Nebenkerne benannt habe. Es sind jene intravitellinen Körper, um welche das Spongioplasma des Dotters eine Lichtung abgrenzt, durch welche hindurch feine verbindende Randstrahlen gehen. Alles, was ich bis jetzt über den Ursprung dieser Körper zu ermitteln vermochte, deutet darauf hin, dass sie durch Wachsen und Umbildung der Knotenpunkte des Spongioplasmas entstanden sind. Dabei zeigt sich auch als Zwischenstufe ein Hervortreten kleiner dunkelrandiger Granula im Bezirk des Knotenpunktes, welche Beschaffenheit später wieder in das anscheinend mehr Homogene sich umsetzt.

Bei dieser Gelegenheit darf ich wohl an die Nebenkerne erinnern, welche ich am jungen Ei von *Ascaris megalcephala* beschrieben habe. Auch hier hat der einzelne Nebenkern eine Lichtung um sich wie der Hauptkern oder das Keimbläschen, und genau so dringen auch Rand-

---

1) BALFOUR, On the structure and development of the vertebrate ovary, in: Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 18.

strahlen hindurch zum Spongioplasma des Dotters. Schon damals konnte ich die Vermuthung nicht unterdrücken, dass Manches, was über intravitelline Körper bekannt geworden war, in gleichem Sinne zu deuten sein möchte <sup>1)</sup>).

Hier ist auch ferner zu gedenken, dass SCHÄFER im jungen Hühnerei Verdichtungen des Netzwerkes im Dotter gesehen und „pseudonuclei“ genannt hat. F. SARASIN erklärt, dass er „ähnliche knotenförmige Ansammlungen feiner, stark sich färbender Substanz“ im Ei der Eidechse gefunden habe, ohne sicher darüber sich aussprechen zu können, ob nicht „Kunstproducte vorgelegen“. Ferner habe ich die Vermuthung, dass die von HENKING <sup>2)</sup> im Ei des *Phalangium* beschriebenen „Dotterzellen“ mit den Nebenkernen zusammenzustellen seien. Und sollte nicht das Gleiche angenommen werden können bezüglich der im Dotter sich findenden zelligen Elemente, welche HEATHCOTE <sup>3)</sup> aus den Eiern von *Julus* zeichnet?

Bezüglich der Frage, was aus den intravitellinen Körpern werden möge, ist vielleicht die Annahme von vorne herein zulässig, dass die aus dem Keimbläschen stammenden Elemente ein anderes Ziel verfolgen, als jene, welche im Dotter entstanden sind.

Hinsichtlich der aus dem Keimbläschen stammenden Körper darf sich der Gedanke einstellen, dass sie im Ei der Arthropoden zu den Kernen des Blastoderms werden. Für diese Annahme spricht dasjenige, was ich oben namentlich vom Ei der Arachniden mitzutheilen hatte, und ich fühle mich hierin auch bestärkt durch die Mittheilungen, welche vor Kurzem HEIDER <sup>4)</sup> über die Anlage der Keimblätter eines Insects gegeben hat. Man darf vermuthen, dass die „amöboiden Binnenkörper“ im Bildungsdotter, welche in den späteren Stadien zu den Kernen des Blastoderms werden, eben diese Gebilde sein mögen, deren Herkunft aus dem Keimbläschen ich darzuthun versucht habe. Auch will mich bedünken, dass Beobachtungen BLOCHMANN's sich mit dem, was ich gesehen, vereinigen lassen <sup>5)</sup>).

1) LEYDIG, Zelle und Gewebe, p. 31, p. 33.

2) HENKING, Entwicklung der Phalangiden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45.

3) HEATHCOTE, The early development of *Julus*, in: Quart. Journ. Micr. Soc. 1886.

4) K. HEIDER, Ueber die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus*, in: Abhandlungen Kgl. preuss. Acad. Wiss., 1886.

5) A. BLOCHMANN, Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern, in: Morphol. Jahrb. Bd. 12.



Und die Wirbelthiere betreffend, so muss sich gegenüber der Thatsache, dass im Dotter vor Eintritt der Furchung kernartige Elemente zugegen sind, der Verdacht regen, dass bisher in dem so oftmals verfolgten Furchungsprocess doch Etwas übersehen wurde, wesshalb für den Augenblick die im Ei frühzeitig vorhandenen Kerne und die späteren durch Furchung entstandenen, unvermittelt neben einander stehen. Oder sollte nicht die „epitheliale“ Umhüllungshaut ein Erzeugniss der ersteren sein?

In unsere Frage herein spielt auch die Behauptung einiger Beobachter, dass in Eiern gewisser Thiere die Kerne der Zellen, welche die Membrana granulosa bilden, von den intravitellinen Körpern herkommen, was unten noch zur Sprache gebracht werden soll.

Mit einer Vermuthung über die Bedeutung der zweiten Art intravitelliner Körper will ich einstweilen noch zurückhalten.

---

Seitdem ich die Gewissheit habe, dass zu den Bestandtheilen des Dotters kernartige Körper gehören können, darf man auf manche frühere Angaben, welche ich und Andere über das thierische Ei gemacht haben, mit der Frage blicken, ob sie nicht Bezug zu dem hier Erörterten haben mögen.

Zu meiner Abbildung des Wintereies von *Notommata myrmeleo* z. B. hebe ich hervor, dass „klare Bläschen“ in die hellere Rindenschicht des Dotters eingebettet seien<sup>1)</sup>. — CLAPARÈDE zeichnet und beschreibt merkwürdige Verhältnisse am Ei von *Spio bombyx*, nämlich einen Kranz heller Bläschen im Dotter, die an der Dotterhaut nach aussen münden, welcher letzterer Umstand allerdings noch auf etwas Anderes zu gehen scheint<sup>2)</sup>.

Und endlich wird man sich nicht wundern dürfen, wenn ich das „Binnenepithel“ der Eier, welches CLARK bei Schildkröten, EIMER<sup>3)</sup> bei Eidechsen und Schlangen beschrieben haben, hier anziehe, trotzdem dass dessen Dasein so lebhaft bestritten worden ist. Und ebenso das

---

1) LEYDIG, Bau und systematische Stellung der Räderthiere, in: Zeitschrift f. wiss. Zool. 1854, Taf. IV, Fig. 39.

2) CLAPARÈDE, Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples, 1870, Taf. XII, Fig. 2, E, F, H.

3) EIMER, a. a. O. — CLARK's Schriften kenne ich nicht aus eigenem Gebrauch.

„Binnenepithel“, welches KLEBS<sup>1)</sup> im Ei der Fische und Batrachier noch unter der Dotterhaut liegen sah, möchte ich mit den intravitellinen Körpern in Verbindung bringen.

LUDWIG wendet dagegen freilich ein, dass dieses „Epithel“ wenigstens bei der Ringelnatter 18 Tage nach dem Gelegtsein der Eier gesehen wurde und also wohl Embryonalbildung sein könnte. Auch BRAUN spricht aus, dass er auf zahllosen Querschnitten von Reptilien-eiern nichts gefunden habe, was ein solches Binnenepithel zu rechtfertigen scheine, und daher eine Täuschung annehme. Man wird es indessen nach dem, was ich mitzuthellen hatte, begreiflich finden, wenn ich die Ueberzeugung ausspreche, dass CLARK, EIMER und KLEBS das Ei schärfer ins Auge gefasst haben, als die Gegner es thaten. Möglicherweise hat auch die Bezeichnung „Epithel“, welche für die früheren Stadien etwas zu viel sagen würde, den Widerspruch mit veranlasst.

---

Ich kann es mir nicht versagen, noch einiger Beobachtungen Anderer, die näheren oder entfernteren Bezug zu den in Rede stehenden Dingen haben, hier zu gedenken.

Nach SELENKA treten im Ei eines Seeigels<sup>2)</sup>, nachdem die Richtungskörper sich abgeschnürt haben, einige helle Körper im Dotter auf, welche bald unter einander verschmelzen und den „Eikern“ bilden. Woher die hellen Körper kommen, weiss unser Beobachter nicht zu sagen. Meine Vermuthung würde wieder auf die Binnenkörper des Dotters sich richten und auf ausgewanderte Keimflecke gehen; doch ist, wie SELENKA ausdrücklich meldet, nur ein einziger dagewesen, der sich „resorbirte“. Nach O. HERTWIG löst sich der Keimfleck nicht, sondern bleibt bestehen, wandert aus dem Keimbläschen aus und wird zum Eikern, welche Angaben eher meiner Auffassung entgegen kommen würden.

Halte ich zusammen, was bisher über die „Richtungskörper“ und die Binnenkörper des Dotters als Thatsächliches hingestellt werden konnte, so möchte ich die beiden Gebilde keineswegs in eine Reihe bringen. Anfänglich zwar hegte ich die Meinung, dass beide Arten von Körperchen zusammengehören möchten, und das Hervortreten der

---

1) KLEBS, in: Archiv f. pathol. Anat. (Mir leider auch nur aus zweiter Hand bekannt.)

2) SELENKA, Befruchtung und Theilung des Eies von *Toxopneustes variegatus*, 1877.

Richtungskörperchen sei nur der letzte Act eines Vorganges, durch welchen das Keimbläschen umgewandelt wird und eingeht.

Die Richtungskörperchen entstehen nach den Angaben von diesem und jenem Beobachter so, dass sie von der Substanz des Keimbläschens sich abschnüren. Meine über das Herkommen der Richtungskörperchen bei *Paludina* vor langer Zeit gemachten Mittheilungen mögen zwar unvollständig sein, aber sie weisen doch darauf hin, dass nicht die Substanz des Keimbläschens allein den Stoff zur Bildung der Richtungskörperchen liefert, sondern dass auch die Dottersubstanz sich hieran betheiliget. Ich hebe dort nämlich ausdrücklich hervor, dass die besagten Körperchen sich vom Dotter ablösen und ausser den sonstigen gleichen physikalischen Eigenschaften der Grundsubstanz des Dotters mit letzterer auch die violette Färbung gemein hätten<sup>1)</sup>. Danach zu urtheilen wäre ein Richtungskörperchen nicht bloss ein Theilproduct des Keimbläschens, sondern besässe auch einen Theil Dottersubstanz, wäre also selbst wieder eine kleine Zelle. Und so wird wohl O. HERTWIG im Rechte sein, wenn er das Richtungskörperchen durch Zellknospung entstanden sein lässt: es liege Zelltheilung vor mit dem Unterschied, dass die eine Zelle verschwindend klein ist im Verhältniss zur andern.

Auch EBERTH beobachtete, dass das Richtungskörperchen nicht bloss aus einem ausgestossenen Theilstücke des Keimbläschens besteht, sondern zugleich aus etwas umhüllendem Eiprotoplasma; es ist also eine kleine aus Kern und Protoplasma zusammengesetzte Zelle.

Glaubt man die Richtungskörper und die Binnenkörper — die extravitellinen und die intravitellinen Elemente — in eine Reihe bringen zu können, da wenigstens ein Theil der letzteren ebenfalls aus dem Keimbläschen den Ursprung nimmt, so will sich doch einer solchen Auffassung gar Manches nicht fügen. Es ist z. B. in keinem der von mir beobachteten Fälle ein solcher Binnenkörper durch Abschnürung von der Substanz des Keimbläschens entstanden, sondern die Erscheinungen durften zur Annahme führen, dass es die Keimflecke waren, welche aus dem Keimbläschen in den Dotter eindringen. Auch fällt, was ebenfalls sehr bemerkenswerth bleibt, das Auftreten der intravitellinen Körper schon in eine sehr frühe Zeit des Eilebens,

1) LEYDIG, *Paludina vivipara*, in: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. II (1849), p. 128.

während die extravitellinen Gebilde erst zur Zeit der Reife des Eies zum Vorschein kommen. Sonach mögen wohl beide von Anfang an Bildungen verschiedener Art sein.

---

### Sogenannter Dotterkern.

Im Ei zahlreicher Thiere, sowohl der niederen wie der höheren Gruppen, wird unter der herkömmlichen Bezeichnung „Dotterkern“ eine Bildung beschrieben, die ebenfalls noch recht räthselhafter Natur ist.

Zunächst will es mir, indem ich die fremden und eigenen Wahrnehmungen durchgehe, scheinen, als ob die Dinge, die man unter dem Namen Dotterkern zusammenzufassen pflegt, kaum von einerlei Art sind, wie z. B. ein Vergleich zwischen dem „Dotterkern“ im Ei einer Spinne und eines Batrachiers lehren kann. Hier gewährt er das Aussehen einer dichten Zusammenballung der Dotterkörner, während er dort einen durch Schichtung und weitere Sonderung sehr ausgesprochenen Character hat.

Sodann kann ich mich des Eindruckes nicht erwehren, dass in manchen Fällen der „Dotterkern“ und die „intravitellinen Kerne“ als nahe verwandt angesehen werden müssen und sich eigentlich nur durch die Grössenverhältnisse unterscheiden. Ich verweise zum Beispiel auf dasjenige, was ich über die Myriopoden vorgelegt habe, und angesichts der Beschreibung und Abbildung, welche VAN BAMBEKE<sup>1)</sup> über den Dotterkern von *Leuciscus* und *Lota* gegeben hat, möchte ich die gleiche Meinung hegen. Bei genannten Fischen ist der Dotterkern ein ovaler, körniger Körper, gebettet in einen Hohlraum („zone claire“); und er ist auch sonst sehr ähnlich manchem der intravitellinen, von mir gezeichneten Körper. VAN BAMBEKE nennt das Gebilde auch kernförmigen Körper, der ähnlich sei dem „Dotterkern“, erklärt sich aber bestimmt dagegen, dass sein Dotterkern mit den „pseudonuclei“ SCHÄFER'S zusammengehöre; sie seien etwas davon Verschiedenes. Nach der Stellung, welche ich zu der Frage einnehme, sind auch die „pseudonuclei“ für gleichbedeutend mit den intravitellinen Körpern zu halten.

REIN beobachtete im Eierstocksei des Kaninchens mehrmals einen „kernähnlichen, feinkörnigen“ Körper, den er dem „Dotterkern“ ver-

---

1) CH. VAN BAMBEKE, Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf, 1883.

gleich<sup>1)</sup>. Auch diesen „Dotterkern“ möchte ich einem intravitellinen Kern gleichsetzen und zu dieser Deutung würde auch die weitere Wahrnehmung stimmen, dass derselbe den späteren „Eikern“ vorstellt, dieser also schon da sei, ehe das Keimbläschen geschwunden ist.

Was das Herkommen des „Dotterkerns“ betrifft, so hat die Untersuchung des Eies der Myriopoden Erscheinungen kennen gelehrt, welche zur Annahme führen, dass das Gebilde aus Inhaltstheilen des Keimbläschens hervorgegangen ist. Wäre nun zweifellos, dass die Körnergruppen im Ei der Myriopoden und der Dotterkern im Ei der Spinnen wirklich eins und dasselbe sind, so könnte der Ursprung auch des Dotterkerns der Spinnen, in noch bestimmterer Weise als es oben versucht wurde, in das Keimbläschen verlegt werden. Aber es gelingt einstweilen nicht, eine solche Auffassung auf andere Thierabtheilungen auszudehnen; bezüglich des Dotterkerns der Batrachier z. B. wurde nichts gesehen, was einem derartigen Ursprung das Wort zu reden vermöchte<sup>2)</sup>.

Jedenfalls soll nicht unterlassen werden nochmals zu bemerken, dass ich auf gar kein Vorkommniss gestossen bin, welches geeignet gewesen wäre, die Annahme von BALBIANI zu unterstützen, welcher zufolge der Dotterkern der Spinnen eine von aussen eingedrungene Bildung sei, herrührend von einer der Zellen im Stiel des Eies.

Wie der Ursprung, so ist auch die Bedeutung des Dotterkerns recht zweifelhaft. Am meisten hat immer noch die Ansicht für sich, dass ein Theil der Dotterkörner von dorthier entstehen möge; ja es ist auch wohl schon der Dotterkern für den Mittelpunkt in der Bildung des Dotters erklärt worden. Vorausgesetzt, dass die von F. SARASIN im Ei der Eidechse erkannte und eingehend beschriebene Partie zum „Dotterkern“ gestellt werden darf, wäre eine neue Bekräftigung dieser Ansicht gewonnen: denn es steht nach unserm Autor das Gebilde mit der „Dotterlieferung“ in Beziehung und er heisst es geradezu „Dotterheerd“.

1) REIN, Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugethiere, in: Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 22.

2) Verschiedene Figuren in der Abhandlung VAN BAMBEKE's scheinen mir auf ein Herkommen des Dotterkerns aus dem Keimbläschen ausgelegt werden zu können, so die Figuren 5, 6, 7 und 8. Insbesondere hat Fig. 6 viel Aehnliches mit meinen Abbildungen, indem der Raum um das Keimbläschen sich in einen Weg auszieht, an dessen Ende bei Fig. 7 und 8 der Dotterkern liegt.

### Bewegungserscheinungen.

Der lebende Dotter kann unter Umständen, abgesehen von den die Furchung durchführenden Bewegungen, schon vorher lebhaft Contractionen an den Tag legen.

Vor langen Jahren von mir am Ei der Selachier beobachtet, kamen mir auch später, insbesondere am Ei der Daphniden solche Zusammenziehungen unter die Augen. Ebenso haben REMAK und ECKER am Froschei die gleichen Erscheinungen vor sich gehabt und noch öfters hat dieses Lebenszeichen des Dotters Antheil erregt, insbesondere auch am Ei der Säugethiere, wie aus den Mittheilungen von PFLÜGER und LA VALETTE ST. GEORGE hervorgeht. Noch zuletzt konnte REIN am Ei des Kaninchens das Hervortreten lappiger Fortsätze auf der ganzen Oberfläche des Dotters „durch amöboide Bewegungen deutlich constatiren“.

Da es sich wohl verlohnt, auch noch von anderen Beobachtungen Kenntniss zu nehmen, sei erwähnt, dass HIS „merkwürdige Contractionswellen“ am Dotter der Aesche und des Hechtes sah; auch die „bekannten Rotationen“ des Hechtdotters gehen nach ihm Hand in Hand mit Contractionen der gesammten Kugel. RYDER berichtet über amöboide Bewegungen des Dotters anderer Knochenfische<sup>1)</sup>. Die begleitenden Abbildungen sind insofern bedeutsam, als sie die Bewegungen strahlig von einem Pol ausgehen lassen, so dass man einen Zusammenhang mit der strahligen Anordnung im Bau des Dotters vermuthen möchte.

Bezüglich wirbelloser Thiere sei, ausser dem schon Bemerkten, z. B. noch die Beobachtung SELENKA's erwähnt, welcher am Ei des Seeigels Pseudopodien hervortreten sah, wobei das ganze Dotterplasma in Bewegung gerieth und nicht geringe Gestaltveränderungen durchmachte. — Auch an die obigen Wahrnehmungen am Ei des *Phalangium* mag hier noch einmal erinnert sein.

Dass ich die Bewegungsfähigkeit der Dottersubstanz in erster Linie in das Hyaloplasma verlege, geht aus meinen frühern Erörterungen über diese Frage hervor<sup>2)</sup>. Hier gestatte ich mir auf Erfahrungen, welche SELENKA an Eiern einer Planarie des Mittelmeeres gemacht

1) JOHN A. RYDER, Contribution to the embryography of osseous fishes, 1884.

2) LEYDIG, Zelle und Gewebe, 1885, p. 41.

hat, hinzuweisen, weil sie meine Ansicht zu bestätigen scheinen<sup>1)</sup>. Es wird nach Beobachtung des lebenden Eies ausgesprochen, dass radiäre Strömungen im Dotter existiren müssen, und die nicht mit Bewegung begabten Dotterkörner müssten durch Plasmaströmungen transportirt werden.

#### IV. Dotterhaut und Dotterschale.

In der vor mehr als zwanzig Jahren erschienenen Arbeit über den Eierstock der Insecten<sup>2)</sup> habe ich darzuthun gesucht, dass die Dotterhaut, wenn eine solche unterscheidbar ist, als erhärtende Rinde der Eizelle zu Stande kommt; das Chorion oder die Dotterschale aber habe den Ursprung nicht vom Ei selber, sondern werde rings um das Ei durch die Thätigkeit der Epithelzellen nach Art einer Cuticula aufgelagert. Diese von mir hingestellte Unterscheidung im Herkommen von Dotterhaut und Dotterschale haben später Andre, zunächst LUDWIG<sup>3)</sup>, verallgemeinert.

Mag man nun auch von der Richtigkeit dieser Unterscheidung überzeugt sein, so hält es doch oftmals schwer, sie immer streng durchzuführen, woraus sich erklärt, wie uneins die Beobachter im einzelnen gegebenen Fall sind, und der Eine von Dotterhaut spricht, wo der Andre eine Dotterschale sieht. Ein Anlass zu solch abweichender Deutung scheint mir auch darin zu liegen, dass die Dotterschale aus mehreren Schichten besteht und die innerste derselben für eine wirkliche Membrana vitellina erklärt werden kann. Ueber manche dieser Irrungen hat sich zuletzt VAN BAMBEKE umständlicher geäußert<sup>4)</sup>.

Wenn ich jetzt, durch fortgesetzte Studien mit dem Bau des Eies vertrauter geworden, die betreffenden Structurverhältnisse näher prüfe, so glaube ich meiner früheren Ausdrucksweise eine noch bestimmtere Fassung geben zu können.

---

1) SELENKA, Eigenthümliche Art der Kernmetamorphose, in: Biol. Centralbl. 1. Jahrg.

2) In: Act. Acad. Leop.-Carol. 1866.

3) HUBERT LUDWIG, Eibildung im Thierreich, 1874.

4) CH. VAN BAMBEKE, Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens, 1880. — Sollte z. B. nicht die von GASSER an *Alytes* gesehene Dotterhaut (in: Sitzber. Marburger Naturf. Ges. 1882) ebenfalls nur die innerste Schicht der Eischale gewesen sein?



Es hat sich nämlich gezeigt, dass am Ei ganz dieselben Erscheinungen obwalten, wie ich sie vor Kurzem über die Arten und das Herkommen der Zellmembranen überhaupt dargelegt habe <sup>1)</sup>. Das Bild einer Dotterhaut oder festeren Begrenzung des Eies kann entstehen dadurch, dass die Bälkchen und Knoten der Gerüstsubstanz oder des Spongioplasmas am Umfang des Dotters dichter zusammerrücken. Da sich dies als ein nur vorübergehender Zustand abspielen kann, so begreift sich, warum gute Beobachter bald eine Dotterhaut zu sehen glauben, bald ihre Anwesenheit leugnen. Denn eigentlich ist diese Dotterhaut nur eine Pseudomembran, vorgetäuscht durch zusammenschliessende Endpunkte des Spongioplasmas.

Eine echte Dottermembran kann aber, gleich einer Cuticularbildung, hergestellt werden durch eine schmale randständige Schicht des Hyaloplasmas, welche sich verdichtet. Eine derartige Dotterhaut habe ich seiner Zeit vom Ei der Insecten angezeigt, die soeben durch KORSCHOLT <sup>2)</sup> bestätigt wird. Dieselbe sei eine dünne, glashelle Haut, entstanden durch Erhärtung der Rindenschicht des Dotters.

Beim Zustandekommen des viel dickeren Chorions oder der Dotterschale handelt es sich abermals um Abscheidung einer cuticularen Substanz nach aussen, mit Porenbildung, zum Theil auch mit Entwicklung von Zellfortsätzen in die Membran hinein <sup>3)</sup>. Trichterförmige Erweiterungen an dem einen oder auch den beiden Enden des Porencanals sind seit langem durch JOH. MÜLLER und REICHERT vom Chorion der Fische bekannt geworden; bei einer andern riesigen Form dieser Porencanäle, in der Eischale von *Locusta*, habe ich das Gleiche abgebildet <sup>4)</sup>. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, dass selbst an den feinen Canälen der Zone pellucida des Eies der Säugethiere diese Erweiterungen sichtbar sind. Hierbei mag auf eine ältere An-

1) LEYDIG, Zelle und Gewebe, 1885, p. 12.

2) EUGEN KORSCHOLT, Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insecten, in: Nov. Act. Acad. Leop.-Carol. 1887.

3) Ein Berichterstatter über diese Dinge meint, dass erst im Jahre 1877 von einem Andern gezeigt worden sei, auf welche Weise „in structurlosen Membranen Canäle entstehen können“, während ich Jahrzehnte vorher hierüber Aufschlüsse gegeben habe, welche die spätere Zeit bestätigt hat.

4) LEYDIG, Histologie, p. 548, Fig. 279.

gabe von REICHERT erinnert werden, wonach flache Grübchen auf der Oberfläche der Zone vorhanden seien, welche Zellen des Discus proliferus aufnehmen. Man darf wohl dafür halten, dass diese Grübchen zu den trichterförmigen Erweiterungen der Porencanäle Bezug haben.

Wenn das Chorion, was häufig der Fall ist, aus mehreren Schichten sich zusammensetzt, so scheint deren Entstehung von zwei verschiedenen Seiten her zu erfolgen, und zwar so, dass die innerste Lage vom Eikörper selbst, die äussere von der zelligen Umgebung geliefert wird.

Es besteht z. B. die Zona pellucida des Eies der Säugethiere aus einer äusseren, weicheren Lage und einer inneren, derberen Schicht; das Ei von *Petromyzon* zeigt nach CALBERLA<sup>1)</sup> zwei entsprechend verschiedene Schichten, wovon die äussere mit Erhebungen und Zacken besetzt ist, was an die Unebenheiten der Zona pellucida der Säuger erinnert. Am Ei mancher Knochenfische — man vergleiche ausser den älteren Mittheilungen von JOH. MÜLLER und REICHERT insbesondere die Darlegungen von HIS und BROCK — unterscheidet man abermals eine innere, derbere Schicht und die äussere oder Gallertkapsel<sup>2)</sup>. Aehnliches kann bei Arthropoden wiederkehren, z. B. bei *Argulus* und manchen Insecten.

Behalten wir die Eigenschaften dieser Schichten nach den Hauptmerkmalen im Gedächtniss, so darf man wohl die innere Schicht der Zona pellucida der Säugethiere mit der Zona radiata der Knochenfische zusammenstellen, nicht minder aber auch mit der inneren Schicht des Chorions von *Argulus* und dem Chorion der obigen Myriopoden.

Seit Langem habe ich den Satz aufgestellt und zu bekräftigen mich bemüht, dass das Cuticulargewebe dem Bindegewebe anzureihen sei<sup>3)</sup>. Es kann mich daher keineswegs überraschen, wenn HIS auf Grund seiner Untersuchungen am Ei des Barsches die „Gallertkapsel“ der Bindesubstanz, näher dem Zahnbein oder dem Knorpel, vergleicht. Ich kann auch darin nur eine Bestätigung der Auffassung erblicken,

1) CALBERLA, Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon*, in: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 30, 1877.

2) REICHERT hat zuerst gezeigt (in: Archiv f. Anat. u. Phys., 1856, p. 93, Anmerkung 1), dass auch bei *Rana* die gallertartige Eihülle von feinen Röhren durchsetzt ist. Danach darf man vielleicht diese Gallertkapsel mit der Gallertkapsel der Knochenfische zusammenstellen.

3) Zuletzt in: Zelle und Gewebe, 1885, p. 65.

wozu mich die vergleichend-histologischen Studien längst geführt haben, und es sei jetzt noch auf einen Punkt hingewiesen.

Die zelligen Elemente der Bindesubstanz (Bindegewebe im engeren Sinne, Knochengewebe, Knorpel) können durch Ausläufer zusammenhängen. Dass das gleiche Verhalten auch bei Epithelien vorkommt, ist zuerst von BIZZOZERO, dann von mir und PETRONE aufgezeigt worden<sup>1)</sup>. Es unterliegt wohl nun keinem Zweifel, dass die Fortsätze des Eikörpers in die Eischale hinein, wie sie da und dort beobachtet werden, in derselben Weise als noch bestehende Verbindungsbrücken oder auch als Restgebilde von solchen anzusehen seien. In ähnlichem Sinne sprechen FLEMMING und EBERTH von „Intercellularbrücken zwischen Ei und Follikelepithel“ oder „zwischen den jungen Eiern und ihrem Mutterboden“. Uebrigens hat EIMER diesen Bau am Ei der Reptilien vor längerer Zeit schon wahrgenommen<sup>2)</sup>. Er beschreibt nicht nur feine Fortsätze der Zellen der Granulosa, welche die Dotterhaut durchdrangen, sondern meldet auch, dass dieselben mittelst zarter Ausläufer mit dem Maschennetz (meinem Spongioplasma) des Eikörpers zusammenhängen.

Auch die Beobachtungen, welche SELENKA über die Entstehung und Umbildung solcher Fortsätze gemacht hat, sind hier anzuführen<sup>3)</sup>. Der Genannte sah am lebenden Ei der Echinodermen in die weiche, helle Gallerthülle des bis dahin nackten Eies körnchenfreie Pseudopodien treten, die anfangs als spärliche, plumpe oder büschelartige Fortsätze von rasch wechselnder Gestalt sich abheben, um zuletzt die Form von zahllosen, äusserst feinen, radiär stehenden, unbeweglichen Strahlen anzunehmen.

EBERTH<sup>4)</sup> erkennt ebenfalls am noch nicht reifen Ei des Seeigels zahlreiche, oft sehr feine cilienartige Fortsätze des Eiprotoplasmas, welche in die gallertige Hülle des Eies hineinragen. Mit der fortschreitenden Reifung bilden sich die Fortsätze zurück. Bei manchen Arten bleiben ein oder mehrere solcher Fortsätze bestehen, die bis

1) LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1883, p. 79, p. 145.

2) TH. EIMER, Untersuchungen über die Eier der Reptilien, in: Archiv f. mikrok. Anat. Bd. 8.

3) SELENKA, Befruchtung und Theilung des Eies von *Toxopneustes variegatus*, 1877.

4) EBERTH, Befruchtung des thierischen Eies, in: Fortschritte d. Medicin, Nr. 14.

nahe an die Oberfläche der Gallerthülle oder bis an diese heranreichen.

Angesichts solcher Beobachtungen möchte ich schliesslich die Frage aufwerfen, ob nicht die anscheinend zelligen Elemente, welche SEHLEN und HANS VIRCHOW innerhalb der Zona pellucida bei Säugthieren antrafen, nicht sowohl Zellen als vielmehr Protoplasmaballen waren, entstanden durch Fortsätze des Eikörpers, welche im abgelösten Zustande durch lebendige Zusammenziehung sich zu kugeligen, zellenähnlichen Körpern geformt hatten.

---

Vor dreissig Jahren, als ich eine auf eigenen und fremden Erfahrungen fussende übersichtliche Darstellung der Eihüllen der Thiere gab <sup>1)</sup>, bin ich bereits zu manchen Auffassungen gekommen, die sich als richtig erwiesen haben. Einiges davon hier in Erinnerung zu bringen, möge gestattet sein.

Die Membran der Eizelle liess ich zur Dotterhaut werden. Bezüglich der Entstehung der im Eierstocksfollikel sich herumlegenden Hüllen oder Schalen wurde der Gesichtspunkt entwickelt, dass, obschon noch keine sicheren Aufschlüsse gewonnen seien, doch wahrscheinlich sei, es möchten dieselben durch Abscheidung ursprünglich weicher, eiweisartiger Lagen, wahrscheinlich von Seiten der den Eifollikel auskleidenden Zellen, nach Art der geschichteten Cuticularbildungen geliefert werden. Sodann bestätigte ich zum erstenmal am Ei des Maulwurfes die Entdeckung REMAK's über Porencanäle in der Zona pellucida. An den untersuchten Arten von *Salmo*, dann *Barbus* und *Cobitis* sah ich in der einfachen Eikapsel sehr feine und dicht stehende Porencanäle. An *Gobius fluviatilis* fand sich eine Stäbchenlage auf der Aussenfläche sehr entwickelt und deren Elemente so geordnet, dass sie mit den freien Spitzen zusammenneigten und in lauter einzelne, einer gefelderten Zeichnung entsprechende Gruppen sich sonderten.

Gegenüber der Mannigfaltigkeit in der Bildung der Eihüllen der Wirbellosen gelangte ich zu keiner durchgreifenden Eintheilung, was auch jetzt noch nicht erreichbar ist. Doch verdient es vielleicht immer noch Beachtung, dass ich die Umhüllung des Eierstockseies mit einer Eiweisslage als ein allgemeines Vorkommniss auffasste: das Eiweiss erhärte dann bald an der inneren, bald an der äusseren Grenzfläche zu einer besonderen Membran. Von der Eihülle der Insecten, welche man bis dahin aus plattgedrückten Zellen bestehen liess, die unter einander verwachsen seien, hob ich ausdrücklich hervor, dass die zellenähnlichen Zeichnungen keine wirklichen Zellen seien, sondern „Abdrücke der die Schalenhaut abscheidenden Zellen“, womit ich dem wirklichen Verhalten jedenfalls schon näher gekommen war als die andern damaligen Untersucher.

---

1) LEYDIG, Histologie, 1857, p. 511.

## V. Membrana granulosa.

Das Ei der Säugethiere ist es gewesen, welches die erste Veranlassung gab, den bezeichneten Theil der Eiumhüllung zu unterscheiden; nach und nach wollte man eine solche Lage mehr oder weniger deutlich auch bei den übrigen Wirbelthieren vorfinden. Bezüglich der Wirbellosen musste man sich indessen länger schon eingestehen, dass da und dort nichts von einer Zellenlage am Eierstocksei zugegen sei, welche man der Granulosa der Säugethiere hätte an die Seite setzen können: es fehlt eine entsprechende Zellschicht z. B. bei Echinodermen, Weichthieren und Würmern<sup>1)</sup>. Und wenn wir bei Insecten jenseits des Chorions das Ei umhüllende Zellen antreffen, so steht es keineswegs ausser allem Zweifel, ob diese Zellen dem völlig gleichwerthig sind, was wir bei den Säugethieren mit dem Namen Granulosa belegen.

Ueber das Herkommen der Granulosa machte ich bereits vor Jahren Studien am Eierstock der neugeborenen Ratte, *Mus decumanus*, und beschrieb die Art der Entstehung in der Weise, wie es später auch von andern Beobachtern geschehen ist. Man sehe geschlossene Blasen, angefüllt mit Zellen, und zwar seien die Zellen in den jüngsten Blasen alle von gleicher Grösse, in weiter vorgeschrittenen mache sich eine Zelle bemerklich, die grösser sei als die übrigen und wie der Vergleich mit andern Follikeln lehre, zum Keimbläschen werde, indem sich um sie herum Dottersubstanz absetzt, die zuletzt durch eine festere Eiweisschicht (Zona pellucida) sich zum selbständigen Ei umgestalte, während die andern Zellen des Follikels zur Membrana granulosa werden<sup>2)</sup>.

1) Gar manche der vorhandenen Darstellungen des Eies wirbelloser Thiere sollte wohl von neuem geprüft werden. CLAPARÈDE z. B. zeichnet ein Stück des Eierstockes von *Owenia* in der Art, dass um das reife Ei Kerne ziehen, aber jenseits derselben auch noch eine Membran herumgeht. (*Annélides du Golfe de Naples*, Taf. 26, Fig. 5, D.)

2) LEYDIG, Kleinere Mittheilungen zur thierischen Geweblehre, in: *Archiv f. Anat. u. Phys.* 1854, p. 344. — Ich möchte mir erlauben, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass die von SCHRÖN im Jahre 1862 beschriebene Zone von Ureieren, wovon „bis dahin in der Literatur nichts bemerkt“ sein sollte, in der eben angezogenen Arbeit im Eierstock neugeborener Ratten von mir bereits gesehen worden war. Indem ich nämlich dort erwähne, dass der Schnitt des Eierstockes „ein Bild biete, welches in gewisser Beziehung der Thyreoiden sehr ähnlich“ sei, so ist für den

Bei Untersuchung der einheimischen Eidechsen kam ich zu dem Ergebniss, dass eine Gruppe ursprünglich gleicher Zellen von Binde-substanz umzogen werde, wodurch der Eifollikel und sein Inhalt entstehe. Eine der mittleren Zellen werde zum Ei — also nicht blos zum Keimbläschen —, indem sie stärker wächst und ihre Substanz in Dotter umwandelt, während die übrigen Zellen die Membrana granulosa erzeugen<sup>1)</sup>. Wohl in derselben Weise fasst auch BRAUN das von ihm bei Reptilien Gesehene zusammen, wenn er sagt, die Eizelle und die Follikelzellen seien sich ursprünglich gleichwerthig<sup>2)</sup>.

Und doch meine ich jetzt behaupten zu können, dass die eigenen Beobachtungen sowohl, als auch diejenigen von manchen andern Morphologen<sup>3)</sup> einen Fehler in sich bergen, auf den ich erst jetzt aufmerksam wurde beim Zurückgreifen auf die allerjüngsten Follikel von Fischen, Amphibien und Säugern.

Es ist mir nämlich nach und nach klar geworden, dass die jüngsten Follikel nur aus den die Follikelwand bildenden Zellen und dem Urei bestehen, und keineswegs um diese Zeit schon die Elemente der Membrana granulosa zugegen sind. Man muss also auf die Seite von HIS und PFLÜGER treten, welche das „Follikelepithel“ für die ersten Stadien der Eier von Fischen und Batrachiern in Abrede gestellt haben. Es mag auch ins Gedächtniss zurückgerufen werden, dass vor Jahren schon TODD<sup>4)</sup> junge Eierstockseier des Vogels ohne Membrana granulosa zeichnet, während er sie den weiter vorgeschrittenen zuteilt. Aus Allem folgt, dass unmöglich die Zellen der Granulosa zugleich mit dem Ei von der Binde-substanz abgekapselt werden konnten; sie

---

Kundigen gesagt, dass die Ureier so dicht zusammengedrängt sind, wie es bei den geschlossenen Blasen der Glandula thyreoidea der Fall ist. Ich finde auch jetzt noch, dass dieser Vergleich der gehäuften jungen Eierstockfollikel mit den Gruppen der Bälge der Schilddrüse keineswegs unzutreffend ist.

1) LEYDIG, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872, p. 132.

2) BRAUN, a. a. O.

3) Auch C. K. HOFFMANN ist vielleicht hierher zu zählen, welcher bei einer Anzahl von Seefischen während der ganzen Entwicklung der Eier dieselben von einer Granulosa umkleidet sein lässt. (Zur Ontogenie der Knochenfische, in: Zool. Anz. 1880.)

4) TODD, Cyclopaedia of anatomy and physiology, 1852, Fig. 53 bei *A* und bei *G*.

müssen vielmehr nothwendig den Ursprung von anderswoher nehmen <sup>1)</sup>).

Beobachtung und Ueberlegung lassen nun an verschiedene Wege denken, auf denen bei Wirbelthieren die Granulosa entstanden sein könnte. Man hat angenommen:

1) die zelligen Elemente stammen vom Ei selber und zwar aus dem Keimbläschen. Diese Ansicht vertritt NUSSBAUM <sup>2)</sup>, welcher „maulbeerförmige Kerne“ der Ureier beschreibt, die nach aussen zum Rand des Dotters gelangen und dort zu den Zellen der Granulosa werden. Sonach würde auch für die Amphibien gelten, was von BALBIANI, FOL, ROULE im Hinblick auf die Ascidien behauptet wird. Ich glaube aus dem von mir Gesehenen folgern zu können, dass dem nicht so ist. Gleichwohl ist zugegeben, dass der eigenthümlich enge Anschluss der Zellen der Granulosa an die Aussenfläche der Dotterrinde, wie er uns bei den Batrachiern entgegen tritt, für eine solche Entstehung zu sprechen scheint. Bei den Säugethieren ist dies weniger der Fall, denn hier traf ich die ersten Zellen der Granulosa frei zwischen Dotter und Follikelwand. Uebrigens mag bemerkt sein, dass auch FLEMMING „nicht für ausgeschlossen“ erklärt, es könnte die allererste Bildung des Follikelepithels vom Ei ausgehen.

2) Man reiht die Zellen der Granulosa den Leukocyten an und lässt sie aus der Umgebung der Blutgefässe in den Follikel einwandern. Dieser von HIS zuerst aufgestellten Ansicht reden, auch nach meiner Erfahrung, das Wort sowohl die Natur der Zellen, welche bei Fischen in Betracht kommen, als auch die Thatsache, dass in der Eierstocksanlage der Larve von *Salamandra* Leukocyten wahrzunehmen sind. Auch was ich über das Ei der Myriopoden mitzutheilen hatte, spricht dafür, dass zellige Elemente hier einwandern können.

3) Es darf sich die Vermuthung regen, dass die Elemente der Granulosa in jenen Zellen, welche die Follikelwand bilden, den Wurzelpunkt haben und also von Binde substanzzellen abstammen. Diese Betrachtungsweise ist es, welche durch meine oben angeführten Beobachtungen, namentlich am Eifollikel der Säugethiere am meisten gestützt wird; insbesondere wird ein Licht auf die Herkunft der

1) Auf verschiedenen Figuren bei BALFOUR (On the structure and development of the vertebrate ovary, in: Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XVIII) z. B. Fig. 3, Fig. 7 ist ebenfalls gut sichtbar, wie die Kapsel der Eier von Zellen gebildet wird, während eine Membrana granulosa nicht da ist.

2) MORITZ NUSSBAUM a. a. O.



Granulosa durch die Wahrnehmung geworfen, dass ihre Zellen in derselben Weise durch Fortsätze mit den Zellen der Binde substanz zusammenhängen, wie solches von Seite des Endothels an der Aussenfläche des Eierstockes mit den Zellen der Albuginea geschieht.

Erwägt man nun, dass Leukocyten und Binde substanzzellen nahe verwandte Elemente sind, so gelangt man zusammenfassend zu der Lehre, dass die Zellen der Granulosa vom Bindegewebe aus entstehen, und sonach würde auch hierin HIS Récht behalten.

Ich wäre geneigt zur Stütze der vorgetragenen Ansicht auch das auszulegen, was REIN am lebenden Kaninchenei beobachtet, aber anders gedeutet hat<sup>1)</sup>. Der Genannte, von der Annahme ausgehend, dass die Zellen der Corona radiata oder des Discus proligerus ein Epithelialgebilde vorstellen, hebt es als etwas Seltenes und Characteristisches hervor, dass dieselben stark in die Länge gezogen sein können, dann auch wieder sternförmig oder mit mehreren Fortsätzen versehen sind. Und solche Zellen nehmen auch ein andermal leicht die cubische oder rundliche Form an. Nun meine ich, dass sowohl die Abbildungen als auch die Mittheilungen über die grosse Contractilität dieser Elemente darnach angethan seien, um in ihnen besser Binde substanzzellen zu erblicken.

Die Wirbellosen anbelangend, so haben meine Studien an Myriopoden und Hirudineen (*Nephelis*) nichts geliefert, was zu Gunsten der Ansicht gedeutet werden könnte, die Zellen der Granulosa entstanden vom Eikörper her. Vielmehr weisen hier die Erscheinungen darauf hin, dass Zellen, aus dem Stiel des Follikels aufsteigend, das Ei nach und nach umgeben. Das Aussehen der Zellen, ihr Wechselndes im Auftreten und in der Zahl, alles spricht dafür, sie für Leukocyten oder Wanderzellen zu nehmen, ja, wie oben bezüglich der Myriopoden gemeldet wurde, es scheint der Stiel des Follikels unmittelbar in das Blutgefäss überzugehen, und die Höhlung des Follikels wäre danach einem Blutraum gleichzusetzen.

Recht verschieden, wie schon berührt, sind die Verhältnisse bei den Insecten, da hier sowohl die Eigenschaften der Zellen, welche man bisher der Granulosa verglichen hat, als auch ihr Herkommen von anderer Art ist als bei den Myriopoden und von *Nephelis*. Für die Entstehung dieses „Epithels“ passt die Darstellung, welche von

1) REIN, Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugthierei, in: Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 22.

Andern und mir seiner Zeit bezüglich der Granulosa der Säuger und Reptilien gegeben wurde, aber nach Vorstehendem sich nicht als völlig zutreffend erwiesen hat. Bei Insecten hingegen ist in der That ursprünglich Eizelle und „Follikel-epithel“ von einerlei Art, beide stammen aus den Keimelementen des Endfadens, und sobald in der Endkammer einzelne Zellen zu Ureiern werden, sind sie von den übrigen ein „Epithel“ vorstellenden Zellen umgeben. — Nach BALFOUR entspricht das Epithel der Eiröhren der Insecten „unzweifelhaft“ der Membrana granulosa, weil es denselben Ursprung wie die Eier selbst hat. Das Letztere ist richtig, schwerlich aber das Erstere.

---

Und so geht im Bereiche der eigenen Erfahrung meine Meinung dahin, dass wir bisher den Namen Membrana granulosa auf zwei Bildungen verschiedener Art in Anwendung gebracht haben.

Die eine Form leitet ihre Entstehung her von Zellen, welche in den Follikel erst nachträglich vor- oder eindringen, so bei Wirbeltieren, manchen Arthropoden und gewissen Egel. Die andere ist eine Zellenlage, deren Theile ursprünglich gleichwerthig den Eikeimen sind, so bei den Insecten; auch bei Spinnen mögen die Zellen im Stiel des Follikels in die gleiche Linie zu bringen sein. Man darf hoffen, dass späterer Forschung es gelingen wird, die Widersprüche, wie sie im Augenblick noch hierin vorliegen, zu lösen. Einstweilen sei nur für die Möglichkeit des späteren Ausgleiches an die Thatsache erinnert, dass Leukocyten und Bindsbstanzzellen Gebilde sind, welche stellenweise sich nicht von einander unterscheiden lassen, und dass hinwiederum Keimzellen und Bindsbstanzzellen in der Eierstocksanlage zuerst ebenfalls für uns die gleiche Natur an sich haben.

---

## VI. Kapsel- oder Follikelzellen.

Beim Durchgehen der vorhandenen Beschreibungen über das thierische Ei wird man bald inne, dass die Kapselzellen gar nicht selten für das Epithel des Follikels oder die Membrana granulosa genommen worden sind. Und diesem Irrthum begegnet man nicht bloss bei Autoren, welche nur wie nebensächlich auf diesen Punkt geblickt haben, sondern auch strenger zusehende Beobachter, wie z. B. BEL-

LONCI<sup>1)</sup>, verfielen in diesen Fehler. Die Theile, welche der genannte italienische Forscher als „epitelio folliculare“ bezeichnet, sind durchaus die Kapselzellen; keine der von ihm gegebenen Abbildungen über den Eierstock von *Siredon* und *Triton* enthält ein wirkliches „Follikel-epithel“, sondern neben den Eizellen einzig und allein die Kerne der Kapselzellen.

Hingegen unterschied HIS<sup>2)</sup> am Ei der Fische genau zwischen den Zellen der Granulosa und den Kapselzellen. Diese die Follikelwand herstellenden Gebilde seien sehr dünne, blasse und völlig durchsichtige Platten von endothelartigem Habitus. Auch NUSSBAUM<sup>3)</sup> hält bei Amphibien die beiden Elemente — Zellen der Granulosa und die Kapselzellen — bestimmt auseinander.

Um sich das Verhältniss klarer zu machen, in welchem die entscheidenden Kapselzellen zum Eikörper stehen, empfiehlt es sich, den Bau jener Hülle, welche die grossen Nervenzellen der peripherischen Ganglien besitzen, vergleichend heranzuziehen. Solche Ganglien- kugeln können von epithelartig verbreiterten Zellbezirken eingescheldet werden und von ihnen aus entsteht, wie aus einem Mutterboden, eine cuticulare Schicht in Form eines homogenen Häutchens, was beides zusammen alsdann die Kapsel der Ganglien- kugeln vorstellt<sup>4)</sup>.

Und wie man bezüglich der Scheide der Ganglien- kugeln längere Zeit nur die Kerne gesehen hatte und sie auch wohl in die Substanz der häutigen Umsäumung verlegte, so ging es ähnlich mit der Untersuchung des Eies. KROHN z. B., indem er das Ei von *Sipunculus* mit der diesem Beobachter eigenen Genauigkeit beschreibt, spricht von einer wasserklaren äusseren Hülle, die stellenweise mit Kernen besetzt sei<sup>5)</sup>, während ich einige Jahre nachher die Beziehungen dieser Follikel- haut zu ihrer Matrix aufzeigen konnte<sup>6)</sup>.

Beachtenswerth bleibt, dass sich die zellige Matrix zurückbilden kann, wodurch dann die Eikapsel nur die Beschaffenheit einer homogenen Haut an sich hat, wie es z. B. bei Arachniden vorkommt. Und

1) BELLONCI, Sui nuclei polimorfi delle cellule sessuali degli Amfibi, 1886.

2) HIS, a. a. O.

3) MORITZ NUSSBAUM, a. a. O. Taf. I, Fig. 19.

4) Vergl. LEYDIG, Zelle und Gewebe, p. 187, Taf. VI, Fig. 26, 27 und 28.

5) A. KROHN, in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1851.

6) LEYDIG, Kleinere Mittheilungen zur thierischen Geweblöhre, in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1854, p. 306.

auch für dieses Verhalten kann die Hülle der Ganglien kugeln Belehrung bieten. Betrachtet man z. B. die Abbildungen, welche RETZIUS<sup>1)</sup> gegeben hat, so geht unter Anderm daraus hervor, dass die endothelen Zellen oder „Kerne“ der Kapsel der Ganglien kugeln bald in grösserer Menge zugegen sind, bald nur in geringer Zahl und ein andermal auch ganz fehlen können, was wieder mit dem in der Follikelhaut der Arachniden Vorkommenden übereinstimmt.

Eine andere Richtung der Entwicklung offenbart sich bei Wirbelthieren. Hier kann die Kapsel durch Vermehrung der Matrixzellen und des von ihnen gelieferten homogenen Lagers an Dicke zunehmen und vascularisirt werden, und ich möchte auch bei dieser Gelegenheit nicht unbemerkt lassen, dass die von mir wiederholt gegebene Darlegung über die Entstehung des fibrillären Bindegewebes, wonach Lagen von Matrixzellen und davon abgeschiedene Cuticularschichten das Erste sind, auch in der Bildung der Follikelhaut des Eies ihre Bestätigung erhält. Man vermag in der histologischen Zusammensetzung des einfachen, dünnen Säckchens, das nur eine das Ei umhüllende Zellenlage mit Cuticula zeigt, alle Zwischenstufen zu verfolgen bis zum dicken, anscheinend fasrigen, mit Zellen durchsetzten Bindegewebe.

Die morphologische Bedeutung der Höhlung des Follikels ist wohl im allgemeinen Sinne als die eines Lymphraumes zu fassen, was gar manche der gegenwärtig und früher von mir ermittelten Thatsachen ankündigen.

Endlich möchte ich auch noch nebenbei im Hinblick auf Homologien zwischen Eifollikel und Samenfollikel es als eine Folgerung meiner Untersuchungen aussprechen, dass im Samenfollikel eine den Elementen der Membrana granulosa zu vergleichende Partie wohl nicht angenommen werden kann, während betreffs der übrigen Theile die Verwandtschaftslinien gar wohl sich ziehen lassen.

---

## VII. Eizelle und Gewebszellen.

Dass das thierische Ei in seiner ersten Anlage gleichwerthig einer einzigen Zelle sei, wird Niemand beanstanden können, und auch ich habe mich immer zu dieser Auffassung bekannt, nachdem die Zweifel,

---

1) G. RETZIUS, Untersuchungen über die Nervenzellen, in: Archiv f. Anat. u. Phys. 1880.

welche durch das sonderbare Ei von *Piscicola* in mir hervorgerufen waren, sich beseitigen liessen.

Im weiteren Lauf der Entwicklung treten im noch unreifen Ei Körper auf, welchen sicher die Natur von wahren Kernen und hüllenlosen Zellen zukommt, und dann stellt die Eizelle eine Art Brutstätte junger Zellen dar. Man wird aber nicht behaupten wollen, dass das Ei dadurch die Einheit als Zelle verliere, so wenig als dies mit einem einzelnen Protozoon geschieht, welches Brut im Innern entwickelt hat.

Für bedeutsam in der Frage nach der Stellung der Eizelle zu den Gewebszellen halte ich die von mir aufgezeigte Thatsache, dass es Zellenformen giebt, welche ausser dem Hauptkern noch Nebenkern e besitzen. Dadurch bleibt auch nach dieser Seite hin die Eizelle mit den Gewebszellen verbunden.

Und so bekräftigen eben alle die Erfahrungen, welche ich in letzter Zeit gewonnen habe, die Auffassung, dass die Eizelle nicht bloss in den Grundlinien der Bildung, sondern bis in die feineren Züge, wenn man so sagen darf, bis ins innere Gezimmer hinein, mit den andern Gewebszellen übereinstimmt. Ich will hier diese Behauptung nicht weiter ausführen, sondern erlaube mir, auf meine „Untersuchungen zur Histologie der Thiere“ zu verweisen, sowie auf dasjenige, was hierüber die Schrift „Zelle und Gewebe“ enthält. Nur einige Punkte mögen berührt werden.

1. Das Schwammwesen des Dotters ist bis ins Einzelste der Anordnung dem Spongioplasma, wie ich es aus Gewebszellen verschiedener Art beschrieben habe, vergleichbar: bald von ebenmässig maschigem oder netzigem Gefüge, ordnet es sich ein andermal zu strahlig gerichteten Bälkchen, wodurch der Eikörper radiär erscheint; selbst die *Zona radiata* des Eies kommt in manchen Gewebszellen und am Leib einzelliger Protozoen zum Ausdruck.

FLEMMING hat zwar die Meinung geäußert, dass das Netz- und Schwammwesen des Eikörpers etwas Verschiedenes sei von den „Structuren“ der Substanz anderer Zellen; denn in letzteren seien es nicht eigentlich „Netzwerke“, sondern „Fadenwerke“, bestehend aus Fäden ziemlich gleicher Dicke und von sehr ungleichmässiger, verschlungener Disposition, denen vergleichbar, wie er sie in Knorpelzellen und Spinalganglienzellen beschrieben habe. Da ich nun gerade auch die letztgenannten Zellen bezüglich des Baues ihrer Substanz selber untersucht habe, so darf ich mit gutem Grund auf meiner bisherigen Auffassung beharren.

2. Die Höhlung um das Keimbläschen, begrenzt von dem Spongioplasma des Dotters, verhält sich wie der von mir näher erörterte „freie Raum um den Kern“ der Gewebszellen. Das fadignetzige Flechtwerk indessen, welches bei anderen Zellen von der Umrandung der Höhle in den Raum sich erstrecken kann, scheint in der Eizelle, vielleicht durch die starke Entwicklung des die Höhlung meist ganz erfüllenden Kernes, nicht ausgebildet zu sein, was übrigens auch bei andern Zellen sich wiederholen kann.

Hingegen verdient eine weitere Uebereinstimmung alle Beachtung: von gedachtem Hohlraum weg können sich Ausbuchtungen oder Höhlgänge in den Dotter erstrecken, und ein gleiches Verhalten war bezüglich mancher Gewebszellen, z. B. des Fettkörpers von *Trichodes*, der Speicheldrüsen von *Bombus*, zu erwähnen.

Da es Autoren giebt, welche kurz einwerfen, dass der von mir beschriebene Hohlraum der Gewebszellen ein „Kunstproduct“ sei, so mag auch an dieser Stelle bemerkt werden, dass meine Angaben auf der Untersuchung von Zellen fussen, welche dem lebenden Thier entnommen und mit Mundspeichel befeuchtet worden waren. Zu den Beispielen, welche ich aus meinen eigenen Beobachtungen und denen von P. MAYER und C. HEIDER anführte, liessen sich noch weitere aus den Schriften von STEIN aufzählen, welcher auf seinen den Bau der Infusorien veranschaulichenden Tafeln oftmals eine deutliche Lichtung um den Kern und kernartige Bildungen gezeichnet hat, und zwar abermals bei lebendem Zustande des Thieres.

Es besteht für mich nicht der leiseste Zweifel, dass der Raum die Bedeutung einer natürlichen Bildung, sowohl in der Eizelle wie in andern Gewebszellen und nicht minder im Leibe der einzelligen Thiere hat.

3. Die verschiedenen neuen Erfahrungen, welche ich in den letzteren Jahren über Kern und Kernkörperchen zu sammeln in der Lage war, lassen sich alle auch in der Eizelle wiederholen.

Es kann z. B. der Kern in einer lebenden Gewebszelle sich wie ein lichter, vom Spongioplasma abgesteckter Binnenraum ausnehmen, der mit heller Substanz erfüllt ist.

Ganz das Gleiche kann am Eikern oder Keimbläschen zum Vorschein kommen.

Der unmittelbare Bezug, in welchem die Nucleoli zum Schwammgerüste des Kernes stehen, als Theile des Kernnetzes, begegnet uns ebenso im Keimbläschen. Die merkwürdigen Umbildungen der Kern-

fäden, z. B. in querstreifige Stränge — bald einzeln liegend oder zu Knäueln zusammengeschoben — lassen sich auch im Keimbläschen antreffen.

Die Erscheinung, dass der Kernkörper ausgehöhlt ist und sein Innenraum sich gegen das Kerninnere öffnet, wurde auch am Keimfleck wahrgenommen.

---

Man will — es geschieht z. B. von WEISMANN und NUSSBAUM — einen tiefen Gegensatz zwischen den Keimzellen und Körperzellen angenommen sehen, eine Trennung, die ich, insoweit meine Studien über Bau und Leben der Zellen reichen, für unstatthaft erklären muss.

Die ursprüngliche Gleichheit der zelligen Elemente, aus denen der Körper sich aufbaut, und die spätere, bei aller sonstigen Umgestaltung gleichbleibende Gliederung des Baues sprechen nachdrücklich gegen die Aufstellung einer scharfen Grenze zwischen Keimzellen und Körperzellen.

Und selbst wenn man ganz im Einzelnen die morphologischen Verhältnisse zwischen Keimzellen und Körperzellen prüfend durchgeht, gelingt es nicht, wirkliche tiefgreifende Unterschiede zwischen beiden Zellenarten aufzudecken, — solange sich das Grössenmaass bei beiden nahesteht. Erst wenn der Umfang der Körperzellen sehr sinkt, kann es scheinen, als ob ihnen gegenüber die Keimzellen ein mehr oder weniger eigenartiges Wesen besässen. Es fordert aber hierbei doch die Ueberlegung, dass, indem das Gesonderte für unsere Wahrnehmung jetzt in der Kleinheit der Dinge untergeht, die Formen des feineren Baues und alle Gliederung des inneren Gefüges gar wohl fortbestehen können, obschon sie für unser Auge ununterscheidbar geworden sind.

Und nicht minder sprechen die offen zu Tage liegenden physiologischen Erscheinungen in der Vermehrung durch Sprossenbildung, in den Vorgängen bei der Wiedererzeugung zu Verlust gegangener Theile entschieden gegen die Annahme eines wirklichen Gegensatzes zwischen Keimzellen und Körperzellen. Wir werden auch nach dieser Seite hin belehrt, dass jeder Zelle das Vermögen innewohnt, in gewissem Sinne zu einer Keimzelle zu werden.

---

Noch seien einige Worte der Bedeutung des Kerns gewidmet.

Die erste Structur des Plasma kündigt sich an, wie ich solches wahrscheinlich zu machen suchte, durch die Sonderung in ein festeres Gerüstwerk und in weichere Zwischenmaterie.



Der nächste Grad der Weiterbildung im Plasmaklumpen besteht in dem Auftreten des Kerns. Aus meinen Erfahrungen über das Herkommen desselben zog ich den Schluss, dass das festere Gerüstwerk des Zellkörpers — das Spongioplasma — einen Raum abgrenzt, der sich mit weicher Zwischenmaterie — Hyaloplasma — füllt. In diese hinein wuchert von einer Stelle her das Netzwerk des Plasma und erzeugt das Kerngerüst. Letzteres, in abgeschnürtem Zustande und dabei weicherem Zwischenstoff umschliessend, bildet den Kern. Und so erscheint der Nucleus als ein umgewandeltes Stück des Zelleibes und seine Entstehung ist auf eine Art von Knospenbildung, welche in das Innere des Zellkörpers statt hat, zurückzuführen. Der Kern kann bleibend eine mit homogener, dem Flüssigen sich nähernder Substanz erfüllte Höhlung im Protoplasma vorstellen, wie man solches z. B. an den verästigten Kernformen in den Sericterien der Raupen sieht.

Der Histologe legt sich wohl fortwährend die Frage vor, welche Bedeutung doch für das Leben der Zelle der Kern haben möge; allein es will nicht gelingen, sich hierüber mit Sicherheit aufzuklären.

Ueberblickt man die Einzelheiten, welche ich über das feinere Gefüge des Kerns und dessen Beziehungen zum Zellkörper aufzeigen konnte, so möchte man dafür halten, dass von dem Kern, wie von einem beherrschenden Mittelpunkte aus, die Thätigkeit der Zelle beeinflusst werden könne. Es sei zum Belege erinnert an die strahlige Anordnung der Theile gegen den Kern; an den unmittelbaren Zusammenhang zwischen dem Spongioplasma des Kerns und jenem des Zelleibes; an die Erscheinung, dass nicht bloss durch die Poren der Membran eine Wechselwirkung zwischen dem Hyaloplasma des Zelleibes und der gleichen Substanz des Kerns statthaben kann, sondern auch in den verästigten Kernen der Sericterien grössere Einmündungen der Kernhöhle in die Zwischenräume des Zelleibes sichtbar sind.

Andrerseits liegen Thatsachen vor, welche es unannehmbar machen, dem Kern die angedeutete Rolle zuzuschreiben. Wenn wir z. B. sehen, dass es Plasmaballen giebt, welche des Kerns entbehren und doch ihr Leben führen, so lässt sich nicht wohl behaupten, dass ausschliesslich im Kern der Sitz ist, von dem aus die Thätigkeiten geregelt werden.

Ein anderer Weg, die Bedeutung des Kerns zu finden, scheint sich uns zu eröffnen bei der Erwägung, dass in den Lebensvorgängen der Thier- und Pflanzenwelt die Fortpflanzung diejenige Leistung ist, welcher sich alles Uebrige unterordnet. Von diesem Gesichtspunkt aus darf man vermuthen, dass das Auftreten des Kerns mit der Fähig-

keit der Zelle, sich zu vermehren, im Zusammenhang steht. Das Keimbläschen oder der Eikern verhält sich, wie oben gezeigt werden konnte, wie eine Stätte, in welcher amöboide Körper sich ausbilden, um dann in den Zelleib zu wandern. Es könnte sich auch der Gedanke regen, dass im Zelleib der Boden für das weibliche Element gegeben sei, während im Kern der Ausgangspunkt für die männlichen Gebilde zu erblicken wäre. Und danach liesse sich sagen, der zuerst kernlos gewesene Plasmaballen gestaltet sich durch das Erscheinen des Kernes zu einer hermaphroditischen Zelle um.

Indem ich dergleichen Vermuthungen zu äussern mir gestatte, so gehen sie aus der Ueberzeugung hervor, dass im Kreis mikroskopischer Formen nichts wesentlich Neues zu Tage tritt, was nicht auch die makroskopische Welt uns vor Augen führt. Denn ich wüsste nicht, dass irgend etwas aufgezeigt werden könnte, was die Richtigkeit des Satzes: „Jedes Existirende ist ein Analogon alles Existirenden“ zu erschüttern vermöchte.

---

Zu den Tagesfragen gehören die Erscheinungen der Vererbung, und obschon ich nicht beabsichtige, hierauf einzugehen, möchte ich doch nicht unterlassen, zu bemerken, dass gar manches von dem, was ich über Bau und Leben der Ei- und Gewebszelle vorzulegen hatte, schlecht passt zu Sätzen, wie man sie jetzt nach dieser Richtung hin aussprechen hört.

Da soll z. B. nur im Kern die „specifisch zu vererbende Structur“ enthalten sein, und die Umwandlungen des Kerngerüstes zielten dahin ab, eine geordnete und gleichmässige Vermischung der Kernqualitäten zu Stande zu bringen. (BORN, KÖLLIKER, O. HERTWIG.)

Gegen eine solche Annahme, nur in den Kern die zu vererbende Substanz zu verlegen, redet Vieles.

Nicht nur habe ich schon früher, sondern jetzt abermals aus meinen Untersuchungen folgern müssen, dass Kern und Zellkörper keineswegs in einem derartig scharf gegen einander abgeschlossenen Verhältniss stehen, wie man voraussetzen will. Das Beobachtete führt vielmehr zur Auffassung, dass der Zellkern aus dem Zellkörper hervorgeht und daher die Substanz des Kernes, einem guten Theil nach, bleibend in den Eigenschaften mit der Materie des Zellkörpers übereinstimmt und nur ein Theil des Kernes andere Bahnen der Umbildung einschlägt. Insbesondere ist am Hyaloplasma des Kernes mit unsern

Mitteln kein Unterschied zu entdecken gegenüber dem Hyaloplasma des Zellkörpers, während allerdings das Kerngerüst bedeutende Umgestaltungen durchmacht. Und wollte man nun, wie dies von mehreren Seiten geschieht, in der Substanz des Kerngerüsts den Träger der Vererbungserscheinungen erblicken, so darf entgegengehalten werden, dass auch das kleinste Korn desselben die Sonderung eines Bläschens aufzeigt, wie ich ja auch ferner an feinsten Kerntheilen da und dort noch eine Zusammensetzung aus Gerüstwerk und Zwischensubstanz zu unterscheiden vermag.

Weiterhin können wir nicht ausser Rechnung lassen, dass aus dem Eikern schon sehr frühe Theile des Kerngerüsts oder Keimflecke in den Zellkörper oder Dotter überwandern. Nicht minder bleibt es von Gewicht, dass das Spongioplasma der Zellsubstanz, durch den Raum um den Kern hindurch, mit dem Spongioplasma des Kerns bei verschiedenen Zellen zweifellos in Verbindung steht. Auch lässt sich nicht widersprechen, dass ein Zusammenhang des Hyaloplasmas des Zellkörpers mit der gleichen Substanz des Kerns durch die Wege der ebenfalls nachweisbaren Poren besteht.

Da ich nun, nach wie vor, in der Substanz, welche dem Flüssigen näher steht als dem Festen, das primär Lebendige oder Activere erblicke, so kann ich mich der Ansicht, dass der Zellkern allein die Substanz enthalte, welcher als Träger der Vererbung zu gelten habe, nicht anschliessen. Alles vielmehr, was bis jetzt thatsächlich ermittelt werden konnte, dient zur Begründung der Vorstellung, dass in der Substanz des Zellkörpers, zugleich mit jener im Zellkern, die formgebende Thätigkeit ruht.

Dass aber die letztere eine für uns unfassliche ist, geht wieder deutlich aus den Hin- und Widerreden hervor, wie sie im Augenblicke über die Vererbung geführt werden. Wer mag sich doch der Täuschung hingeben, als ob durch dergleichen Erörterungen eine wirklich tiefere Einsicht gewonnen worden wäre! Der Unterschied in der Behandlung dieser Fragen von sonst und jetzt beruht einzig darauf, dass man früher die Beobachtung und das Nachdenken auf das Grosse und Ganze der organischen Natur gerichtet hat, während die heutigen Bemühungen sich gegen das Einzelne und Feinere wenden. Aber in beiden Fällen entzieht sich ja der letzte Grund, die *causa movens* des Sichgestaltens und Sichvererbens, unsrer Forschung. Wenn neuestens behauptet wird, alle Variabilität entstehe schon in Keim und nicht erst durch funktionelle Anpassung (WEISMANN), so wird mit einer solchen Ansicht der Weg betreten, auf dem viele Beobachter und Denker längst gewandelt

sind, welche ein „geistiges Etwas“, eine „geheime Vorzeichnung“, eine „Idee“ oder wie man sonst es nennen will, im Hintergrunde aller sinnlichen Erscheinungen zu erblicken glauben.

Und steht es etwa anders mit unserer Erkenntniss der sogenannten „grossen Agentien der Natur“, z. B. der Electricität? Welche Vervollkommnung der theoretischen Auffassung sowohl wie der practischen Anwendung hat hierin nicht in unsern Tagen stattgefunden, aber trotz alledem bedarf die Physik doch noch „irgend eine fremde Kraft, durch welche die Bewegung der Electricität hervorgerufen und unterhalten wird“ (CLAUSIUS).

Man mag im Bereiche des pflanzlichen und thierischen Lebens blicken, wohin man will, nirgends kommen wir ohne diese „fremde Kraft“ aus. Und wie der Physiker zugestehen muss, dass erst durch eine solche die grossen Agentien der Natur in Wirksamkeit treten können, so befindet sich der Morphologe noch viel mehr in der Lage, eine Kraft annehmen zu müssen, welche die Theile in Ordnung bringend und beherrschend auch in der Vererbung den Anstoss giebt und thätig bleibt.

---

**Erklärung der Abbildungen.**

Tafel XI.

- Fig. 1. Randstück des Eierstockes von *Piscicola*: äussere Hülle mit den grossen Kernen; eigentliche Haut des Eierstockes mit Matrixlage; Eikeime und Entwicklungsstadien des Eies.
- Fig. 2. Vom Keimstrang des *Aulostomum*: Eikeime und Ureier; einschneidende Matrixzellen; am unteren Theil das von letzteren gebildete Fächerwerk für sich.
- Fig. 3. Stück des Keimstranges von *Nephelis*: Eier und Matrixzellen.
- Fig. 4. Aus dem Keimstrang von *Nephelis*: das Fachwerk der Matrixzellen für sich.
- Fig. 5. Stück Keimstrang von *Nephelis*: Gruppierung der Eikeime in Querzügen, dadurch Entstehung von Querlücken.
- Fig. 6. Ei von *Nephelis*: Porosität der Membran des Keimbläschens; Mantelschicht des Keimbläschens; Gruppierung der Körnchen im Dotter.
- Fig. 7. Ei von *Nephelis*: neben dem Keimbläschen Haufen von Klümpchen von gleicher Art, wie die Keimflecke sind; eine ebensolche Masse peripherisch im Dotter; Dotterkörnchen.
- Fig. 8. Ei von *Nephelis*: Lichtung um das Keimbläschen; Haufen von Klümpchen, vom Keimbläschen weg in den Dotter sich ziehend.
- Fig. 9 u. 10. Keimbläschen von *Nephelis* mit einfacher oder doppelter Ausbuchtung der Höhlung um das Keimbläschen.
- Fig. 11. Keimbläschen von *Nephelis*: Vermehrung der Keimflecke durch Sprossung und Abschnürung.
- Fig. 12. Ei von *Nephelis*: im Dotter ausser den Gruppen von Körnchen noch drei intravitelline Körper; im Raum des Follikels eingewanderte Blutzellen.
- Fig. 13. Vom Eierstock des *Argulus*: Hülle mit Muskeln; Keimstock mit Eiern in verschiedener Entwicklung.
- Fig. 14. Ei von *Argulus* (Chrom-Essigsäure, Glycerin). Keimflecke querstreifig; intravitelline Körper von der gleichen Beschaffenheit wie die Keimflecke; Mantelschicht des Keimbläschens.
- Fig. 15, 15 a, 16, 17. Keimbläschen von Eiern des *Argulus* für sich. Fig. 15 aus dem lebenden Thier: neben den Keimflecken die quer-

streifigen Fäden. Fig. 15a von gleicher Art, stärker vergrössert und nach Behandlung mit Chrom-Essigsäure; Mantelschicht des Keimbläschens tritt deutlich hervor. Fig. 16 aus dem lebenden Thier: strahlige Keimfleckbildung. Fig. 17 aus dem lebenden Thier: um die einzelnen Keimflecke eine Lichtung.

- Fig. 18. Randstück vom reifen Ei des *Argulus*: die zwei Schichten der Eischale.
- Fig. 19, 20, 21. Junge Eier von *Lycosa*: die Art des Auftretens des Staubfleckes im vorher ganz hellen Dotter deutet vielleicht auf ein Herkommen des Dotterkerns aus dem Keimbläschen.
- Fig. 22. Ei von *Tetragnatha* ohne Follikelhaut, frisch: die zweierlei Keimflecke; Höhlung um das Keimbläschen; Dotterkörnchen; Dotterkugeln mit halbmondförmig entwickeltem Saum; intravitelline Körper.
- Fig. 23. Einige der Dotterkugeln aus demselben Ei und stärker vergrössert: die erst halb, dann ganzschalige fettige Begrenzung der inneren Eiweisssubstanz.

## Tafel XII.

- Fig. 24. Ei von *Theridium*: im Keimbläschen zweierlei Keimflecke; in der Höhlung um das Keimbläschen und in einer canalartigen Lichtung von ihr weg Anhäufung von Körperchen, welche mit Keimflecken übereinstimmen.
- Fig. 25. Andres Ei von *Theridium*, an welchem im lebenden Zustande desselben das Vordringen der Keimflecke in den Dotter hinein zur Beobachtung kam.
- Fig. 26. Dotterkern eines Eies von *Theridium*, frisch und für sich.
- Fig. 27. Dotterkern im reifen Ei von *Lycosa*, frisch.
- Fig. 28, 29. Dotterkern in jüngeren Eiern von *Lycosa*.
- Fig. 30. Dotterkern von *Lycosa* nach Reagentien: die geschichtete Partie zerbröckelt in kleine Stücke.
- Fig. 31. Ei von *Lycosa*: Keimbläschen mit den zweierlei Keimflecken; Dotterkern, umgeben von einer Lichtung.
- Fig. 32. Andres Ei von *Lycosa*: Keimbläschen und Dotterkern liegen dicht neben einander.
- Fig. 33. Reifes Ei von *Lycosa*: am Stiel die zweite zarte Hülle sichtbar; im Dotter ein Theil des gröberen Maschennetzes dargestellt; Dotterkern in der Randzone dunkelkörnig geworden; nahe dem einen Pol die intravitellinen oder Binnenkörper.
- Fig. 34. Stück der Peripherie des Dotters von einem andern Ei von *Lycosa*: ausser den grossen Dotterkugeln ein Theil der intravitellinen Körper, welche annähernd ein Epithel vorstellen.
- Fig. 35. Zwei der intravitellinen oder Binnenkörper für sich und stärker vergrössert: es sind strahlige, hüllenlose Zellen.
- Fig. 36. Keimbläschen eines Eies von *Lycosa* im lebenden Zustande mit einem wie geknäuelten Keimfleck.

- Fig. 37. Keimbläschen und Keimfleck im sich rückbildenden Ei von *The-ridium*.
- Fig. 38. Jüngerer Ei von *Mygale*: im Dotter ausser den scharfrandigen, dunklen Körnchen mehrere der blassen Binnenkörper.
- Fig. 39. Stiel und Rand des reiferen Eies von *Mygale*: Hüllen; Dotterkörner und ihre Gruppierung; intravitelline Kerne.
- Fig. 39a. Eine zweite Art von Körpern aus dem Dotter von *Mygale*.
- Fig. 40. *Mygale*: Anordnung der Zellen im oberen Theil des Eistieles.
- Fig. 41. *Phalangium*: zarte, abstehende Hülle, Muskeln und Zellen des Eistieles; am Ei die Hüllen, epithelartig gestellte intravitelline Körper.
- Fig. 42. *Phalangium*: Kranz der Epithelzellen am oberen Ende des Eistieles.

Tafel XIII.

- Fig. 43. Eikörper von *Phalangium*: grosser Keimfleck mit grösseren und kleineren Vacuolen; Höhlung um das Keimbläschen und davon ausgehende Strassen in den Dotter; letztere von strahliger Zeichnung; Fortsatzbildung des Dotters.
- Fig. 44. Eikörper, lebender, von *Phalangium*: das gebuchtete Keimbläschen.
- Fig. 45. Jüngerer Ei von *Phalangium*: im Keimbläschen der Keimfleck unsichtbar geworden; in der Höhlung um das Keimbläschen drei Binnenkörper.
- Fig. 46. Jüngerer Ei von *Phalangium*: Mantelschicht des Keimbläschens; davon abgelöste Theile im Raum um das Keimbläschen; im Dotter querstreifige Körper, welche durch Umbildung von Stücken der Mantelschicht entstanden sein mögen.
- Fig. 47. Jüngerer Ei von *Phalangium*, welches, mit Reagentien behandelt, die Umwandlung der Theilstücke der Mantelschicht des Keimbläschens in die ovalen, querstreifigen Körper des Dotters noch mehr veranschaulicht.
- Fig. 48. Junges Ei von *Phalangium*: fadige Keimfleckbildung; Querstreifung der Körper im Dotter entsteht durch Vacuolen.
- Fig. 49. *Phalangium*: frühestes Stadium der Eibildung.
- Fig. 50. Vom Eierstock des *Geophilus electricus*: Eikeime, Ureier, Matrix- oder Kapselzelle; im Stiel des etwas grösseren Eies eingewanderte Blutzellen.
- Fig. 51. Ei von *Geophilus*, frisch: im Dotter eine Masse dunkelkörniger Substanz, deren Wurzeln gegen das Keimbläschen ziehen und von dorther wohl gekommen sind.
- Fig. 52. Ein Stück eines gleichen Eies nach Reagentien.
- Fig. 52a. Ebenfalls aus dem Ei von *Geophilus*: in einer Lichtung des Dotters die körnige Masse im Kreise zusammengedreht, mit Wurzelfäden gegen das (nicht gezeichnete) Keimbläschen.
- Fig. 53. Ei von *Geophilus longicornis* (?): im Dotter Binnenkörper, zum Theil in einem Hohlraum, der von der Höhlung um das Keim-



bläschen wegzieht; heller „Dotterkern“; zwischen Eihaut und Follikelhaut eingedrungene Blutzellen, Elemente einer Membrana granulosa vorstellend.

- Fig. 54. Ei von *Geophilus*: der Raum um das Keimbläschen zieht sich in einen Hohlraum aus, in dem körnige Substanz liegt.
- Fig. 55. Zwei sehr junge Eier von *Geophilus*, in denen die den Hohlraum erfüllende Substanz vacuolär geworden ist.
- Fig. 56. Rand eines reifen Eies von *Geophilus*: zwischen der Eihülle und der Follikelhaut Blutzellen, welche eine Membrana granulosa vorstellen.
- Fig. 57. Keimbläschen von *Geophilus*, frisch; aus dem Keimfleck treten Körnchenreihen in den Dotter über.
- Fig. 58. Keimbläschen von *Geophilus* nach Härtings- und Färbemitteln: die Keimfleckbildungen sind Ballen und Streifen verschiedener Gestalt, von denen ein Theil zur Entstehung der Mantelschicht des Keimbläschens Bezug hat.
- Fig. 59. Ei von *Geophilus* nach Reagentien: aus dem Dotter hebt sich ein gewundener Streifen von Körnchen und Krümeln ab, der vom Keimbläschen kommt.
- Fig. 60. Zwei Keimbläschen aus dem lebenden Ei von *Geophilus*, das eine einfach, das andere mehrfach gebuchtet.
- Fig. 61. Ei von *Geophilus*: Keimfleck mit deutlicher Oeffnung; in der Höhlung um das Keimbläschen und dem davon abgehenden Hohlraum eine Masse von Körnchen und Krümeln; Spongioplasma des Dotters in concentrischer und strahliger Anordnung.
- Fig. 62. Keimfleck von *Geophilus*: die dunkle Rinde von Spältchen durchsetzt.
- Fig. 63. Ei von *Lithobius*, frisch: im Keimbläschen die zweierlei Keimflecke; im Raum um das Keimbläschen und im Dotter selber Körper, welche aus dem Keimbläschen stammen werden.
- Fig. 64. Andres Ei von *Lithobius*, frisch: die Entstehung der intravitellinen Körper vom Keimbläschen her ist deutlicher; im Dotter ein grösseres Bläschen mit eigenthümlich fadigem Inhalt.
- Fig. 65. Keimbläschen und Keimfleck von *Lithobius*, frisch aus dem lebenden Ei.
- Fig. 66. Keimbläschen und Keimfleck von *Lithobius*: die Elemente des Keimflecks zu Säulchen gruppiert.

#### Tafel XIV.

- Fig. 67. Ei von *Lithobius*: Keimflecke von zackig-strahligem Rande; im Raum um das Keimbläschen und im Dotter sind Binnenkörper anwesend.
- Fig. 68. Ei von *Lithobius*: Keimfleck von amöbenartigem Aussehen; zwei helle und ein dunkler intravitelliner Körper.
- Fig. 69. Ei von *Lithobius*: die zwei intravitellinen Körper abermals von verschiedener Art.

- Fig. 70. Der grössere der intravitellinen Körper der vorigen Figur nach Behandlung mit Chrom-Essigsäure, Glycerin.
- Fig. 71. Ei von *Lithobius*: ausser dem Keimbläschen ein dotterkernartiger Ballen zugegen, umgeben von lichtem Saum.
- Fig. 71a. Zusammensetzung der Follikelwand des vorigen Eies bei stärkerer Vergrösserung im optischen Schnitt: Matrixlage (Kern und Plasma) nach einwärts, aussen die Cuticularschicht.
- Fig. 72. Keimbläschen von *Lithobius*: der grosse Keimfleck lässt durch Sprossung kleinere entstehen.
- Fig. 73. Ei von *Lithobius*: Keimfleck mit vier Sprossen; intravitelline Körper.
- Fig. 74. Zum Bau des Dotters, mässige Vergrösserung: in hellen Räumen des Spongioplasmas dunkle, zackige Bildungen.
- Fig. 75. Theil des gleichen Präparates bei gesteigerter Vergrösserung.
- Fig. 76. *Stenobothrus*, Endkammer und Endfaden des Eierstockes: Entstehung der Eier.
- Fig. 77. *Stenobothrus*, zwei Eikammern: schnurförmige Keimfleckbildungen; im Hohlraum um das eine Keimbläschen ausgetretene Keimflecke; im Dotter des einen Eies etwas vom Spongioplasma und der anscheinende „Dotterkern“.
- Fig. 78. *Stenobothrus*, Keimbläschen: Keimfleckbildungen von gröberer Knäuelform.
- Fig. 79. *Stenobothrus*, einige der Theilstücke der fadigen Keimflecke für sich: gleichen kleinen Amöben.
- Fig. 80. *Stenobothrus*, Rand eines Keimbläschens: Durchtritt von Keimflecken.
- Fig. 81. *Stenobothrus*, Kerne des Endfadens nach Reagentien, jetzt mit Netzfäden. (Im frischen Zustande, Fig. 76, homogen.)
- Fig. 82. *Stenobothrus*, Zelle des „Eiröhrenepithels“. Kerne mit Knäuel-fäden, ein Stück daneben für sich bei starker Vergrösserung.
- Fig. 83. *Stenobothrus*, Dotterschollen.

Tafel XV. ✓

- Fig. 84. Ei von *Gasterosteus*: Keimflecke, einen grösseren Ballen bildend; Hohlraum um das Keimbläschen, von ihm ausgehend ein System von Hohlgängen; intravitelline Körper; ästige Anordnung der Dotterkörnchen.
- Fig. 85. *Gasterosteus*, Keimbläschen für sich: Keimflecke nicht geballt.
- Fig. 86. *Gasterosteus*, Keimbläschen mit der Mantelschicht.
- Fig. 87. Junges Ei von *Gasterosteus*: Mantelschicht des Keimbläschens; heller Dotter, dunkler Dotter, intravitelline Körper.
- Fig. 88. *Gasterosteus*, Spongioplasma des Dotters; Dotterkugeln.
- Fig. 89. *Gasterosteus*, Schichten des Eifollikels; Zellen der Membrana granulosa; Eischale mit den eigenthümlichen Anhängen.
- Fig. 90. *Gasterosteus*, eine der Zellen der Membrana granulosa für sich.
- Fig. 91. Ei von *Triton*, Rand des Keimbläschens und Umgebung, frisch: die grösseren Keimflecke mit kernähnlichem, hellem Innenfleck;

Membran des Keimbläschens sehr dünn und stellenweise wie durchbrochen von Keimflecken; Lichtung um das Keimbläschen; im Dotter ausser den dunklen Körnchen noch zwei blasse intravitelline Körper.

- Fig. 91a. *Triton*, Rand eines Keimbläschens, frisch: zwei Keimflecke dringen mit heller Substanz anscheinend durch die Membran.
- Fig. 92. *Triton*, Rand des Keimbläschens eines jungen Eies, stark vergrössert: Membran dick, porös; zwei Keimflecke, strahlig, mit hellen Innenflecken; Lichtung um den einzelnen Keimfleck; feines Schwammwesen dazwischen.
- Fig. 93. *Triton*, sehr junges Ei: in der Mitte des Keimbläschens verästigte, fein quergestrichelte Innenzüge; am Rande kleine Keimflecke; Spongioplasma des Dotters fein strahlig.
- Fig. 94. Ei von *Triton*, optischer Schnitt, nach Reagentien: im Keimbläschen gehen die feinen Körperchen der Mitte allmählich über in die Keimflecke des Randes; die Substanz in dem Hohlraum um das Keimbläschen ist radiär feinstreifig geworden; im Dotter Andeutungen der strahligen Hohlgänge, Haufen von Dotterkörnchen, blasse, zum Theil eckig-strahlige Binnenkörper.
- Fig. 95. Jüngerer Ei von *Triton*: Hohlraum um das Keimbläschen und die davon abgehenden strahligen Lichtungen; die Follikelzellen geben das Bild eines Epithels.
- Fig. 96. Jüngerer Ei von *Triton*: die Hohlgänge im Dotter; Follikelwand mit Blutgefäss und doppelter Zellenlage.
- Fig. 97. Reiferes Ei von *Triton*: heller Dotter, dunkler Dotter, beide durchsetzt von Hohlgängen, zusammenhängend mit dem Raum um das Keimbläschen.
- Fig. 97a. Aus dem vorigen Ei: Art der Verzweigung der Hohlgänge im Dotter.
- Fig. 97b. Ende der Hohlgänge auf der Oberfläche des Dotters.
- Fig. 98. Dotterkugeln von *Triton* in verschiedenen Formen ihrer Umbildung.

#### Tafel XVI.

- Fig. 99. Junges Ei von *Triton*, Chrom-Essigsäure: Membran des Keimbläschens weit abgehoben; Dotter mit fein radiärer Streifung.
- Fig. 100. Larve von *Salamandra*, Eierstocksanlage: Matrixzellen; Ureier; intravitelline Körper in dem grössern Ei; Leucocyten zwischen den Matrixzellen.
- Fig. 101. Junges Ei von *Rana*, frisch: Keimflecke je in einer Lichtung, dazwischen feinstes Reticulum; intravitelline Körper neben den Gruppen von Dotterkörnchen.
- Fig. 102. Junges Ei von *Rana* nach Härtungs- und Färbemitteln: die grösseren Keimflecke von zelliger amöboider Beschaffenheit; die kleineren sind Knotenpunkte des Spongioplasmas; Zellen der Membrana granulosa, eingedrückt in den Dotter; Follikelzellen.

- Fig. 103. Junges Ei von *Rana*: nur winzige Keimflecke sind zugegen; am Rande des Dotters Kerne der Membrana granulosa; Follikelhaut.
- Fig. 104. Ei von einer einjährigen *Rana*: Keimflecke geballt; in der Randschicht des Dotters zahlreiche blasse Binnenkörper neben den dunklen Dotterkörnchen.
- Fig. 105. Keimbläschen aus einer gleichaltrigen *Rana*: Mantelschicht über den einen Pol weg gehend.
- Fig. 106. Aus dem Eierstock des ganz jungen *Bufo*, frisch: Matrixzellen; Eikeime; Eier; in dem grösseren öffnen sich die Lichtungen um die Keimflecke in den das Keimbläschen umgebenden Raum.
- Fig. 107. Aus dem Dotter von *Rana*: Bläschen mit fadigem Innengebilde, sehr stark vergrössert.
- Fig. 108. Ebendaher: Bläschen mit geschichtet bogigen Lagen.
- Fig. 109. Schnitt durch den Eierstock der neugeborenen Katze: Eikeime, Ureier; Matrixzellen. Daneben ein Urei, stärker vergrössert.
- Fig. 110. Aus dem Eierstock der jungen Katze: zwei Eier in früherem Stadium, noch ohne Membrana granulosa, nur umgeben von den Follikelzellen, im dritten Ei sind Elemente der Membrana granulosa aufgetreten; Keimstrang, geknickt gebogen, aus Eikeimen und Matrixzellen bestehend.
- Fig. 111. Ureier von *Talpa*: auch diese nur umgeben von Matrix- oder Follikelzellen; zur Seite dieselben abgelöst und theilweise von der Fläche gesehen.
- Fig. 112. Rand des reifen Eies vom Schwein: das Spongioplasma des Dotters sendet Fortsätze in die Zona pellucida; Gruppe grösserer Dotterkugeln; der grosse Keimfleck ist zusammengesetzter Natur.
- Fig. 113. Von der bindegewebigen Oberfläche des Eierstockes des Schweins: es erheben sich verästigte, feine Fortsätze, zwischen denen Kerne liegen von gleicher Art wie im Bindegewebe.
- Fig. 114. Schnitt durch die Wand des Eifollikels vom Schwein: die innersten Zellen des „Epithels“ schliessen ab mit einer Art von Cuticularsaum; die Zellen der bindegewebigen Schicht stehen durch plasmatische Fortsätze in Verbindung mit der Zellsubstanz der tieferen Zellen des „Epithels“.

Tafel XVII. ✓

- Fig 115. Vom Eierstock des Maulwurfes: Keimstränge gewunden und zusammengeballt; jüngere Eier; bindegewebige Grenze (Albuginea).
- Fig. 116. Rand des Eierstockseies vom Maulwurf: Zellen des „Discus proligerus“ senden Fortsätze in die Canälchen der Zona pellucida; rauhe äussere Fläche der letzteren mit grubigen Mündungsstellen der Porengänge; innerste Schicht der Zona pellucida hebt sich wie eine besondere Haut ab; die hellen Flecke an der Oberfläche des Dotters sind die Mündungen von Hohlgängen.
- Fig. 117. Zwei Eierstockseier des Gartenschläfers, das jüngere ohne, das ältere mit Membrana granulosa und Binnenkörpern des Dotters; noch dünne Zona pellucida mit Poren.

- Fig. 118. Reifes Ei des Gartenschläfers: um den Keimfleck eine Höhlung, von der sich Strassen in die Substanz des Keimbläschens ziehen; Mantelschicht des Keimbläschens (der dunkle Saum an einer Stelle); Spongioplasma des Dotters; intravitelliner Körper; Innenschicht der Zona pellucida hebt sich als besondere Haut ab.
- Fig. 119. Einige Zellen der Keimschläuche im frischen Zustande, ebendaher.
- Fig. 120. Abgelöste Zellen der Follikelwand mit Cuticularlinie, ebendaher.
- Fig. 121. Aus dem Eierstock des Kalbes nach Reagentien: Höhlung um das Keimbläschen künstlich sehr erweitert; im Dotter ein Haufen von Ballen; Zona pellucida noch dünn; innerste Zellen des Follikel-epithels mit Cuticularsaum, äusserste netzig verbunden und mit den Kapselzellen zusammenhängend.
- Fig. 122. Theil eines Schnittes durch den Eierstock vom Kalb: die Zellen der bindegewebigen Albuginea werden an der freien Fläche zu „Epithel“; junge Eier, umgeben von Kapselzellen, aber ohne Membrana granulosa; etwas älteres Ei mit Membrana granulosa und Binnenkörper des Dotters; Stücke der Keimstränge.
- Fig. 123. Zur Versinnlichung des Verhältnisses der zelligen Elemente an der Oberfläche des Eierstockes ein kleines Stück von der vorigen Figur in willkürlich vergrössertem Maassstabe.
- Fig. 124. Netzigte Masse aus dem Eifollikel des Schweines, helle und geschichtete Kugeln einschliessend.
- Fig. 124a. Eine andre Art von Netzbildung im Eifollikel, die vielleicht nur Gerinnungserscheinung ist.
- Fig. 125. In Rückbildung begriffenes Eierstocksei vom Gartenschläfer: eigenthümliche Zerlegung des Dotters; Keimbläschen nicht sichtbar; in der Höhlung der Zona pellucida neben dem Dotter wie abgelöste Theilstücke; innere Lage der Zona pellucida sich wie eine besondere Haut abhebend.
-

## Inhalts-Verzeichniss.

	Seite.		Seite.
Vorbemerkung . . . . .	287	VIII. Säugethiere . . . . .	357
<b>Erster Abschnitt. Untersuchte Thierarten.</b>		Sus . . . . .	358
I. Würmer.		Bos . . . . .	359
Piscicola . . . . .	289	Myoxus . . . . .	362
Aulostomum . . . . .	293	Talpa . . . . .	365
Clepsine . . . . .	295	Felis . . . . .	367
Nephelis . . . . .	296	<b>Zweiter Abschnitt. Vergleichende Rückblicke.</b>	
II. Krebse.		I. Herkommen d. Eizelle: Keimlager, Sonderung in Keimzellen und Matrixzellen Entstehung d. Eifollikel .	370
Argulus . . . . .	299	II. Keimbläschen	
III. Spinnen: Theridium, Tetragnatha, Mygale, Lycosa, Phalangium .	302	Keimflecke . . . . .	378
IV. Myriapoden: Geophilus, Lithobius . .	313	Spongioplasma . . . . .	382
V. Insecten . . . . .	326	Membran . . . . .	383
Stenobothrus . . . . .	327	Mantelschicht . . . . .	383
Pemphigus . . . . .	334	Höhlung um das Keimbläschen . . . . .	385
Dytiscus . . . . .	334	Gestaltsveränderung .	386
Meloe . . . . .	335	Lage . . . . .	386
VI. Fische: Gasterosteus	336	III. Dotter	
VII. Amphibien . . . . .	340	Spongioplasma u. Hyaloplasma . . . . .	387
Triton . . . . .	341	Hohlgänge . . . . .	389
Salamandra . . . . .	348	Spindelfäden . . . . .	391
Bufo . . . . .	350	Dotterkugeln . . . . .	391
Rana . . . . .	352		

	Seite.		Seite.
Feiner und grober Dotter . . . . .	392	VI. Kapsel- oder Follikelzellen: Matrixzellen und cuticulare Lage, Schwund und Vermehrung der zelligen Elemente . . .	415
Kern- und zellenartige Binnenkörper . . . . .	394	VII. Eizelle und Gewebszellen	
Sogenannter Dotterkern	401	Einzelligkeit des Eikörpers . . . . .	415
Bewegungserscheinungen . . . . .	403	Uebereinstimmung im Bau der Eizelle und Gewebszelle . . . . .	416
IV. Dotterhaut und Dotterschale: Entstehung, Bau, Porengänge und ihr Inhalt, Historisches . . . . .	404	Keine scharfe Trennung zwischen Keim- u. Körperzelle . . . . .	418
V. Membrana granulosa: Entstehung bei Wirbelthieren, Entstehung bei Wirbellosen . . . . .	409	Bedeutung des Kerns . . . . .	418
		Vererbungsfrage . . . . .	420
		VIII. Erklärung der Abbildungen . . . . .	423



# Sur le proatlas.

Par

**Louis Dollo,**

Ingénieur civil, Aide-Naturaliste au Musée royal d'histoire naturelle de Belgique,  
à Bruxelles.

---

Dans un travail récent, exécuté au laboratoire d'anatomie comparée de l'Université de Gand, sous la direction de M. le Professeur F. PLATEAU, et publié par l'Académie royale de Belgique <sup>1)</sup>, M. J. CORNET s'occupe du » prétendu pro-atlas des Mammifères et de *Hatteria punctata*«. La lecture de cette note m'a suggéré quelques réflexions. Je me propose de les faire connaître dans les lignes que vont suivre.

Et d'abord, quels sont, au point de vue des faits, les résultats du préparateur à l'Université de Gand ?

1. Il n'a pas trouvé le proatlas de *Hatteria*;
2. Il n'a rencontré celui de *Macacus* qu'une fois sur deux ;
3. Il n'a vu celui d'*Erinaceus* qu'une fois sur cinq ;
4. Enfin, il n'a rien observé chez un certain nombre d'autres Mammifères,
5. Notamment chez *Manis* <sup>2)</sup>.

I. — Examinons, en premier lieu, quelle influence ces constatations pourraient exercer sur la théorie du proatlas.

---

1) J. CORNET, Note sur le prétendu pro-atlas des Mammifères et de *Hatteria punctata*. Bull. Acad. Roy. Belg. 1888. T. XV, p. 406.

2) Je laisse de côté le cas de *Crocidura*, car M. CORNET ne figure pas sa préparation et je ne sais, dès lors, quelle interprétation il convient de lui donner (J. CORNET, Proatlas etc. p. 417).

Evidemment aucune. En effet, le point de départ <sup>1)</sup> de cette théorie est la considération des nerfs spinaux chez tous les Amniotes et non la présence d'ossifications post-occipitales, constantes ou accidentelles, chez quelques uns d'entre eux; circonstance dont M. CORNET ne semble pas s'être aperçu, puisqu'il écrit <sup>2)</sup> qu'il est »dangereux d'échafauder sur des cas essentiellement individuels des déductions théoriques quelconques«. Les ossifications post-occipitales ne viennent que comme vérification des prévisions de la théorie, déjà basée sur d'autres faits. Le naturaliste de Gand aurait donc démontré, ce qui n'est pas, qu'aucune des pièces osseuses décrites sous le nom de proatlas n'a jamais existé que dans l'imagination des auteurs, qu'il n'aurait encore rien fait contre la conception BRUCH<sup>3)</sup>-ALBRECHT, au moins dans la forme sous laquelle ce dernier l'a exposée.

Cependant, comme après son premier et infructueux essai, M. CORNET pourrait avoir à cœur de renverser la théorie dont il s'agit, je vais lui indiquer les points à attaquer pour y arriver. Il faudrait prouver :

1. Que les nerfs spinaux sont intervertébraux et non interprotovertébraux <sup>4)</sup>;

2. Que le nerf sous-occipital n'est pas un nerf spinal, mais un nerf crânien <sup>5)</sup>;

3. Que le proatlas typique ne se développe pas comme une paire de neurapophyses <sup>6)</sup>;

4. Que l'arc ventral de l'atlas n'est pas une hypapophyse proatlanto-atlantique <sup>7)</sup> ou proatlantique <sup>8)</sup>.

---

1) P. ALBRECHT, Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. Zoologischer Anzeiger 1880, p. 450.

2) J. CORNET, Proatlas etc., p. 420.

3) C. BRUCH, Vergleichende Osteologie des Rheinlachs. Mayence 1861.

4) P. ALBRECHT, Proatlas etc., p. 451.

5) P. ALBRECHT, Proatlas etc., p. 478.

6) G. BAUR, The proatlas, atlas and axis of the Crocodilia. American Naturalist, 1886, p. 288.

7) P. ALBRECHT, Note sur le centre du proatlas chez un *Macacus arctoïdes* J. GEOFFR. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883, p. 290.

8) L. DOLLO, Première note sur le Hainosaure, mosasaurien nouveau de la craie brune phosphatée de Mesvin-Ciply, près Mons. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., p. 33.

Et cela fait, il restera à interpréter, non pas à l'aide de simples affirmations, mais avec des raisons morphologiques à l'appui :

1. Les post-occipitaux des Crocodiliens, formation à laquelle il est impossible d'appliquer le qualificatif échappatoire d'accidentel ou d'individuel, car elle est absolument constante dans l'ordre en question, non-seulement chez les types actuels, mais aussi chez les fossiles<sup>1)</sup>;

2. L'arc ventral de l'atlas chez tous les Amniotes.

Nous lirons avec plaisir, — et sans nul doute avec grand profit, — les travaux que M. CORNET voudra bien publier sur cet intéressant sujet.

II. — Mais, laissons, pour le moment, de côté ces considérations, que nous regardons comme fondamentales, et voyons, maintenant, quelle action l'absence de proatlas, notée par MM. CORNET et G. SMETS<sup>2)</sup>, sur deux spécimens de *Hatteria* pourrait avoir sur la théorie qui nous occupe.

1. Prenons, pour commencer, les observations sans discussion. Il y en a quatre. Les deux premières de MM. P. ALBRECHT<sup>3)</sup> et G. BAUR<sup>4)</sup>, positives; les deux autres, des naturalistes belges prénommés, négatives. En leur accordant, pour un instant, la même valeur, nous pouvons conclure que, contrairement à l'opinion du préparateur à l'Université de Gand<sup>5)</sup>, la présence du proatlas n'est pas plus accidentelle que son absence, chez le Reptile néo-zélandais. Et quand l'os dont il s'agit serait réellement accidentel, cela serait-il en opposition avec la théorie du proatlas? Certainement, non. Car, cette théorie prévoit un proatlas; les Anamniens l'ont toujours, bien développé<sup>6)</sup>; les Crocodiliens l'ont toujours aussi, mais à l'état rudimentaire; et

1) Eudes-Deslongchamps, Mémoires sur les Téléosauriens de l'époque jurassique du département du Calvados. Mém. Soc. Lin. Normandie. Caen. 1863, p. 44 et Pl. VI, Fig. 1. a. E. Koken, Die Reptilien der nord-deutschen unteren Kreide. Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesellsch. 1883, pp. 735 et 792. L. Dollo, Première Note sur les Crocodiliens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883, p. 319.

2) G. Smets, Notice sur *Hatteria punctata* (Gray). Muséon, 1887, p. 612.

3) P. Albrecht, Note sur la présence d'un rudiment de proatlas sur un exemplaire de *Hatteria punctata* Gray. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883, p. 185.

4) G. Baur, Osteologische Notizen über Reptilien. Zoologischer Anzeiger, 1886, p. 733.

5) J. Cornet, Proatlas etc., p. 419.

6) P. Albrecht, Proatlas, etc. p. 478.

*Hatteria* l'aurait parfois, à l'état rudimentaire également, mais atavistique. Voilà tout.

2. Mais, bien mieux. Quoique les observations négatives égalent en nombre les observations positives, elles ne leur sont pas, prises isolément, équivalentes. En effet, le proatlas constaté par MM. ALBRECHT et BAUR existe; nul doute à cet égard; ces anatomistes ne l'ont point fabriqué et déposé à l'endroit convenable pour soutenir leur théorie; d'ailleurs, j'ai la préparation du premier entre les mains. Tandis que, les observations négatives pourraient provenir de ce que l'osselet en question a échappé aux naturalistes qui l'ont cherché en vain. Partant de cette idée, j'ai procédé à la dissection d'un *Hatteria*<sup>1)</sup>, et j'ai eu la bonne fortune d'y retrouver le proatlas avec la plus grande facilité.

Ceci va nous conduire à plusieurs déductions importantes. D'abord, nous avons, à présent, cinq observations: trois positives et deux négatives; et en leur accordant encore, pour un instant, la même valeur, nous pouvons conclure que l'absence seule du proatlas serait accidentelle chez le Reptile néo-zélandais. D'autre part, est-il vraisemblable qu'on ait spécialement choisi des *Hatteria* (en chair!) avec proatlas pour MM. ALBRECHT et BAUR, ainsi que pour moi, et qu'on ait justement remis à MM. CORNET et SMETS ceux qui n'en avaient pas? Assurément, non. Si les naturalistes belges que je viens de nommer n'ont pas rencontré le proatlas, c'est donc qu'il leur a échappé. Et il est d'autant plus plausible de le supposer que cet os paraît exister, non-seulement chez *Hatteria*, mais probablement chez tous les Rhynchocéphaliens, car on l'a vu chez *Champsosaurus*<sup>2)</sup> et *Rhynchosaurus*<sup>3)</sup>. Nous sommes loin, on s'en aperçoit, d'avoir »affaire à une production individuelle, et non à une structure constante«<sup>4)</sup>.

Mais, dira-t-on, comment le proatlas a-t-il pu échapper ainsi à certains auteurs? Pour M. SMETS, je ne suis pas en état d'expliquer la chose, le travail du professeur de Hasselt étant, sur le point en

1) Spécimen réservé pour la préparation d'un squelette.

2) Dans ma Première Note sur le Simœdosaurien d'Erquelinnes (Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1884, p. 162), j'ai écrit qu'il n'y avait pas de proatlas chez *Champsosaurus*, car: 1. Je n'avais pas constaté sa présence sur le spécimen du Musée de Bruxelles; 2. La description de M. LEMOINE rendait son existence invraisemblable. Cependant, M. BAUR a, depuis, observé le proatlas dans le genre dont il s'agit (Communication verbale).

3) G. BAUR, Proatlas etc., p. 289.

4) J. CORNET, Proatlas etc., p. 419.

question, d'une concision extrême<sup>1)</sup>. Quant au cas de M. CORNET, il est beaucoup plus clair. Le préparateur à l'Université de Gand n'a pas trouvé le proatlas, par ce qu'il l'a cherché où il n'est pas: »entre l'atlas et l'occipital«<sup>2)</sup>. En effet, la n<sup>e</sup> vertèbre n'est pas toujours entièrement placée entre la (n-1)<sup>e</sup> et la (n+1)<sup>e</sup>. Ainsi que cela saute aux yeux dans les vertèbres dorsales de divers Cétacés, elle peut, notamment, déborder latéralement, par ses postzygapophyses, sur la (n+1)<sup>e</sup>. Par conséquent, lorsqu'on veut découvrir le centre d'une n<sup>e</sup> vertèbre presque disparue, il faut regarder entre les centres des (n-1)<sup>e</sup> et (n+1)<sup>e</sup>; mais, s'il s'agit des restes des neurapophyses, ils peuvent être ailleurs. Or, c'est précisément ce qui arrive chez les Crocodiliens et les Rhynchocéphaliens, où les neurapophyses rudimentaires sont posées, soit latéralement (pour les uns), soit dorsalement (pour les autres) à l'atlas, — et non entre l'atlas et l'occipital. Cela ressort nettement, au surplus, des figures de M. ALBRECHT<sup>3)</sup> et je m'étonne que M. CORNET ne s'en soit pas aperçu.

En résumé, le proatlas est sans doute constant chez *Hatteria* (et les Rhynchocéphaliens), comme chez les Crocodiliens, et le Reptile néo-zélandais est, contrairement à l'affirmation du naturaliste de Gand, entièrement et dans tous les cas, favorable à la théorie BRUCH-ALBRECHT.

III. — Passons à *Macacus*. M. CORNET n'a rencontré le proatlas de cet animal qu'une fois sur deux; il en conclut que c'est là une »ossification accidentelle«<sup>4)</sup>. Mais, en premier lieu, au point de vue de ses propres observations, l'absence est aussi accidentelle que la présence. Joignons-y le cas de M. ALBRECHT<sup>5)</sup>, en remarquant que nous ignorons si cet anatomiste a visité plus d'un spécimen. Alors, nous avons: présence, 2; absence, 1. Ici, comme plus haut, ce serait, dès lors, l'absence qui serait accidentelle. Et, si nous tirions des déductions à la manière du préparateur à l'Université de Gand, nous

---

1) G. SMETS, *Hatteria* etc., p. 612: „Proatlas. Bien que notre attention fût portée vers la recherche de cette intéressante vertèbre, nous n'en avons trouvé aucun vestige.“

2) J. CORNET, *Proatlas* etc., p. 419.

3) P. ALBRECHT, *Hatteria* etc., p. 187, fig. 3, x, et Pl. VIII, fig. 1 et 2. V. O.

4) J. CORNET, *Proatlas* etc., p. 418.

5) P. ALBRECHT, *Macacus* etc., p. 290.

conclurions que *Macacus* est, comme les Rhynchocéphaliens et les Crocodiliens, totalement favorable à la théorie du proatlas.

Cependant, j'accorde, chose dont on pourrait douter après la vérification faite sur *Hatteria*, que l'observation négative de M. CORNET est bonne et même que le proatlas est accidentel. Qu'est-ce que cela prouve? Qu'il n'est pas un véritable proatlas? Non. Simplement, qu'il est atavistique.

IV. — Arrivons à *Erinaceus*. Le naturaliste de Gand n'a constaté la présence du proatlas qu'une fois sur cinq chez ce Mammifère <sup>1)</sup>. Cela démontre-t-il qu'il n'est pas réellement le proatlas? Même réponse que dans le dernier alinéa.

V. — M. CORNET n'a pas trouvé le proatlas chez un grand nombre de Mammifères <sup>2)</sup>. Découle-t-il de cela que le proatlas, là où on l'a signalé, n'est pas un proatlas, mais un os accidentel sans valeur morphologique? En aucune façon. Car les êtres chez lesquels il manque peuvent l'avoir perdu. Tous les animaux n'évoluent pas également vite: certains ont conservé des organes qui ont disparu chez beaucoup d'autres. Cela est élémentaire. Objectera-t-on que le proatlas n'existe pas chez les Monotrèmes et que ceux-ci, plus que tous les autres, devraient le posséder? Mais, en admettant l'exactitude des observations, il ne faut pas confondre les Protothériens <sup>3)</sup> (souche des Mammifères, que nous ne connaissons pas en fait, mais dont la Morphologie nous permet de prévoir la structure) avec les Monotrèmes. Ceux-ci sont très spécialisés comme le montrent l'absence de dents, la langue allongée, le conduit auditif externe, les circonvolutions du cerveau d'*Echidna*, les plaques buccales cornées d'*Ornithorhynchus*, etc. Ils ont donc pu perdre le proatlas, qui aura, sporadiquement, persisté ailleurs.

VI. — M. CORNET n'a vu aucune »trace d'ossification post-occipitale« chez *Manis* <sup>4)</sup>. Ici, j'avoue que je ne comprends plus. En effet, le préparateur à l'Université de Gand nous dit <sup>5)</sup>:

1) J. CORNET, Proatlas etc., p. 416.

2) J. CORNET, Proatlas, etc., p. 418.

3) T. H. HUXLEY, On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata, and more particularly of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London, 1880, p. 653.

4) J. CORNET, Proatlas etc., p. 418.

5) J. CORNET, Proatlas etc., pp. 413 et suiv.

1. Que le sus-occipital des Mammifères offre fréquemment une échancrure dorsalement au foramen magnum;

2. Que les ossifications post-occipitales se formeraient dans la membrane obturatrice qui relie les bords de l'échancrure aux neurapophyses de l'atlas;

3. Que *Manis* a une saillie empiétant dorsalement sur le foramen magnum au lieu d'une échancrure;

4. Que cette saillie n'existe pas chez l'embryon et est remplacée par l'échancrure ordinaire;

5. Que ladite saillie est due à l'ossification ultérieure de la membrane de l'échancrure, ossification qui correspondrait à l'os post-occipital d'*Erinaceus*.

Eh bien! Mais alors *Manis* a aussi un os post-occipital; seulement, au lieu de rester libre, il se soude au sus-occipital. Il n'y a, par conséquent, dans cette structure, rien qui puisse atteindre la théorie du proatlas; au contraire, comme je l'exposerai tout à l'heure.

VII. — Quoique M. CORNET n'en parle point, certaines personnes pourraient prétendre que s'il a existé, un jour, une vertèbre entre l'atlas et l'occipital, l'embryogénie doit la retrouver, même là où elle a disparu chez l'adulte, puisque »l'Ontogénie répète la Phylogénie«<sup>1)</sup>. La première répète la seconde, oui, mais en la condensant<sup>2)</sup>. Il est certain que les ancêtres des Mammifères ont, notamment, dû, posséder, jadis, des dents vomériennes; la Morphologie, dont les prévisions se sont si souvent vérifiées, amène à cette conclusion. Je doute très fort, pourtant, qu'on retrouve jamais embryogéniquement les dents en question. On pourrait aisément multiplier les exemples.

VIII. — Nous avons reconnu, jusqu' à présent, que le travail de M. CORNET n'avait nullement renversé, ni même entamé, la théorie du proatlas, soit dans ses bases, soit dans aucun détail. Cette théorie reste donc, jusqu' à nouvel ordre, entièrement debout.

Voyons, maintenant, si — le proatlas existant indépendamment de toute ossification post-occipitale, et étant même reconnu comme se présentant constamment sous ce dernier aspect chez les Crocodiliens,

1) E. HAECKEL, *Natürliche Schöpfungsgeschichte*, 3. Aufl., p. 276.

2) E. HAECKEL, *Schöpfungsgeschichte etc.*, p. 276.



les Dinosauriens <sup>1)</sup> et les Rhynchocéphaliens — le naturaliste de Gand n'aurait pas réussi à établir que c'est abusivement qu'on a appliqué ce nom aux ossifications post-occipitales des Mammifères, notamment chez *Macacus* et *Erinaceus*.

IX. *Macacus*. Que disent les partisans de la théorie du proatlas? Par la considération des nerfs spinaux, nous prévoyons un proatlas. Or, l'os post-occipital de *Macacus* occupe justement la position que doit avoir le centre rudimentaire du proatlas. Donc, jusqu'à ce qu'on trouve mieux, nous le considérons comme ce centre rudimentaire.

M. CORNET a-t-il mis la main sur ce mieux? J'en doute. Car il écrit que, pour lui, l'os post-occipital de *Macacus* n'est qu'une ossification du ligament suspenseur de l'apophyse odontoïde de l'axis <sup>2)</sup>. D'accord, mais cela n'est pas une interprétation fixant la valeur morphologique de l'os dont il s'agit; c'est une description marquant sa position dans l'organisme. Adopter les vues du préparateur à l'Université de Gand, c'est tout simplement supprimer une explication rationnelle, contre laquelle aucune objection sérieuse n'est faite, et non la remplacer. Au surplus, pour représenter le centre d'une vertèbre proatlantique, l'os post-occipital doit précisément être une ossification du ligament prémentionné. En effet, il faut qu'il soit périchordal et, justement, la chorde dorsale traverse le dit ligament pour se rendre dans le crâne <sup>3)</sup>.

Quant à la forme de l'os post-occipital, qui serait différente dans le spécimen de M. ALBRECHT et dans celui de M. CORNET, je crois qu'elle n'a aucune importance. Car les organes rudimentaires (précisément par ce qu'ils ne servent plus à rien) sont variables et irréguliers. J'en pourrais citer de nombreux exemples.

X. *Erinaceus*. Pour les adhérents à la théorie du proatlas, même raisonnement que dans le premier alinéa du paragraphe précédent.

---

1) L. DOLLO, Cinquième Note sur les Dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1884, p. 135.

2) J. CORNET, Proatlas etc., p. 418.

3) A. KOELLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, 2. Aufl. 1879, p. 445 et fig. 275.

Passant sous silence cette argumentation, M. CORNET déclare que l'os post-occipital d'*Erinaceus* n'est qu' »une sorte d'os wormien post-occipital«<sup>1</sup>). Le naturaliste de Gand espère sans doute, par là, enlever à la pièce en question toute valeur morphologique et être ainsi dispensé de l'expliquer. Examinons le cas.

Comment se présentent donc les os wormiens? Ce sont, ainsi que chacun le sait, de petits os placés dans les sutures du crâne, spécialement dans celles où l'engrènement est fort marqué. Leur contour est d'ordinaire très découpé et dendritique; ils sont variables, irréguliers et asymétriques. Si on étudie les sutures dans lesquelles ils se trouvent, on constate que les os normaux en contact envoient l'un dans l'autre de longs prolongements ornés à la périphérie d'indentations accentuées; ces prolongements ont fréquemment l'aspect de péninsules reliées avec la masse principale de l'os qui les supporte par un isthme étroit. Que cet isthme s'annule (et il n'en manque pas qui sont sur le point d'arriver à cet état) et la péninsule devient île, — c'est un os wormien.

Y-a-t-il dans l'os post-occipital d'*Erinaceus* la moindre ressemblance avec la description que nous venons de rappeler? Evidemment, non. Car:

1. Il n'est pas dans une suture.

2. Il n'appartient pas au crâne<sup>2</sup>), puisqu'il est en dehors de l'échancrure qui limite le sus-occipital vers le foramen magnum.

1) J. CORNET, Proatlas etc., p. 416.

2) Que pourrait-on invoquer, en effet, pour prétendre que le post-occipital dépend du crâne? 1. Qu'il est dans une échancrure de l'occipital (J. CORNET, Proatlas etc., p. 414)? Mais, à ce compte là, la moelle fait aussi partie de l'occipital, puisque'elle traverse le foramen magnum. 2. Qu'il se soude à l'occipital chez *Manis* (J. CORNET, Proatlas etc., p. 416) et probablement aussi chez l'homme (TH. KERCKRINGII Spicilegium anatomicum. Amstelodami 1670, Pl. XXXVI, fig. II, F)? Mais cela n'empêche pas qu'il soit le proatlas. Car, on sait que, chez les Sélaciens notamment (E. ROSENBERG, Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier. Eine Festschrift. Dorpat 1884), un certain nombre de vertèbres peuvent être incorporées dans le crâne, sans cesser pour cela d'avoir leur valeur morphologique de vertèbres. 3. Que le nombre des points d'ossification du sus-occipital varie suivant les auteurs et suivant les animaux, et qu'il n'est dès lors pas étonnant que le post-occipital appartienne à l'écaïlle occipitale (J. CORNET, Proatlas etc., p. 414)? Mais, si les auteurs sont réellement en désaccord sur le même animal, cela prouve uniquement que la question demande encore des recherches. Quant au nombre variable des points

3. Son contour n'a rien de commun avec celui d'un os wormien; au contraire, il est régulier, symétrique et seulement découpé, sur la ligne médiane, par une incisure qui démontre son origine paire, comme il convient à des rudiments de neurapophyses.

C'est, par conséquent, d'une manière purement gratuite qu'on lui a appliqué le qualificatif d'os wormien. S'il eut été ailleurs, on l'eut appelé sésamoïde. Ce sont, d'habitude, les expressions dont on se sert pour désigner les os dont on n'aperçoit pas la valeur morphologique et dont on veut se débarrasser. On connaît l'histoire du pisiforme<sup>1)</sup>.

La seule vraie objection contre la nature proatlantique de l'os post-occipital d'*Erinaceus*<sup>2)</sup>, c'est qu'il est dans une membrane. Mais, nous ne savons rien de son origine. De ce qu'il est placé dans la membrane obturatrice, cela ne prouve pas qu'il n'a pas été préformé en cartilage. Et quand cela serait? La clavicule fut d'abord un os dermique; chez les Vertébrés supérieurs, elle est pourtant cartilagineuse dans son développement<sup>3)</sup>. Ne pourrait-on voir l'inverse dans le cas du proatlas?

XI. — En résumé, M. CORNET n'a pas ébranlé, en quoi que ce

---

d'ossification chez des types divers, cela peut provenir de ce que toutes les écailles occipitales ne sont pas homologues entre elles. En effet, l'homme a un grand nombre de points d'ossification, mais il n'a pas d'interpariétal, ni d'échancrure suprarachidienne (J. CORNET, Proatlas etc., p. 413). Son écaille n'est donc pas véritable sus-occipital, comme celle d'*Erinaceus* (W. K. PARKER, On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part III. Insectivora. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1885, Vol. 176, Part. I, Pl. 21, s.o.); elle correspond à: Interpariétal + Sus-occipital + Post-occipital (= Proatlas) (P. ALBRECHT, Sur la fosse vermiennne du crâne des Mammifères. Bull. Soc. Anthropol. Bruxelles, 1884, p. 143). Enfin, il y a, dans ce que veut le préparateur à l'Université de Gand, une évidente contradiction. D'une part, le post-occipital serait une ossification de membrane; de l'autre, il appartiendrait à l'écaille de l'occipital, et naturellement, au bord inférieur de celle-ci. Mais, justement, cette région a toujours une origine cartilagineuse! Ce qui précède prouve donc, tout simplement, que, là où le post-occipital n'existe pas comme formation isolée, il y aura lieu de le chercher dans l'écaille occipitale. C'est peut-être là le secret de sa rareté à l'état d'os séparé!

1) H. LEBOUCC, Recherches sur la morphologie du carpe chez les Mammifères. Archives de Biologie, 1884, p. 78.

2) J. CORNET, Proatlas etc., p. 416.

3) C. GEGENBAUR, Grundriss der vergleichenden Anatomie, 1878, p. 501.

soit, la théorie du proatlas; il n'a pas même démontré que le post-occipital des Mammifères n'est point le proatlas, et c'est encore comme M. ALBRECHT l'a interprété qu'il est le mieux expliqué pour le moment.

XII. — Qu'on me permette, maintenant, quelques remarques sur des points de détail.

1. Les post-occipitaux représenteraient des » vestiges ataviques «<sup>1)</sup>. M. CORNET s'est laissé tromper ici par l'étymologie du mot. Les post-occipitaux (= proatlas) des Crocodiliens, notamment, étant toujours présents, quoique réduits, sont non ataviques, mais rudimentaires; ils seraient ataviques dans le cas où, n'existant pas normalement, ils réapparaîtraient comme productions individuelles reproduisant une structure ancestrale.

2. L'historique du naturaliste de Gand ne mentionne pas les travaux suivants :

- A) C. BRUCH, *Vergleichende Osteologie des Rheinlachs*, Mayence 1861. Cet auteur, presque vingt ans avant M. ALBRECHT, a considéré les post-occipitaux des Crocodiliens comme les restes d'une vertèbre intercalée entre l'atlas et l'occipital.
- B) C. B. BRÜHL, *Icones ad zootomiam illustrandam. Das Skelet der Krokodilinen*. Vienne 1862.
- C) Eudes-DESLONGCHAMPS, *Mémoires sur les Téléosauriens de l'époque jurassique du département du Calvados*. Mém. Soc. Lin. Normandie. Caen 1863.
- D) P. ALBRECHT, *Sur la fossette vermienne du crâne des Mammifères*. Bull. Soc. Anthropol. Bruxelles 1884.
- E) L. DOLLO, *Première Note sur le Hainosaure, mosasaurien nouveau de la craie brune phosphatée de Mesvin-Ciply, près Mons*. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1885.
- F) G. BAUR, *The proatlas, atlas, and axis of the Crocodilia*. *American Naturalist* 1886.
- G) G. BAUR, *Osteologische Notizen über Reptilien*. *Zoologischer Anzeiger* 1886.

C'est là une lacune regrettable dans un mémoire spécialement écrit sur le proatlas; d'autant plus que M. CORNET cite M. SMETS, qui cite M. BAUR, lequel, à son tour, cite les autres notices susmentionnées. Un peu de soin aurait suffi pour éviter cette lacune.

3. Au point de vue de l'exactitude, M. ALBRECHT n'a pas

---

1) J. CORNET, *Proatlas etc.*, p. 407.

»rencontré«<sup>1)</sup> deux ossifications chez *Hatteria*<sup>2)</sup>, mais une seule, car l'autre était perdue. Ici encore, le préparateur à l'Université de Gand a été trop rapidement.

4. Parlant du proatlas du Reptile néo-zélandais, M. CORNET dit que l'observation de M. ALBRECHT est absolument unique; que cet os n'a jamais été vu, ni avant, ni après l'anatomiste allemand.

Un instant. Avant M. ALBRECHT, on n'a jamais rencontré le proatlas, par ce qu'on n'a jamais eu l'idée de le rechercher. Le naturaliste de Gand se figure-t-il que tout est découvert chez *Hatteria*? Et si, demain, on vient à trouver quelque chose de nouveau, s'agira-t-il d'un cas individuel, par ce que l'organe inconnu jusqu'alors aura échappé aux prédécesseurs? Evidemment, non. En raisonnant ainsi, on pourrait facilement prétendre que tous les *Hatteria* examinés avant M. BALDWIN SPENCER n'avaient pas d'œil pinéal<sup>3)</sup>.

Après M. ALBRECHT. Mais, après M. ALBRECHT, M. CORNET ignore (quoiqu' il aurait pu l'apprendre dans le travail de M. SMETS)<sup>4)</sup> que M. BAUR a retrouvé le proatlas du Reptile néo-zélandais<sup>5)</sup>. Je ne parle pas de mon observation, postérieure à la publication de la Note du préparateur à l'Université de Gand.

5. A propos de la plaque nuchale d'*Acipenser*, que j'ai comparée<sup>6)</sup> aux post-occipitaux pour faire voir qu'elle n'a rien de commun avec eux, M. CORNET écrit: »Ce n'est qu'un os dermique dont on n'aurait pas même dû s'occuper ici«<sup>7)</sup>. Merci de la leçon; mais elle n'est pas méritée, comme je vais le montrer. Le naturaliste de Gand ne m'a assurément pas compris. Sa critique serait juste, si j'avais établi un parallèle entre la plaque nuchale (os dermique, comme tout le monde le sait) et le proatlas, rudiment de vertèbre. Mais, pour procéder par éliminations successives, j'ai supposé la valeur morphologique des post-occipitaux des Dinosauriens inconnue (ce qui était vrai, d'ailleurs); dans ces conditions, ils pouvaient aussi bien être d'origine dermique que préformés en cartilage.

1) J. CORNET, Proatlas etc., p. 409.

2) P. ALBRECHT, *Hatteria* etc., p. 192.

3) B. SPENCER, On the presence and structure of the pineal eye in Lacertilia. Quart. Journ. Microsc. Sc. 1886.

4) G. SMETS, *Hatteria* etc., pp. 608 et 609.

5) G. BAUR, Notizen etc., p. 733.

6) L. DOLLO, Dinosauriens de Bermisart etc., p. 132.

7) J. CORNET, Proatlas etc., p. 410.

Mais, bien plus. M. CORNET veut faire dépendre les post-occipitaux (selon lui, ossifications de membrane) de l'écaille occipitale<sup>1)</sup>, et, celle-ci est, au moins partiellement<sup>2)</sup>, dermique. Il aurait donc dû me féliciter de ma comparaison au lieu de la trouver mauvaise.

6. M. CORNET me reproche<sup>3)</sup> également d'avoir pris le caractère pair comme fondamental pour le proatlas, en rappelant que le proatlas d'*Erinaceus* est impair. Chez l'adulte, oui, comme celui des Crocodiliens, d'ailleurs. Ce qui n'empêche pas que ces os soient pairs à l'origine. C'est ce que prouve, en particulier, de la manière la plus satisfaisante, la préparation d'*Erinaceus* que figure<sup>4)</sup> le naturaliste de Gand. Voilà ce que j'avais voulu dire, simplement.

7. Pourquoi citer et résumer (cela prend presque une page) les travaux de MM. LACHI et HOUZÉ, pour déclarer ensuite que ce serait sortir du cadre qu'on s'est tracé que de les discuter. Ou ils se rapportent à votre sujet, et, alors, discutez-les; ou ils ne s'y rapportent pas et, dans ce cas, pourquoi les mentionner. C'est de l'érudition inutile.

8. *Hatteria* doit s'appeler *Sphenodon*, car:

*Sphenodon* GRAY, 1831 = *Hatteria* GRAY, 1842 = *Rhynchocephalus* OWEN, 1845<sup>5)</sup>.

Il est vrai que j'ai eu aussi le tort d'employer autrefois le second de ces noms. M. CORNET aurait donc mieux fait de me critiquer à cet égard, en évitant de tomber dans la même faute, que de me poser les objections auxquelles j'ai répondu plus haut.

9. Pourquoi transformer l'orthographe primitive<sup>6)</sup> de proatlas en pro-atlas<sup>7)</sup>? Que devient alors le sens de l'épithète proatlantico-atlantique (hypapophyse, p. ex.), métamorphosée en pro-atlanto-atlantique? Pourquoi, d'autre part, changer un terme que l'on veut supprimer?

10. Qu'est-ce que la morphologie comparée<sup>8)</sup>? La morphologie peut-elle être autre que comparée? C'est de l'anatomie descriptive alors?

1) J. CORNET, Proatlas etc., p. 416.

2) W. K. PARKER and G. T. BETTANY, The morphology of the skull, 1877, Londres, p. 305.

3) J. CORNET, Proatlas etc., p. 411.

4) J. CORNET, Proatlas etc., fig. 2 et 3 de la planche non numérotée.

5) J. E. GRAY, Cat. Shield Rept. Brit. Mus., Part II, 1872, p. 30.

6) P. ALBRECHT, Proatlas etc., p. 450.

7) J. CORNET, Proatlas etc., p. 406.

8) J. CORNET, Proatlas etc., p. 418.

Je m'arrête ici. J'espère avoir démontré que: ni au point de vue de la méthode<sup>1)</sup>, ni au point de vue de l'observation<sup>2)</sup>, ni même au point de vue de l'historique<sup>3)</sup>, le travail de M. CORNET n'est satisfaisant. La seule chose qu'on peut en tirer, — et dont l'auteur ne s'est pas aperçu — c'est une confirmation des vues de M. ALBRECHT<sup>4)</sup> qu'on s'était proposé de combattre<sup>5)</sup>.

---

1) Puisqu'il ne démontre rien.

2) Puisque le naturaliste de Gand n'a pas su retrouver le proatlas de *Sphenodon*.

3) Puisque M. CORNET a laissé passer, sans les citer, au moins sept notices se rapportant à son sujet, tandis qu'il en mentionne deux n'ayant pas de relations directs avec la question traitée.

4) Puisque le préparateur à l'Université de Gand a retrouvé le proatlas d'*Erinaceus* et celui de *Macacus*.

5) En terminant, je ne puis m'empêcher de dire un mot du rapport académique de M. P. J. VAN BENEDEN (Bull. Acad. Roy. Belg. 1888, T. XV, p. 260) sur la Note de M. CORNET. 1. Le célèbre professeur de l'Université de Louvain conclut ainsi: „Cette communication de M. CORNET est intéressante; elle montre que l'auteur est doué d'un véritable esprit critique et sait observer. Quoique le sujet soit très borné, M. CORNET n'a pas négligé de faire une partie historique complète.“ On a pu voir, par tout ce qui précède, que cette conclusion est en opposition directe avec les faits. 2. Le proatlas des Crocodiliens n'est pas, comme je l'ai rappelé plus haut, „entre l'occipital et l'atlas“, mais placé dorsalement à ce dernier. 3. Personne n'a jamais „proposé le nom de proto-vertèbre pour désigner cette partie osseuse“. Chacun sait, en effet, que ce terme a déjà une signification entièrement différente (O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere, Jena 1886, p. 117). 4. „M. CORNET“ . . . . „aboutit à la conclusion qu'il n'existe pas de proto-vertèbre dans les Mammifères“. Le naturaliste de Gand ne se sert, nulle part, de l'expression proto-vertèbre. Le sens nouveau, que M. P. J. VAN BENEDEN attribue à ce mot, me paraît de nature à jeter la confusion dans les esprits. En effet, tout embryologiste qui aborderait la phrase précitée sans autre préparation ne pourrait la considérer que comme un lapsus calami, puisque les Vertébrés peuvent manquer de vertèbres, mais non de protovertèbres (B. HATSCHKE, Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeit. Zool. Inst. Wien, 1881, p. 34). 5. Sur la soi-disant absence de proatlas chez *Hatteria*, voir ci-dessus.



# Untersuchungen an neuen Turbellarien.

Von

Prof. Dr. **J. Kennel** in Dorpat.

Hierzu Tafel XVIII und XIX.

---

Bei Gelegenheit der zahlreichen Excursionen, die ich im Laufe der letzten Jahre in der Umgebung Würzburgs machte, um die dortige niedere Fauna genau kennen zu lernen, beobachtete und sammelte ich mehrfach eine dunkelfarbige *Planaria*, die sich, sobald sie in Bewegung war, auf den ersten Blick von den sonst vorkommenden *Planaria torva* und *lugubris*, ferner auch von *Pl. polychroa* und *gonocephala* deutlich unterschied. Die einzige Fundstelle ist die sog. Alandsquelle in einem Seitenthälchen an der Strasse von Würzburg nach Randersacker, und auch dort kommt das Thierchen nur im Ausfluss der Quelle selbst und im obersten Laufe des von ihr abströmenden kleinen Baches, hier aber unter Steinen in ziemlich grosser Anzahl vor, ausser ihr keine andere dendrocoele Turbellarie. Das Wasser der Quelle ist sehr klar und hat eine constante Temperatur von 10—12° Celsius; es strömt mit ziemlicher Heftigkeit und in bedeutender Quantität an einer Weinbergsmauer aus seiner primitiven Fassung in ein kleines, flaches, in einen grossen Stein gehöhletes Bassin, fliesst über dasselbe heraus und verschwindet im Boden; in etwa zehn Schritt Horizontalentfernung kommt es ungefähr fünfzehn Fuss tiefer wieder zum Vorschein und bildet von da an ein kleines Bächlein, das dem Maine zufliesst, wenn es nicht während der heissen Sommermonate unterwegs versickert; in seinen Lauf sind neuerdings einige kleine Erweiterungen eingefügt worden, so dass sich von Stelle zu Stelle durch Stauungen etwas

grössere Wassermengen ansammeln können. Bei der immerhin geringfügigen Stärke der Wasserader steigt im Sommer schon in kurzer Entfernung von der Quelle die Temperatur des Wassers auf weit über 12° Celsius und sinkt im Winter bis zum Gefrierpunkt herab. Nun fiel mir schon von Anfang an bei genauem Durchsuchen des Baches auf, dass die Planarie nur im Ausfluss der Quelle selbst, und im Abwasser höchstens fünfzehn bis zwanzig Schritte weit abwärts aufzufinden war. Einmal fand ich auch einige Exemplare in einiger Entfernung links von der Quelle, wo aus einem Loch in der Weinbergstützmauer nur wenig Wasser, offenbar Ueberwasser der Quelle selbst, herunterfloss und einen Besatz von Algen erzeugt hatte.

Beim Transport nach Hause und im Aquarium hielten sich die Thierchen schlecht, und nur häufiges Wechseln des Wassers und Aufbewahren im Kühlen konnte sie für längere Zeit retten, wobei sie aber nie recht wohl aussahen, sondern meist zusammengezogen ruhig sasssen. Es war klar, dass sie höhere Temperaturen als etwa 12° Celsius schlecht vertrugen und in der Freiheit mieden.

LEYDIG hatte diese Planarie schon in der Alandsquelle gesehen und dieselbe ohne Bestimmung in seiner „Fauna des Rhön- und Maingebietes“ erwähnt als eine schwarze Planarie „ohne Tentakel“, die er auch in den Bächen der Rhön gefunden habe. Ob letztere Angabe auf einer Verwechslung dieser Planarie mit *Pl. torva*, *lugubris* oder einer anderen beruht<sup>1)</sup> oder aber richtig ist, kann ich nicht beurtheilen,

1) In seinen „Studien über die Fauna des Grossen und kleinen Teiches im Riesengebirge“ in: Z. f. w. Z. Bd. 41 berichtet ZACHARIAS von einer „schwärzlich-grau gefärbten Planarie mit scharf abgestutztem Kopfe und zwei scharfen Augenpunkten, welche auffallend weit nach hinten gelegen sind“. Dieselbe Planarie habe IJIMA in einem Bache zu Marienthal (bei Eisenach) aufgefunden und mit dem Namen *Planaria abscissa* bezeichnet; derselbe beabsichtige, das Thier im Nachtrag zu seiner grösseren Planarienarbeit zu beschreiben. Ich habe vergeblich an der angegebenen Stelle darnach gesucht, und auch sonst ist mir keine Abhandlung IJIMAS über diesen Gegenstand bekannt geworden.

Dass dagegen diese Planarie identisch ist mit unserer *Planaria alpina*, glaube auch ich, so dass der Name *Pl. abscissa* IJ. in der Literatur verschwinden muss, wenn sich die Identität herausstellt. Auch die von IMHOF (in: Zool. Anz. No. 200) im Lej Sgrischus gefundene Planarie von schiefergrauer bis schwarzer Farbe gehört, wie auch ZACHARIAS vermuthet (in: Z. f. w. Z. Bd. 43) wohl hierher, was noch viel wahrscheinlicher gemacht wird durch die aus ähnlichen alpinen Fundstellen stammenden von mir untersuchten Exemplare von zweifellos identischen Thieren, worüber weiter unten.

da ich nicht mehr Gelegenheit fand, in der Rhön zu sammeln; indessen ist es durchaus nicht unmöglich, dass in den kalten Oberläufen der Rhöngewässer diese Species vorkommt.

Was dem Thierchen ein besonderes Interesse verleiht, ist der Umstand, dass es sich bei näherer Untersuchung und genauem Studium der Literatur als ein rein alpines Thier auswies, was ich zum Ueberfluss noch an gut conservirtem Vergleichsmaterial aus Gewässern sehr hochliegender Alpenregionen constatiren konnte; es erklärt sich daher, dass es überall, wo es ausserhalb der Alpen in der Ebene vorkommt, an kalte, oder besser an gleichmässig niedrig temperirte Gewässer gebunden ist. Aus demselben Grunde ist mir sein Vorkommen in der hohen Rhön, deren Quellen und Bäche die oben angegebene Temperatur besitzen, durchaus nicht unwahrscheinlich.

Der erste, welcher unsere für Deutschland neue Planarie beschrieb, ist DANA<sup>1)</sup>, der sie in hochliegenden Wassern der Graubündtner Alpen fand, als *Hirudo alpina* in die Wissenschaft einführte, ganz kenntliche, wenn auch rohe Abbildungen davon giebt, ihr Verhalten im Leben nicht ganz übel schildert und die merkwürdigsten Geschichten von ihrer Gefährlichkeit für Menschen und Vieh zu erzählen weiss, auf die einzugehen keine Veranlassung ist. CARENA<sup>2)</sup> suchte das Thierchen wieder auf, um sich durch Augenschein von seinen Eigenschaften zu überzeugen, und weist nach, dass dieser gefürchtete Blutegel eine Planarie ist, die er für *Pl. torva* GMELIN-MÜLLER erklärt; seine Beschreibung der Gestalt, Bewegungsweise, der Gewohnheiten und des Verhaltens des Thieres in Wasser verschiedener Temperaturen ist so vollkommen der Wahrheit entsprechend, dass nichts hinzuzufügen bleibt. Der dritte, sehr genaue Beobachter, dessen Arbeiten sich leider durch eine souveräne Verachtung aller Literatur auszeichnen, so dass die dort beschriebenen Thiere oft viele Schwierigkeiten bereiten, ist DALYELL<sup>3)</sup>. Er fand seine *Planaria arethusa* in kalten Quellen an verschiedenen Orten Englands und widmet ihr eine eingehende Betrachtung. Besonders studirte er die Lebensweise und die Regenerationserscheinungen des Thierchens sehr eingehend und giebt ziemlich kenntliche,

1) In: Mélanges de philosophie et de mathématique de la Société Royale de Turin pour les années 1762—1765, Turin 1766.

2) In: Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino, t. 25, Torino 1820.

3) The Powers of the Creator displayed in the Creation etc., vol. 2, 1853 und: Observations on some interesting phenomena on animal physiology exhibited by several species of Planaria 1874.

wenn auch blasse Abbildungen. Merkwürdigerweise ist er nicht im Stande gewesen, die Geschlechtsorgane aufzufinden, obgleich er in seiner Figur 13, Tab. XVI hinter dem Schlund einen kreisrunden hellen Fleck deutlich zeichnet, der nichts anderes als der Penissack sein kann. Es ist freilich nicht zu leugnen, dass die Geschlechtsapparate unserer Planarie sehr zusammengedrängt und theilweise abweichend von den sonst bekannten gebaut sind. Bei dem Mangel der Kenntniss des Geschlechtsapparates aber ist es schwer, die Identität zweier Planarien festzustellen; doch spricht die Gestalt, das Vorkommen und die Lebensweise der *Planaria arethusa* DAL. dafür, dass sie dieselbe ist, wie *Planaria alpina* DANA; dazu kommt noch gerade der helle Fleck an Stelle des Penissackes, der bei gelindem Quetschen bei unserer Planarie genau so zum Vorschein kommt.

Ob dagegen die von THOMSON<sup>1)</sup> als *Pl. arethusa* unter einem Stein zusammen mit *Pl. nigra* MÜLL., *Pl. torva* MÜLL. und *Pl. lactea* MÜLL. gefundene Planarie die unsrige ist, möchte ich schon wegen der Gesellschaft, die meist wärmeres Wasser liebt, bezweifeln; es ist auch etwas viel für einen Stein!

Von allen übrigen beschriebenen Planarien kann keine mit *Pl. alpina* identificirt werden.

Dass unsere Turbellarie wirklich *Planaria alpina* DANA ist, geht zweifellos aus der Vergleichung mit solchen Exemplaren hervor, die aus Oertlichkeiten stammen, welche denjenigen, wo DANA seine *Hirudo alpina* gefunden hat, benachbart sind und die gleichen klimatischen Verhältnisse bieten. Ich erhielt zahlreiche gut conservirte Thiere, mit den Würzburgern völlig identisch, aus dem Quellengebiet des Plessur und des Davoser Landwassers in den Graubündtner Alpen. Die Plessur hat ihre Quellen in den Thälern Sapun, Welschtobel, Arosa, Fonday, durchströmt in vier Stunden langem Lauf das Schaufigger Thal und mündet bei Chur in den Rhein; in diesem Gebiet fand sich die Planarie im Schwellisee (1919 Meter hoch, Temperatur des Wassers 2.8° Celsius) sehr häufig unter Steinen; das Wasser des Sees ist Quell- und Schneewasser, vom Anfang November bis Mai zugefroren; ferner in den Quellen, die sich in den Schwellisee ergiessen, überall unter Steinen und dem dieselben überziehenden Moos, obwohl seltener als im See selber. Auch im Abfluss des Schwellisees, dem „Arosener Wasser“, trifft man sie an, dessen Temperatur in der Höhe von 1770 m gemessen im September

1) In: Ann. and Mag. Nat. Hist. (ser. 2) vol. 7, 1851, p. 502.

4° Celsius betrug, sowie in den Quellen, welche diesem Wasser zufließen. Vom Quellgebiet des „Davoser Landwassers“, das die Landschaft Davos durchfließt und in den Rhein mündet, wurde die Quelle „Chaltbrun“ auf dem östlichen Abhang der Mayenfelder Furka, ca. 2400 m hoch, untersucht und bei einer constanten Wassertemperatur von 2° C. die Planarie gefunden.

Bevor wir an die genauere Beschreibung dieser Alpenplanarie und an die Schilderung ihrer charakteristischen Organisationsverhältnisse gehen, ist noch die Frage zu erörtern, wie sich das Vorkommen eines so ausgesprochen hochalpinen Thieres in der Nähe Würzburgs und in England erklären könnte. Der nächstliegende Gedanke ist offenbar der, dass das Thier ein Relict aus der Eiszeit sei. Es ist aber in jüngster Zeit so viel von Relicten aus dem Meer und der Eiszeit die Rede, dass man unwillkürlich etwas vorsichtig wird und zuerst untersuchen muss, ob nicht das Vorkommen durch Wanderung oder Verschleppung in neuerer Zeit erklärt werden kann<sup>1)</sup>. Beides scheint mir nun in diesem Fall nicht gut möglich zu sein.

Schliesst schon das Vorkommen des Thieres in England eine Verbreitung durch active Wanderung nach Lostrennung dieses Landes vom Continent aus, so wäre eine Wanderung von den Alpen nach dem Maingebiet nur durch den Rhein möglich. So wahrscheinlich es auch ist, dass gar manche Individuen in den oberen Lauf des Rheines gerathen und auch weit abwärts verschleppt werden, so unwahrscheinlich ist ihre Fähigkeit, bei ihrer geringen Widerstandskraft gegen wärmeres Wasser sich an der einen oder anderen Oertlichkeit zu erhalten. Sollten dennoch zufällig von einzelnen Individuen Stellen gefunden worden sein, wo sie sich ansiedeln konnten, so musste die Wanderung Mainaufwärts doch auf die grössten Schwierigkeiten stossen, da bei der hohen Temperatur des Wassers im Sommer alle Individuen zweifellos zu Grunde gehen mussten, die unterwegs waren. Sollte aber die Verbreitung in neuerer Zeit von Etappe zu Etappe, etwa während des Winters, vor sich gegangen sein, so müssten unterwegs zahlreiche für die Lebensbedingungen unserer Planarie günstige Plätze vorhanden sein, an denen sie sich ansiedeln konnte und wo sie noch zu finden wäre. In diesem Falle wäre sie aber bisher kaum der Aufmerksamkeit der Zoologen in Deutschland entgangen.

An eine rein passive Verschleppung kann aber noch weniger ge-

---

1) Vgl. hierüber: CREDNER, Ueber Relictenseen in: PETERMANN'S Geogr. Mittheil., Heft 69.

dacht werden. Eine solche kann für Süßwasserthiere nur auf zweierlei Weise zu Stande kommen: entweder werden kleine Dauereier oder resistente Keime mit dem Staub der ganz oder theilweise ausgetrockneten Wasserbecken oder deren Ufer durch den Wind fortgetragen, oder es werden Eier oder entwickelte Thiere im Wasser selbst oder auch durch die Luft durch geeignete Vehikel (schwimmende Gegenstände, Fische und Vögel) als zufällige Anhängsel verschleppt und irgendwo abgesetzt. Gegen diese Verschleppungstheorie ist der Einwand erhoben worden, dass dann manche Thiere, z. B. rhabdocoele Turbellarien und kleine Crustaceen, viel allgemeiner und gleichmässiger verbreitet sein müssten, als dies der Fall ist<sup>1)</sup>; allein man hat bei solchem Einwand ausser Acht gelassen, dass trotz der massenhaften Verbreitung der Keime die letzteren doch nur in besonderen Fällen sämtliche complicirten, zu ihrer Entwicklung und Fortexistenz nothwendigen Bedingungen finden und darum manche Formen doch nur vereinzelt oder an beschränkten Orten vorkommen. Ich kenne in der nächsten Nähe Würzburgs zwei kleine Tümpel, die nur durch einen Zwischenraum von wenigen Fuss von einander getrennt sind und jeden Sommer völlig austrocknen, so dass eine Vermischung des Bodensatzes in jedem Jahre vorkommt und von mir absichtlich vorgenommen wurde. Trotzdem ist die Fauna beider total verschieden: in dem einen leben in ungeheuren Mengen Daphniden und *Asplanchna*, im andern *Cypris*, Culiciden- und Fliegenlarven, aber nie findet man eine Vermengung der Thierarten in beiden. In der Rheinebene fand ich jeden Sommer auf Feldwegen in Regenwasserpfützen Mengen eines grossäugigen, vermuthlich unbeschriebenen *Mesostoma*, dessen Dauereier mit dem feinen Staub zweifellos auch in umliegende Wassergräben verschleppt werden, ebendasselbst *Apus* und *Branchipus*, und doch begegnete ich diesen Thieren trotz aufmerksamen Suchens niemals in solchen Gräben mit beständigem Wasser. Wie unglaublich schnell sich aber unter zusagenden Verhältnissen Thiere entwickeln können, dafür lieferten mir dieselben Regenlachen im Sommer 1883 einen frappanten Beweis. Nach wochenlanger absoluter Trockenheit kam in der Nacht ein heftiges Gewitter, und schon am zweiten Tage darauf wimmelte es in den Pfützen auf dem vorher staubtrocknen Feldweg nicht nur von Infusorien, Ostracoden und Mesostomiden, letztere mit reifen Dauereiern, sondern es fand sich daselbst sogar ein *Branchipus*,

---

1) Besonders spricht sich IMHOF in verschiedenen Publicationen gegen eine weitgehende Verschleppung aus.

vollkommen erwachsen und mit Eiern im Eiersack! Tags darauf war wieder alles trocken.

Von den erwähnten Verschleppungsarten kann nun für unsere Planarie keine in Betracht kommen; zum Transport durch den Wind ist weder eine Planarie noch ihr Cocon geeignet, und der anderen Methode steht abermals die geringe Widerstandsfähigkeit im Wege. Auch ist gar nicht abzusehen, welcher Art das Transportmittel gewesen sein sollte, das das unbedeutende Wasseräderchen der Alandsquelle aufgefunden hätte; für Fische ist es unzugänglich, Wasservögel besuchen es nie. Es ist immer zu berücksichtigen, dass der Ausfluss der Quelle selbst der hauptsächlichste Aufenthaltsort der Thiere ist. Ja der Umstand, dass dieselben gelegentlich in einem schwachen seitlichen Abfluss der Quelle hoch an einer senkrechten Mauer auftreten, wohin sie, da das geringe Wasserquantum sofort im Boden versickert, nicht von unten her gelangen konnten, macht es zur Gewissheit, dass die Planarien auch im Innern des Berges in den Spalten und wahrscheinlichen unterirdischen Wasserbecken leben, welche die Quelle speisen. Alle diese Umstände zeigen deutlich, dass der Aufenthaltsort dieser Planarienart eine Zuflucht ist, welche ein schwacher Rest in zusagend kaltem Wasser gefunden hat. Wenn wir dies zugeben, so kann die Art nur eine grössere Verbreitung gehabt haben zu einer Zeit, wo auch die umgebenden Gewässer von einer sehr niedrigen Maximaltemperatur waren, und als solche bleibt uns nur die sog. Eiszeit übrig. Damals war auch England in Verbindung mit dem Continent, und so erklärt sich leicht das Vorkommen der *Pl. alpina* dort wie hier, erklärt sich ihr vereinzelt Vorkommen in kalten Quellen, die als Zufluchtsort dienten, als die grössere Menge der Gewässer allmählich wieder höhere Temperaturen annahm. Diese Planarie gehört zu den stenothermen Thieren, die nicht im Stande waren, sich wärmerem Klima und starken Temperaturschwankungen anzupassen und die gleich vielen anderen nordischen und hochalpinen Thieren vielfach da aussterben mussten, wo sie während der Eisperiode ihre Lebensbedingungen gefunden hatten.

In biologischer Hinsicht darf ich nicht unterlassen, anzuführen, dass ich von *Pl. alpina* niemals Cocons gesehen habe, ebensowenig wie der leider dahingegangene hoffnungsvolle junge Dr. EGGER, dem ich das Material aus Arosa verdanke; ich möchte auf diesen Punkt kein zu grosses Gewicht legen, da ich ja nicht zu jeder Jahreszeit die Thiere gesammelt habe. Aber wer sich mit Planarien beschäftigt hat, weiss, dass ihr erstes Geschäft in der Gefangenschaft gewöhnlich die



Ablage von Cocons ist; meine Thiere waren wohl geschlechtsreif, und ich fand auch im Freien ganz junge Individuen, aber so viele ich auch untersuchte, kein einziges mit Cocons in Bildung, keines legte einen Cocon in Gefangenschaft ab, allerdings wurde daselbst auch kein junges Thier geboren. Immerhin wäre die Möglichkeit des Lebendiggebärens bei dem normalen Aufenthalt in Gewässern, die nur kurze Zeit ohne Eis sind, wohl zu beachten. Leider konnte ich wegen meiner Uebersiedelung nach Dorpat in dieser Richtung, die vielleicht manches Interessante geboten hätte, keine weiteren Beobachtungen anstellen.

Was das äussere Aussehen unserer Planarie anlangt, so erreicht dieselbe in den grössten Exemplaren, die mir zu Gesicht kamen, im ausgestreckten Zustande, etwa beim ruhigen Kriechen, die Länge von 15—16 mm bei einer grössten Breite von 3 mm. Die Gestalt ist langgestreckt, am breitesten hinter der Mitte, nach vorn verschmälert, nach hinten stumpf zugespitzt oder auch abgerundet. Das Vorderende ist quer abgestutzt, in der Mitte schwach nach vorn gerundet und seitlich in zwei spitze Fortsätze, die man als Tentakel bezeichnen kann, ausgezogen. Hinter den Tentakeln verschmälert sich der Körper rasch, um dann langsam zu seiner grössten Breite anzuschwellen; bei nicht völlig ausgestreckten Thieren kann man von einer halsartigen Einschnürung sprechen (Fig. 2). Die beiden kleinen Augen liegen um die halbe Breite des Vorderendes vom vordersten Rand entfernt und so weit auseinander, dass die Breite jener Körperstelle ungefähr in drei gleiche Theile getheilt erscheint. Jedes Auge liegt medianwärts von einem sehr kleinen pigmentfreien ovalen Fleck. Die Färbung wechselt von dunklem grünlichgrau, durch braungrün zu schwarzbraun, die Mitte des Rückens ist dunkler, das Vorderende und die Stelle, wo Schlundrohr und Penis liegen, etwas heller, letztgenannte Stellen aber von dunklerer Färbung eingefasst. Die beiden Tentakellappen sind gewöhnlich von der Spitze her dunkler pigmentirt. Die Unterseite ist heller, und die Darmverästelungen scheinen hier dunkel durch (Fig. 1 b); die Stellen für Schlund und Penis sind durch hellere Farbe deutlicher zu erkennen als auf der Oberseite, und die Mund- und Genitalöffnung ist deutlich dunkel umrandet.

Die Bewegungen der Thierchen sind sehr lebhaft; beim ruhigen Kriechen werden die Tentakel etwas aufgerichtet getragen, das Vorderende, stark gestreckt, macht tastende Bewegungen unter allerlei Windungen, der vordere Körperrand wird oft der Unterlage angeheftet und als Haftapparat benutzt, so oft das Thier beunruhigt schneller vorwärts kommen will. In diesem Falle macht das Thier beinahe

spannerartige Bewegungen, wie *Dendrocoelum lacteum*, dem es in seinem Gebahren überhaupt ähnelt; nur werden die Ränder des Körpers nicht wellenförmig zusammengezogen, wie bei dieser Art. Vielfach beobachtet man bei Individuen, die in halbausgestrecktem Zustand ruhig an der Glaswand des Aquariums hängen, dass einzelne Stellen des Körperrandes spitz lappenartig ausgezogen der Unterlage anhaften, wie das von *Dendrocoelum* und anderen Planarien sehr häufig zu sehen ist.

Höchst charakteristisch ist meist das Verhalten und die Formgestaltung der Turbellarien beim Tödtten in verschiedenen Reagentien, so übereinstimmend bei derselben und so verschieden bei den einzelnen Arten, dass man nie versäumen sollte, bei der Beschreibung von Turbellarien diesen Punkt unter genauer Angabe möglichst einfacher Reagentien zu erwähnen; es kann oft sicherer zur raschen Orientirung über eine Species führen als alle ausführlichen Schilderungen des gewöhnlich sehr verborgenen anatomischen Baues. Beim Uebergiessen der *Pl. alpina* mit concentrirter kalter Sublimatlösung ziehen sich die Thiere mässig zusammen, nehmen eine länglich ovale Gestalt an mit flacher Bauch- und schwach gewölbter Rückenfläche; dieselbe Form, nur etwas länglicher, weil weniger contrahirt, erhalten sie bei plötzlichem Uebergiessen in voller Bewegung und in wenig Wasser mit 50% Salpetersäure. Beide Reagentien ergeben sehr gute Objekte zu histologischer und anatomischer Untersuchung durch Schnitte. Bemerkenswerth wird dann besonders die Unterseite des Vorderendes (Fig. 12); hier sieht man den Rand der Sohle convergent als zwei helle Linien nach vorn gegen die Mittellinie zusammenlaufen, nach aussen die contrahirten Tentakel lassend. Von der Vereinigungsstelle der Sohlenränder aus zieht dann in der Mittellinie nach hinten ein kurzer, aber ziemlich tiefer Spalt, den man auch bei *Planaria polychroa* und anderen bemerken kann, wenn sie in ähnlicher oder ihre Gestalt in entsprechender Weise conservirender Art behandelt wurden. An Stelle dieses Spaltes tritt bei vielen Planarien eine seichte runde Grube auf<sup>1)</sup>, und sie ist offenbar die conservirte Form jener Körperstelle, welche im Leben den Thieren als Haftapparat bei hastiger Bewegung dient. Ich will hier nicht von einem Saugnapf reden, wie die Unterseite des Vorderendes von *Dendrocoelum lacteum* von LEYDIG<sup>2)</sup> genannt wurde,

1) cf. GRUBE, Beschreibungen von Planarien des Baikargebiets in: Arch. f. Naturg., 38. Jahrg. 1872.

2) Vom Bau des thierischen Körpers. Atlas.

aber Haftlappen oder Haftwulst kann man die Bildung bei letztgenanntem Thiere sowie bei *Dendr. angarensis* recht wohl nennen. Trotzdem LEYDIG an citirter Stelle eine ganz gute Abbildung giebt, und obwohl STIMPSON<sup>1)</sup> in seiner Diagnose des von ihm aufgestellten Genus *Dendrocoelum* sagt: „Caput antice excavata (!) v. bilabiata (!), absque tentaculis“, womit er zweifellos eine saugnapfähnliche Vertiefung meint, da er in der entgegenstehenden Diagnose von *Planaria* anführt: „capite sessius subdiscreto, triangulare nec labiis nec acetabulo praedito“ — konnte IJIMA<sup>2)</sup> von einem derartigen Gebilde nichts bemerken; und doch ist dasselbe hier aufs Deutlichste ausgeprägt, was man schon am ruhig kriechenden Thiere, wenn man es von der Ventralseite her betrachtet, noch mehr aber bei hastiger Bewegung desselben, wo es ausgiebigen Gebrauch davon macht, beobachten kann; auch conservirt sich die betreffende Körperstelle in kalter Sublimatlösung stets in gleicher höchst charakteristischer Form (Fig. 13). Beim ruhigen Gleiten auf der Unterlage tragen die genannten Thiere die Mitte des Vorderrandes, der verdickt erscheint, erhoben, so dass sie nur mit den Seitenrändern die Unterlage berühren, jederzeit gefasst, bei unsanfter Berührung diese Stelle fest anzupressen und mit krampfhafter Contraction die Seitenränder weit über dieselbe vorzuschieben, gleichfalls festzuheften und so „schrittweise“ sehr schnell fortzuschreiten. Noch ausgiebiger sind diese Bewegungen bei *Dendrocoelum angarensis*. In conservirtem Zustand zeichnen sich die betreffenden Körperstellen durch regelmässige Wulstbildungen aus, die ungefähr den bei Gebrauch entstehenden Falten und Wülsten entsprechen (cf. Fig. 13 u. 14 von *Dendr. lacteum* und *angarensis*). Will man dieses Vorhandensein von Haftwülsten leugnen und aus der Gattungsdiagnose streichen, so weiss ich nicht, wodurch man die Gattung *Dendrocoelum* überhaupt aufrecht erhalten möchte. Die Verästelungen des Darmcanals allein genügen dann nicht, denn sie sind zu wechselnd an Zahl und Form, so dass man in Verlegenheit kommen kann, ob man eine Planarie zu *Dendrocoelum* oder *Planaria* stellen soll. Der Bau der Geschlechtsorgane und alles Uebrige schliesst sich so eng an *Planaria* an, das muskulöse Hilfsorgan ist bald vorhanden, bald fehlt es, Tentakel in mannigfacher Form treten auf, dass eine Abtheilung in zwei Gattungen unmöglich würde. Vielleicht ist man bei genauerem Studium zahlreicherer

---

1) *Prodromus etc.* in: *Proc. Acad. Philad.* 1857.

2) *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocoelen (Tricladen)* in: *Z. f. w. Z.*, Bd. 40.

Süßwassertricladen späterhin dennoch genöthigt, *Dendrocoelum* wieder mit *Planaria* zu vereinigen, wenn noch mehr Haftapparate ähnlicher Art, die eine Brücke schlagen, aufgefunden werden. Denn dass auch *Pl. polychroa*, *torva* und *Pl. alpina* ihr Vorderende zum zeitweiligen Anheften benützen und dort eine besonders ausgezeichnete Stelle haben, die auch am conservirten Individuum hervortritt, ist zweifellos.

Von der Anatomie der *Pl. alpina*, die im Allgemeinen mit dem von anderen Süßwasserdendrocoelen Bekannten übereinstimmt, will ich nur die Punkte besonders anführen, die für unsere Art charakteristisch und zu ihrer genauen Wiedererkennung dienlich sind; das ist zunächst die Structur der Geschlechtswerkzeuge. Ovarien und Hoden geben keinen besonderen Anlass zu Bemerkungen, ebensowenig die Vasa deferentia und Oviduct. Letztere vereinigen sich, bevor sie in das Genitalantrum münden, dorsal vor demselben und treten mit gemeinsamem Gang von oben her in den Vorraum ein. Dieser ist relativ lang, steigt von der Geschlechtsöffnung aus schräg nach oben und vorn auf, und zeigt in seiner halben Länge eine Erweiterung, vermuthlich die Stelle, wo die Cocons gebildet werden. Dass die Bildungsstätte dieser Eihüllen nicht der sog. Uterus ist, hat IJIMA<sup>1)</sup> nachgewiesen, und auch ich habe bereits seit längerer Zeit verschiedentlich Gelegenheit gehabt, bei mehreren Planarienarten zu constatiren, dass immer das Geschlechtsatrium die reifenden und fertigen Cocons enthält. Der bisher sog. Uterus kommt auch unserer Planarie in der bei *Dendrocoelum* und *Planaria* gewöhnlichen Form zu; er mündet mit feiner Ausführung von oben her unmittelbar hinter dem gemeinsamen Endabschnitt der Oviducte in das Antrum; mitunter jedoch findet man auch, besonders bei Quetschpräparaten frischer Thiere, einen für alle drei Canäle gemeinsamen Ausführungsgang, indem sich der Uterusgang mit dem Oviduct vor der Einmündung in die Geschlechtscloake vereinigt; es ist nicht unmöglich, dass durch Contractionen der trennenden Brücke diese frühere Vereinigung hergestellt wird, die dann nicht normal wäre. Vgl. hierüber Fig. 15 und Fig. 16, wo die beiden Verhältnisse dargestellt sind. Was die Bedeutung des sog. Uterus anlangt, so hat jüngst HALLEZ<sup>2)</sup> sich dahin geäußert, dass darin die Befruchtung der Eier vor sich gehe. Er fand darin verschiedene Male junge Eier mit geringen Quantitäten Dotterzellen,

1) l. c.

2) Sur la fonction de l'organe énigmatique et de l'uterus des Dendrocoeles d'eau douce, in: Comptes Rend. Sc. Paris t. 104.

sowie Spermatozoen. IJIMA dagegen hat niemals Sperma darin gesehen und hält das Gebilde für eine Drüse, welche das Material zur Coconschale liefert. Ich kann mich keiner dieser Auffassungen ganz anschließen. Das Vorhandensein von Eiern und Dotterzellen in der Tasche des fraglichen Organs bei conservirten Thieren kann, wie ich glaube, nicht mit Sicherheit beweisen, dass sie auch im normalen Zustand jemals dahin gelangen. Wer die gewaltigen Contractionen und Verschiebungen beobachtet hat, die gerade in der Region der Geschlechtswerkzeuge beim Tödten der Planarien häufig eintreten, wird die Möglichkeit nicht abweisen können, dass Gebilde, die sich in dem erweiterten Vorraum fanden, als sehr weiche Dinge bei der Contraction, die zuerst den Hautmuskelschlauch trifft, in die sog. Uterustasche hineingepresst und dort conservirt werden können. Dass andererseits das Epithel der Tasche drüsig ist und ein Secret liefert, das öfters als hyaline und homogene Masse beobachtet werden kann, scheint mir zweifellos. Dass aber Spermatozoen in der Tasche zu finden sind, hat bereits MAX SCHULTZE<sup>1)</sup> erwähnt, der sogar von einem Spermaphor mit dunkler Hülle spricht. Und in der That kann man im richtigen Augenblick, d. h. bald nach einer Begattung, sich diesen Anblick verschaffen. Zur Bildung eines Spermaphores müsste aber das als männliches Individuum bei der Begattung fungirende Thier ein besonderes Organ besitzen, und zwar müsste die Höhlung des Penis, der zweifellos das Sperma überführt, dazu eingerichtet sein, was jedoch nicht der Fall ist. Es gelang mir nun mehrfach, besonders bei *Pl. polychroa*, der auch das andere räthselhafte Organ oder die musculöse Drüse IJIMA's fehlt, die man allenfalls im Verdacht dieser Leistung haben könnte, zwei Thiere in copula zu tödten und zu conserviren, so dass der Penis des einen Individuums in der Vagina des andern steckte und wie ein Pfropf jede Translocation allenfalls vorhandener Eier, Dotterzellen und Spermatozoen verhindert. Beim Schneiden solcher Thiere fand ich allemal bei demjenigen, in welches der Penis des andern eingeführt war, die sog. Uterustasche angefüllt mit Spermatozoen, den Penis im Anfang des Uterusganges steckend; umhüllt war die Spermamasse von dem erwähnten Drüsensecret, das dem Epithel der Tasche selbst entstammt, im Leben flüssig ist und meiner Meinung nach zur längeren Conservirung des aufgenommenen Spermas bestimmt sein dürfte. Demnach wird man diesen Uterus wohl dem weiblichen Geschlechtsapparat der Thiere zurechnen, ihn aber als *Receptaculum*

---

1) In: CARUS, *Icones zootomicae* 1857.

seminis bezeichnen müssen. Da auch nach den Beobachtungen von HALLEZ eine einzige Begattung zur Befruchtung der Eier, die in zwei bis drei Cocons successive abgelegt werden, hinreicht, so muss wohl ein solcher Aufbewahrungsort für das Sperma vorhanden sein. Es wird bei dieser Auffassung auch die meist in verschiedenem Grade muskulöse Wandung des engen Ganges dieses Receptaculum verständlich, die dazu dient, nach Bedarf die Tasche zu schliessen oder zu öffnen, letzteres so oft Eier im Genitalantrum der Befruchtung harren.

Bei dieser Anschauung wird freilich die Bedeutung des bei vielen Planarien bald in der Einzahl, bald in der Mehrzahl vorhandenen „muskulösen Drüsenorgans“ als Bursa copulatrix, wie HALLEZ will, kaum haltbar sein, da dasselbe bei der Befruchtung selbst kaum eine Rolle spielen dürfte; das geht auch schon daraus hervor, dass es Planarien giebt, die dieses Organs entbehren, deren Begattung aber in derselben Weise vor sich geht wie bei den anderen, welche es einfach oder doppelt besitzen. Hierher gehört ausser *Planaria polychroa* auch *Pl. alpina*. Ausserdem liegen die entsprechenden Organe bei *Polycelis nigra* und *cornuta* nach den Angaben von ROBOZ ZOLTAN<sup>1)</sup> und O. SCHMIDT<sup>2)</sup> in einer besonderen Höhle hinter der Geschlechtsöffnung, die getrennt von dieser sich nach aussen öffnet. Dass HALLEZ bei *Dendr. lacteum* und *angarensis* zweifellos Spermatozoen in der Höhlung des Organs gefunden hat, erkläre ich mir in der oben erwähnten Weise durch gewaltsame Vertheilung der in Receptaculum seminis angehäuften oder im Moment des Sterbens aus dem eignen Penis ausfliessenden Spermamassen durch die Contractionen der umgebenden Muskulatur. Unter diesen Umständen kann dem Organ wohl keine andere Rolle zugetheilt werden als diejenige der Hilfe bei Ablage und Befestigung des Cocons oder auch die eines Reizorgans bei der Begattung. In beiden Fällen wird das Fehlen des Organs bei manchen Formen nicht auffallen dürfen; während die einen ihre Cocons ohne Hilfe eines solchen Apparates ablegen und anheften, wobei wohl das muskulöse Antrum die Rolle übernimmt, mögen die andern mit Unterstützung des Organs ihre Eihüllen bei der Ablage in bestimmter Richtung dirigiren, mit neuen Secretmassen übergiessen und bald auf Stielen oder auch ohne solche fixiren; denn dass das Organ, sei es

1) A *Polycelis nigra* Ehr. boncz tana, 1881.

2) Die dendrocoelen Strudelwürmer aus der Umgebung von Graz, in: Z. f. w. Z., Bd. 10.

hohl oder solide, ein Secret liefert, darüber sind alle Beobachter einig. Sollte es als Reizorgan wirken, so ist daran zu erinnern, dass von nahe verwandten Schnecken die einen einen Liebespfeilsack besitzen, andere nicht, dass auch die Duplicität desselben vorkommt. Nur genaue Beobachtungen lebender Thiere bei der Begattung und Eiablage können sicheren Aufschluss über die Function dieses Hilfgorgans der Geschlechtswerkzeuge geben.

Am Interessantesten ist bei *Planaria alpina* die Structur des Penisbeutels und des Penis. Bei den meisten bekannten Süswassertricladen ist der Penis ein stark muskulöser, conischer, in der Längsrichtung durchbohrter Zapfen, welcher mit seinem vorderen kolbig verdickten Theil, etwa der Hälfte seiner Länge, mit dem umgebenden Gewebe verwachsen ist und mit seiner freien Spitze in den Penissack oder Penisbeutel hineinragt; der letztere ist eine Fortsetzung des Geschlechtsantrums nach vorn, dessen Wandungen wohl Muskelfasern enthalten, jedoch keine besondere Stärke zeigen; gewöhnlich ist die Muskeleinlagerung nicht viel stärker, als sie es im Geschlechtsvorraum und der Vagina ist. Bei unserer *Pl. alpina* dagegen sieht man sofort auf Längs- und Querschnitten, dass der Penisbeutel eine ungeheuer starke Muskulatur besitzt, während der darin liegende Penis schwach, schlank und wenig muskulös ist. Schon bei lebenden Thieren, die man unter dem Deckgläschen etwas presst, bemerkt man diese auffallende Muskelmasse als rundlichen, hellen Fleck, was auch DALYELL bei seiner *Pl. arethusa* zeichnet. Auf einem Medianschnitt (Fig. 15) stellt der ganze Penisbeutel eine grosse eiförmige, dickwandige Blase dar, in deren engem Hohlraum der dünne Penis als spitzer hohler Zapfen geborgen ist. Die Vasa deferentia treten, nachdem sie zu mehrfach gewundenen Samenblasen angeschwollen sind, am vorderen stumpfen Ende mit gemeinsamem Canal durch die dicke Wand des Penisbeutels hindurch, und dieser Canal setzt sich durch den Penis hindurch fort. Am hinteren, der Geschlechtsöffnung zugewendeten, etwas spitzeren Ende ist die ventrale Wand des Penisbeutels noch über das Geschlechtsantrum verlängert, so dass auch dieses ventralwärts eine stark muskulöse Wand besitzt, die über die früher erwähnte Erweiterung nach hinten reicht. Auf diese Weise bleibt nur die senkrecht aufsteigende Vagina dünnwandig und fast frei von Muskulatur. Die Wand des Penisbeutels lässt vier Schichten unterscheiden: äusserlich eine aus zahllosen, dichtgedrängten Zellen bestehende Hülle, welche auch den Connex mit dem umgebenden Gewebe vermittelt, unter derselben eine mächtige Längsmuskelschicht, und zu innerst eine starke



Lage von Ringmuskeln, die endlich von einem Epithel schöner Zellen von fast cubischer Form überkleidet ist. Dieses Epithel setzt sich unter gelegentlicher Aenderung seines Characters in alle Hohlräume des Geschlechtsapparates fort, in Antrum, Vagina, Receptaculum seminis, Oviduct, überzieht äusserlich den Penis und kleidet dessen Canal aus.

Das merkwürdigste Bild gewährt die Längsmuskelschicht des Penisbeutels auf dem Querschnitt durch das ganze Organ (Fig. 17). Die Muskelfasern sind nämlich nicht gleichmässig dicht zu einer einheitlichen Lage zusammengereiht, sondern zu Blättern vereinigt, die radiär auf der Ringmuskellage stehen, breiter sind an der Peripherie und keilförmig verschmälert nach dem Centrum zu. Bei dieser Anordnung reicht fast jedes Muskelblatt von aussen bis innen, und nur selten sind auf dem Querschnitt Blätter zu beobachten, welche nicht die ganze Dicke durchsetzen. Fig. 18 giebt ein stark vergrössertes Bild von fünf derartigen Muskelblättern, in denen die Querschnitte der einzelnen Faserbündel erkennbar sind. Die innere Ringmuskulatur zeigt einen gleichartigen fibrillären Bau.

Zwischen den einzelnen Blättern der Längsmuskulatur des Penisbeutels liegt ein sehr feines fibrilläres Bindegewebe ohne Kerne; die wenigen Kerne, welche man hie und da bemerkt, sind identisch mit den Kernen der Zellenlage, welche äusserlich den ganzen Penisbeutel in mehrfacher Schicht umhüllt; es sind einzelne dieser Zellen in die Tiefe gerückt. Welchen morphologischen Werth aber diese Zellen haben, vermag ich nicht mit voller Sicherheit anzugeben; dass sie nicht zu den Muskelfasern gehören, ist zweifellos, denn es sind nicht etwa Kerne der zu Muskelfasern umgewandelten Elemente, sondern echte Zellen von birnförmiger Gestalt, die ihre Fortsätze zwischen die radiären Muskelblätter hin aussenden. Der Gestalt nach könnte man sie für Drüsenzellen halten, aber ich habe nicht die geringste Andeutung von Ausführungsgängen gesehen, die doch die Ringmuskelschicht durchbohren und daselbst deutlich sein müssten, auch wenn man sie zwischen den Muskelblättern nicht bemerken könnte. Es bleibt mir nur übrig, anzunehmen, dass es eine besondere Art von Bindegewebe ist, die den starken Penisbeutel mit dem umliegenden Gewebe vereinigt. Diese Deutung hat wohl die meiste Wahrscheinlichkeit für sich.

Der Penis selbst besitzt nur schwache und anders angeordnete Muskelschichten; ihm fehlt vor allem die Längsmuskulatur; äusserlich ist er von dem Epithel überzogen, welches auch den Penisbeutel aus-

kleidet, und dasselbe Epithel schlägt sich an seiner Spitze um und kleidet den engen Canal aus, den das Sperma zu passiren hat. In der Nähe der Spitze findet man nun zwischen beiden Epithelien eine Ringmuskelschicht, zwischen welche sich aber von hinten her bald ein zelliges Bindegewebe einschiebt, so dass dadurch im mittleren und hinteren Theil des Penis eine äussere und eine innere Ringmuskellage von einander geschieden werden. Die äussere Ringmuskulatur steht an der Penisbasis mit der Ringmuskelschicht des Penisbeutels in Zusammenhang, die innere bekleidet den Ductus ejaculatorius durch den Grund des Penisbeutels hindurch bis zur Vereinigungsstelle der Vasa deferentia. Die Bindegewebsschicht steht in Zusammenhang mit dem äusseren Zellenbelag des Penisbeutels, der sich am Grunde des letzteren, der Ringmuskulatur des Ductus jaculatorius folgend, umschlägt und als ringförmige Schicht in den Penis eindringt, aber dessen Spitze nicht erreicht. Dieser Zusammenhang spricht für die bindegewebige Natur des äusseren Zellenbelags (cf. Fig. 15).

Bei der geschilderten Structur des Penis und seines Behälters kann die Wirksamkeit des ersteren während der Begattung nicht genau dieselbe sein wie bei den Planarien mit stark muskulösem Penis und schwacher Muskulatur des Penisbeutels. Die letzteren verlängern ihr Begattungsorgan ganz ausserordentlich, so dass es weit zur Geschlechtsöffnung herausgestreckt werden kann; dabei krümmt es sich nach vorn und dringt in die Vagina und in das Receptaculum seminis des anderen Thieres ein bei einer Lage der beiden Individuen, die schon von BAER<sup>1)</sup> ganz richtig abgebildet wurde: die Thiere legen sich entweder in der ganzen Länge, oder wenigstens mit der hinteren Körperhälfte, Bauch an Bauch, so aneinander, dass die Hinterenden nach der gleichen Richtung liegen. Die zwei sich begattenden Individuen der *Pl. alpina* vereinigen sich dagegen so (nach einer Beobachtung, welche Dr. VOIGT erst nach meiner Abreise von Würzburg machte), dass sie ihre Bauchseiten flach aneinander legen und nach entgegengesetzten Richtungen hinsehen; beim Vorstrecken des Penis wirkt wohl dessen Ringmuskulatur mit, das Organ zu verlängern; hauptsächlich aber ist es die Längsmuskulatur des Penisbeutels, welche durch mächtige Contraction das ganze eiförmige Gebilde derart verkürzt, dass der Längsdurchmesser ganz kurz wird und so die Ansatzstelle des Penis selbst schon in die Nähe der Geschlechtsöffnung

1) Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere; VI. Ueber Planarien; in: Nov. Act. Caes. Leop. Car. Nat. Curios, 1827.

vorschiebt. Bei dem Mangel einer Längsmuskelschicht kann der Penis keine selbständige Krümmung machen und wird in der angegebenen Lage der beiden Thiere geradegestreckt in das Receptaculum seminis eindringen können. In der contrahirten Form wird der Penisbeutel sehr oft conservirt.

Das Wassergefäßsystem, das in neuerer Zeit bei Planarien etwas genauer bekannt geworden ist, weicht bei *Pl. alpina* im Allgemeinen nicht von dem ab, was IJIMA von *Dendrocoelum* schildert; auch hier sind auf Schnitten, besonders im vorderen Körpertheil, die Gefäße deutlich zu erkennen, ebenso die von den knäuelartigen Aufwickelungen und Verzweigungsstellen dorsalwärts aufsteigenden Kanäle, die sich zu den Excretionsporen begeben. Diese sind unregelmässig auf der dorsalen Oberfläche zerstreut, und abweichend von *Dendrocoelum* finden sich regelmässig ein oder auch zwei Pori vor den Augen. Was die Structur der Canäle anlangt, so ist man, wie es scheint, allgemein der Ansicht, dass dieselben aus durchbohrten, hintereinander gereihten Zellen zusammengesetzt sind. Auf Schnitten erkennt man, gleichviel ob man ein Gefäss quer oder längs getroffen hat, dessen Wandung als einen homogenen Protoplasmasaum, in den von Stelle zu Stelle ein rundlicher, feingranulirter Kern eingelagert ist. Zellgrenzen habe ich weder auf Quer- noch auf Längsschnitten sehen können, obwohl bei letzteren oft Gefässstrecken getroffen waren, in deren Wandung zwei bis drei Kerne einander folgten. Es wird daher schwer zu entscheiden sein, was zu einem Zellengebiet gehört; die Anschauung von den durchbohrten Zellen, die auch noch anderwärts vorkommen sollen (z. B. in den Segmentalorganen und den Larvenexcretionsorganen der Bluteigel), will mir indessen nicht recht einleuchten. Da die Zellgrenzen durch völlige Verschmelzung der sich berührenden Zellenränder verschwunden sind, so scheint es mir viel natürlicher, und in das, was wir sonst über die Gestaltungen der Zellen und Epithelien mit Sicherheit wissen, besser passend, wenn man annimmt, die Canäle bestehen aus einer Reihe hintereinander liegender Zellen, deren jede sich so gekrümmt hat, dass sie den ganzen Umfang des Canals umgreift; an der Berührungsstelle der Ränder trat, ebenso wie zwischen den Nachbarzellen völlige Verschmelzung ein, so dass Nähte nicht mehr zu sehen sind. Das Resultat ist das nämliche, wie bei der Durchbohrung hintereinander gereihter Zellen, aber es ist doch immer eine Aussenfläche der Zellen, welche das Canallumen begrenzt, und die Geisseln oder Wimpern, die sich finden, stehen gleichfalls auf dieser Aussenfläche und nicht im Innern durchbohrter Zellen; es ist dann leicht,

die Structur solcher Canäle mit „einreihigem“ Epithel auf diejenigen mit „zweireihigem“ (Speicheldrüsen, Sericterien und MALPIGHI'sche Gefässe vieler Arthropoden) und auf die mit viereihigem Epithel zu beziehen; auch die Entstehung der Excretionsgefässe ist einfacher und leichter vorstellbar als bei der Annahme der durchbohrten Zellen; sie sind dann nichts anderes, als canalartige Lücken, welche von einzelnen begrenzenden Zellen in der angegebenen Weise ausgekleidet worden sind und so ihr einfachstes Epithel erhielten.

Bezüglich des Nervensystems will ich nicht unerwähnt lassen, dass ich an vielen Exemplaren, nachdem sie gefärbt und in Terpentin oder Nelkenöl durchsichtig gemacht worden waren, deutlich bemerken konnte, dass diejenige Commissur der Längsnerven, welche unmittelbar hinter der Mundöffnung liegt, beträchtlich stärker war als alle übrigen sehr zahlreichen. Ist dies Verhalten constant, woran ich nicht zweifle, so wäre hiermit eine dem Schlundring von *Microstoma* vergleichbare Bildung gegeben; rückt die Mundöffnung in die Nähe des Vorderendes, so verschwinden alle vorhergehenden Quercommissuren der Längsnerven; das Gehirn liegt dann unmittelbar über dem Schlund und unter demselben die erste (eventuell einzige) Quercommissur, die bei der Verkürzung des präoralen Nervenabschnitts direkt aus dem Hinterrand des Gehirns entspringt. Jedenfalls verlohnt es sich der Mühe, bei weiteren Planarienuntersuchungen auf ein ähnliches Verhalten zu achten, da sich daraus unter Umständen weitere Consequenzen für das Zustandekommen des Schlundringes höherer Thiere ziehen lassen.

Die anderen Turbellarien, über welche ich in Folgendem noch einiges mittheilen möchte, stammen aus Trinidad, der südlichsten der westindischen Inseln, der Orinocomündung gegenüber gelegen, wo ich sie im Jahre 1882 und 1883 gesammelt habe. Soweit ich aus der mir zugänglichen Literatur entnehmen kann, sind dieselben als neue Arten in die Wissenschaft einzuführen. Ueber einige derselben gab ich bereits früher <sup>1)</sup> kurze biologische Notizen, so dass ich mich hier auf die Beschreibung der Species und die Darstellung der anatomischen und eventuell histologischen Verhältnisse beschränken kann. Es gehören hierher zwei dendrocoele und einige rhabdocoele Turbellarien des süßen Wassers. Die erste derselben, welche den Namen *Planaria aurita* führen soll, fand ich in grosser Zahl in einem steinernen Bassin,

1) Biologische und faunistische Notizen aus Trinidad, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Bd. 6.

das auf der Savanne von Port of Spain Trinkwasser für das weidende Vieh enthält; später auch in Tümpeln und kleinen Bächen in der Umgebung der Stadt auf den nächsten Anhöhen, zwei Exemplare auch unter Steinen im Arima River; doch beruht die Identification letzterer nur auf dem gleichen anatomischen Bau, im Leben waren einige Unterschiede, freilich geringfügiger Art, zu bemerken. Die Thierchen sind sehr beweglich, stark contractil und verlängerbar; theils krochen sie an den Wänden des Wasserbeckens, theils auf dem Bodenschlamm schnell umher; zahlreiche Individuen waren auch im Schlamm selbst verborgen. Die Gestalt der Thiere ist schlank, lanzettförmig, hinten zugespitzt; Vorderende fast dreieckig mit scharfer Spitze, die Basis des Dreiecks in zwei spitze, querstehende Tentakel ausgezogen. Letztere setzen sich von den Kopflappen schärfer ab, als vom Rumpf; sie werden beim Kriechen aufgerichtet getragen. Die Augen sind gross, nierenförmig, schwarz, liegen in der Höhe der Tentakel, nahe beisammen, jedes nach aussen von einem grossen hellen Fleck umgeben, wodurch der Eindruck erzeugt wird, als schielten die Thiere sehr stark. Die Farbe wechselt etwas je nach dem Füllungsgrad und dem Inhalt des Darmes; gewöhnlich ist sie bräunlichgelb, mit hellerer Rückenlinie und Seitenrändern. Unter schwacher Vergrösserung setzt sich die Färbung folgendermaassen zusammen. Die Grundfarbe ist ein blasses Isabellgelb, das an den Rändern des Körpers, in der Mittellinie, in den Tentakeln und dem Kopflappen, sowie den Stellen seitlich von den Augen rein erhalten ist. Auf allen übrigen Theilen des Rückens ist dieselbe verdunkelt durch braune und braungelbe Pigmentpünktchen, die gegen die Mittellinie hin stärker angehäuft sind als an den Seiten. Besonders dunkel, fast schwarzbraun erscheinen die Conturen des sehr langen Schlundes und der Geschlechtsorgane durch Pigment, welches tiefer im Parenchym, in den Wandungen des Schlundsackes und Penisbeutels sich findet. Manche Thiere waren dunkler, bis braun, die aus dem Arima River waren braun, die Tentakel deutlich, aber stumpf. Länge im ausgestreckten Zustand 10—12 mm.

Beim Tödten der Thiere in irgend einem Reagens ziehen sich die Tentakellappen stark zusammen und bilden dann nur schwache stumpfe Hervorragungen an den Seiten des Vorderendes. Bei einer durch Dr. EHRENREICH in Brasilien gesammelten Planarie sind dagegen auch am conservirten Thier die Tentakel lange, seitlich vorstehende, etwas aufgerichtete Spitzen, was auf eine sehr beträchtliche Länge dieser Gebilde im lebenden Zustande schliessen lässt. Leider hat keines der vorhandenen Exemplare auch nur Anlagen von Geschlechtsorganen,

so dass eine Schilderung nicht verlohnt, da ohne Kenntniss des lebenden Thieres eine Identificirung doch nicht möglich wäre. Doch auch bei unserer *Pl. aurita* zeichnen sich die Tentakel im conservirten Zustand aus durch den gänzlichen Mangel der Stäbchen, durch höheres, schönes Epithel und die starke Versorgung mit Nerven, die als breites Ganglien-belegtes Band vom wohl entwickelten Gehirn in dieselben ausstrahlen. Bei jener brasilianischen Planaria findet man sogar an der Ansatzstelle der Tentakel eine schmale grubenartige Vertiefung, die ganz den Eindruck wie die Seitengrübchen mancher Rhabdocoelen machen. Da die Tentakel bei *Pl. aurita* sowohl als auch bei *Pl. alpina* beim Kriechen aufgerichtet werden, die Tentakel bei vielen Seeplanarien auf der Rückenfläche stehen und sonach weder mit der Unterlage noch mit entgegenstehenden Hindernissen zuerst in Berührung kommen, ausserdem am Vorderrande des Körpers steife Tasthaare eine allgemeine Verbreitung haben, so ist es kaum wahrscheinlich, dass die Tentakel der Sitz besonders entwickelten Tastsinnes seien. Viel wahrscheinlicher scheinen sie mir, ebenso wie der stäbchenfreie Kopfrand anderer einheimischer Planarien und die stäbchenfreien Stellen am Kopf ausländischer Planarien<sup>1)</sup>, der Sitz des Geruchssinnes (oder wenn man will, da sie im Wasser leben, des Geschmackssinnes) zu sein. Dass die Planarien eine Beute, z. B. todte Insecten, verwundete Schnecken, auf grössere Entfernungen wahrnehmen, wobei ihnen der Gesichtssinn durchaus nicht zu Statten kommen kann, lässt sich jederzeit an beliebigen Planarien im Aquarium demonstriren. Dutzende dieser Thiere, vorher in völliger Ruhe in allen Ecken des Aquariums klebend, werden mobil, sobald an einer Stelle ein Stückchen geronnenes Blut, ein zerdrückter Regenwurm etc. ohne Störung des Ganzen hineingelegt wird; sie ziehen, zuerst die zunächst sitzenden, später die entfernteren, das Vorderende nach beiden Seiten fortwährend bewegend (wie schnuppernd), mit grosser Sicherheit in die Nähe der Beute; dass ihre Augen ihnen dabei nicht helfen, geht daraus hervor, dass sie oft dicht am Bissen vorbeikriechen, offenbar weil sie bei der dichten Anhäufung der für sie wahrnehmbaren Moleküle die Richtung, von wo der Strom ausgeht, nicht unterscheiden können. Solche irrgelietete Individuen kehren aber sofort um, wenn sie aus der dichtesten Wolke dieser Theilchen sich entfernt haben. Schon die Bewegungen des Kopfes und der Tentakel bei diesem Suchen machen es höchst

---

1) KENNEL, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien etc., in: Arb. zool. Inst. Würzburg, Bd. 5.

wahrscheinlich, dass die von mir erwähnten Stellen der Sitz des Geruchssinnes sind, und ich bin jetzt mehr als je geneigt, diese Stelle den Seitengrübchen oder Wimpergruben der Rhabdocoelen und den Kopfganzen der Nemertinen als homolog zu betrachten, wie ich es früher schon ausgesprochen habe. Ueber letzteren Punkt werde ich wohl an anderer Stelle mich näher auszusprechen Gelegenheit haben. Für diese Homologie spricht sich übrigens auch IJIMA aus, der aber die betreffenden Stellen gerade für Tastapparate anspricht (selbst bei Nemertinen!), obwohl er die vereinzelt starren Haare, welche die Cilien um das mehrfache überragen, wohl kannte<sup>1)</sup>.

Die Geschlechtsorgane der *Pl. aurita* weichen nicht von dem bekannten Schema ab; Fig. 21 stellt einen medianen Längsschnitt durch dieselben dar, während Fig. 22 eine Totalansicht nach einem durchsichtig gemachten conservirten Thier giebt. Bemerkenswerth ist allenfalls der kurze Gang des Receptaculum seminis und das weite Lumen des Penis. Letzterer ist ein kurzer, stumpf conischer Zapfen, der mit dicker, muskulöser, zwiebel förmiger Wurzel dem Körperparenchym eingefügt ist und mit seiner halben Länge frei in das Lumen des weiten Penisbeutels hineinragt. Der Penisbeutel ist nicht muskulös, der Penis selbst besitzt Ring- und Längsmuskelschichten, die indessen keine grosse Mächtigkeit erreichen. Das Lumen des Penis ist, wie erwähnt, auffallend weit und verbreitert sich gegen die Penisbasis hin in zwei Schenkel, wodurch es, von oben gesehen, herzförmig aussieht (Fig. 22). In den Grund dieser Ausbuchtungen münden die Vasa deferentia, nachdem sie zu schwach gewundenen Samenblasen angeschwollen sind. Der Gang des Receptaculum seminis vereinigt sich mit dem Geschlechtsantrum ganz in der Nähe der äusseren Geschlechtsöffnung, und eben dort münden von den Seiten her die Oviducte ein. Die sehr zahlreichen Hoden nehmen die Ventralseite des ganzen Körpers vor und hinter der Geschlechtsöffnung ein; sie liegen zwischen allen Darm-schenkeln und lassen keine Anordnung in zwei Hauptreihen erkennen, wie dies z. B. bei *Pl. alpina*, besonders in jüngeren Exemplaren, un-gemein scharf ausgesprochen ist.

In den „biologischen und faunistischen Notizen aus Trinidad“ erwähnte ich kurz einer Planarie, welche sich durch Quertheilung vermehrt und keinerlei Anlagen von Geschlechtsorganen aufweist, soweit

---

1) Für den Sitz der Geruchsorgane bei Nemertinen hält die Seitenorgane neuerdings auch DEWOLETZKY: „Das Seitenorgan der Nemertinen“, in: Arb. zool. Inst., Wien, Bd. 7.



das damals am frischen Thier constatirt werden konnte. Unterdessen hat auch ZACHARIAS<sup>1)</sup> an einer deutschen Planarienart diese bis dahin niemals ganz sicher gestellte Fortpflanzungsweise beobachtet, und ganz neuerdings hat BERGENDAL<sup>2)</sup> auch für Landplanarien, speciell *Bipalium*, ein gleiches Verhalten zu beobachten geglaubt. Ueber letztere Angaben werde ich mir weiterhin einige Bemerkungen erlauben, nachdem ich die Planarie von Trinidad beschrieben und die Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Vermehrung geschildert habe.

Unsere Planarie, welche ich *Pl. fissipara* n. sp. nennen will, ist ein kleines Thierchen von höchstens 8 mm Länge; dabei ist indessen nicht ausgeschlossen, dass bei dem eventuellen Eintritt der Geschlechtsreife die Thiere eine beträchtlichere Grösse erreichen möchten, was jedoch unwahrscheinlich ist. Die Gestalt ist langgestreckt bandförmig, an beiden Enden abgerundet, vorn stumpfer als hinten, der Körper in der ganzen Länge gleich breit, nur gegen das Hinterende hin schwach verschmälert, der Rücken gewölbt, der Bauch flach. Die Färbung ist schwach rosenroth mit dunkel durchscheinendem, verästeltem Darm, dessen Zweige kurz, dick und dicht gedrängt sind; die von den Hauptästen abtretenden primären Zweige sind selten abermals getheilt, sondern nur gelappt. Etwa im Centrum des Thieres scheint das kurze Schlundrohr durch. Bei stärkerer Vergrösserung bemerkt man auf der Rückenseite zahlreiche kleine verzweigte braune Pigmentfleckchen. Die Darmschenkel reichen nicht bis zum Vorderende, sondern nur bis zu den beiden Augen, die sehr nahe beisammen etwa um Körperbreite vom Vorderende entfernt liegen, jedes in einem grossen pigmentfreien Fleck; sie liegen so nahe beisammen, dass diese beiden hellen Flecke einander fast berühren und nur durch einen sehr schmalen Pigmentstreifen getrennt sind. Geschlechtsorgane sind, wie erwähnt, nicht zu bemerken und auch auf Schnitten in keiner Weise zu erkennen; es giebt weder Ovarien, noch Hoden, noch äussere Geschlechtswerkzeuge; in dieser Beziehung gleichen unsere Planarien den Jugendstadien der gewöhnlichen Süsswasserdendrocoelen, bei denen auch lange Zeit hindurch jede distincte Anlage der Generationsorgane fehlt.

Ausser diesen beschriebenen Thieren findet man nun in grosser Zahl solche, welche die Vorbereitung zu einer Quertheilung getroffen haben. Hinter dem Mund sieht man eine Einschnürung, die sich be-

---

1) Ueber Fortpflanzung durch spontane Quertheilung bei Süsswasserplanarien, in: Z. f. w. Z., Bd. 43.

2) In: Zool. Anz. No. 249, Zur Kenntniss der Landplanarien.

sonders an den Seitenrändern bemerkbar macht, und erst später auch eine Querfurche auf Rücken und Bauch bedingt; dahinter liegen, ziemlich auseinandergerückt zwei Augenflecke, und noch weiter hinten, etwa da, wo man bei einer andern Planarie die Geschlechtswerkzeuge suchen würde, ein kurzes Schlundrohr, im vorgeschrittenen Stadium bereits mit einer Mundöffnung (Fig. 5). Erst wenn letztere vorhanden ist, wird die Einschnürung zwischen vorderem und hinterem Individuum tiefer und tiefer, und endlich tritt die Ablösung ein; dergleichen Vorgänge konnte ich an lebenden Individuen unter dem Mikroskop verfolgen. Sie sind in hohem Grade charakteristisch als Vorbereitungen zur Vermehrung durch Theilung, und auch ZACHARIAS hat an seiner Planarie Aehnliches beobachtet. Nicht so BERGENDAL bei *Bipalium*. Hier zerbrechen die Thiere, entweder auf einen äusseren Anreiz hin, oder, wie wenigstens BERGENDAL meint, auch ohne solchen in zwei oder drei Stücke und jedes Theilstück regenerirt sich zu einem ganzen Thier. Mir scheint das ein ganz anderer Vorgang zu sein, der nicht in die Kategorie der Vermehrung durch Theilung gehört, sondern zur Rubrik der Regeneration verlorener Theile, ähnlich wie die Regeneration zerschnittener oder zerbrochener Regenwürmer, oder abgetrennter Seesternarme zu vollen Thieren. Dass das Zerbrechen solcher Thiere ein ganz freiwilliges, man erlaube den Ausdruck, ein zum Zwecke der Fortpflanzung erfolgreiches und die aus der Regeneration resultirende Vermehrung also eine für die Art normale ist, wage ich zu bezweifeln. Betrachten wir zunächst die Art und die Umstände dieser Vermehrung. Man beobachtet im Gewächshaus, also unter Bedingungen, welche für die Thiere vielleicht ziemlich zusagende, aber keine normale sind, eine grössere Menge junger Bipalien, theils ohne, theils mit unvollkommen ausgebildeten „Köpfen“; die Thiere waren nicht geschlechtsreif. Auch in Aquarien gehaltene, nicht genügend gefütterte Süsswasserplanarien halten sich sehr lange, ohne ihre Geschlechtsorgane zu entwickeln; ich hielt solche über ein Jahr lang. Mit der Scheere zerschnittene Thiere regenerirten sich zu ganzen, ein Vorgang, der längst von anderen Planarien bekannt und beschrieben wurde (cf. DALYELL etc.). Als selbständige Quertheilung sieht BERGENDAL an, wenn Thiere, denen er ziemlich grosse Kopfstücke abschnitt, nun ihrerseits auch vom restirenden Hinterende ein Stück abschnürten und alle drei Theile sich regenerirten. Ich halte doch den erwähnten Eingriff für so gewaltig, dass es nicht Wunder nehmen darf, wenn die gequälten Thiere unter heftigen Contractionen des Körpers in Stücke zerbrechen; auch Nemertinen schnüren sich oft genug, beunruhigt oder

misshandelt, derart ein, dass sie in mehrere, manchmal in zahlreiche Stücke zerbrechen, von denen manche sich regeneriren. Aber noch Niemand hat das für eine spontane Theilung und normale Vermehrung angesehen. BERGENDAL fand auch unter einem umgestülpten Blumentopf, der zwei bis drei Wochen unberührt gestanden hatte, drei Theilstücke eines *Bipalium* mit Regenerationsanfängen, die noch so jung waren, dass die Theilung erst vor wenigen Tagen stattgefunden haben konnte; hier musste also eine spontane Theilung vorliegen. Wer die Landplanarien in ihrer Heimath und in der Freiheit zu beobachten Gelegenheit hatte, wird wissen, wie viel zarter und vergänglicher die meisten Arten sind als ihre Verwandten aus dem süßen Wasser, welche unbedeutenden Störungen die Thiere veranlassen, sich gewaltsam zu contrahiren, zu zerbrechen, sich in Schleim aufzulösen. Eine zu grosse Menge von Feuchtigkeit, welcher die Thiere nicht ausweichen können, zu bedeutende Trockenheit, die rasche Berührung mit anderen Thieren, einfaches Entfernen ihres Schlupfwinkels und dergl. genügen, die Thiere zu verletzen, und zwar nicht nur ungeschlechtliche, schlecht genährte, sondern geschlechtsreife, grosse und kräftige Individuen. Nun ist trotz der Unge störtheit unter dem Blumentopf doch das Zusammentreffen eines *Bipalium* mit Scolopendern, Asseln, Regenwürmern, Käfern etc. durchaus nicht ausgeschlossen; der Biss eines Scolopenders mag hinreichen, ein Thier zum Zerbrechen in mehrere Theile zu veranlassen. Dass sich jeder Theil wieder regenerirt, ist interessant, beweist die Zähigkeit und Regenerationsfähigkeit, erhält die Art und bedingt eine Vermehrung. Auch das Abbrechen des Eidechschwanzes und der Krebs scheeren ist der Erhaltung der Art günstig — eine Vermehrung resultirt daraus freilich nicht, wohl aber geschieht das bei vielen Seesternen und Polypen bei Verlust von Körpertheilen. Aber man kann dieses Zerfallen und Regeneriren nicht identificiren mit der oben geschilderten Vermehrung oder Fortpflanzung durch Theilung, wo vorher eine ganze Reihe von Neubildungen und Knospungserscheinungen sich geltend machen, die dazu führen, dass aus einem Individuum zwei werden, die sich erst trennen, nachdem jedes mehr oder weniger vollständig geworden ist. Solche Vorgänge kennen wir bei Rhabdocoeliden, (*Microstoma*, *Stenostoma*), Anneliden, Coelenteraten etc., von den Protozoen ganz abgesehen. Ueberall Vorbereitungen in ganz bestimmter Richtung, die zu bestimmtem Resultat führen. Die neu erzeugten Individuen sind sofort oder bald nach ihrer Ablösung, im Besitz aller nöthigen Organe, zu selbständigem Leben, zur Ernährung befähigt. Nicht so bei der pathologischen Quertheilung der Bipalien, anderer Planarien,

der Regenwürmer, *Lumbriculus*, der Abtrennung der Seesternarme etc. Selbst wenn diese Vorgänge spontan eintreten würden, was ich nicht glaube, so wäre das Resultat der Vermehrung doch ein äusserst unsicheres, da wohl die grösste Mehrzahl der mundlosen Theilstücke zu Grunde geht und nur ein kleiner Procentsatz auf Kosten aufgespeicherter Nahrungs-Reserve unter gewissen Bedingungen der Regeneration zu ganzen Thieren fähig ist. Die Häufigkeit solcher regenerirter Individuen zeigt nur die zahlreichen Störungen, denen manche Thiere ausgesetzt sind, die grosse Regenerationsfähigkeit der letzteren, die sie befähigt, den Kampf ums Dasein dennoch erfolgreich durchzukämpfen. Keinesfalls aber darf man beide Vorgänge in das nämliche Kapitel einreihen <sup>1)</sup>).

Kehren wir nach dieser Abschweifung zurück zur genaueren Betrachtung der Anatomie und der Vorgänge bei der Theilung der *Pl. fissipara*. Fig. 19 zeigt einen medianen Längsschnitt durch ein solches Thier, der nur im vorderen Theil ein klein wenig aus der Medianebene herausliegt, so dass ein Auge getroffen wurde — eine ganz geringfügige Abweichung, da die Augen so sehr nahe beisammen liegen. Das Gehirn (*g*), ist gross, wohl ausgebildet und durch den Belag grosser Ganglienzellen, besonders auf der Dorsalseite ausgezeichnet. Noch grösser sind die Ganglienmassen mehr lateralwärts und hier begleiten sie die Ursprünge der Längsnerven eine gute Strecke, wodurch das Gehirn deutlich zweilappig, mit nach hinten gerichteten Zipfeln, wird. Bei *g*<sup>1</sup> sieht man dann den Querschnitt einer der zahlreichen, aber sehr feinen Quercommissuren der Längsnerven, der sich durch bedeutende Stärke und durch den Belag von Ganglienzellen auszeichnet; das ist die Commissur des sich neu bildenden Gehirns des hinteren Thieres. Fig. 20 ist ein entsprechender Querschnitt durch ein anderes Individuum auf derselben Entwicklungsstufe. Hier haben sich lateral von den Längsnervenstämmen, die durch eine starke Commissur verbunden sind, grosse Massen von Ganglienzellen angesammelt, zunächst noch durch die ganze Breite des Körpers von einander getrennt, später rücken sie unter Verstärkung der Commissur näher zusammen und vereinigen sich zum neuen Gehirn in der Mittellinie. Wahrscheinlich tritt eine Verkürzung der Commissur dabei nicht ein, sondern die Ganglienzellen bedecken unter starker Vermehrung auch die mittleren Theile der immer stärker werdenden Commissur. Woher diese Ganglien-

1) Vergl. hierüber meine unterdessen erschienene Abhandlung: „Ueber Theilung und Knospung.“ Festrede. Dorpat 1887.

zellen kommen, weiss ich nicht; ob sie durch Vermehrung schon vorhandener, die Längsnerven begleitender Ganglienzellen entstanden sind, oder ob sie als Neubildungen aus indifferenten Mesodermelementen hervorgehen, muss ich dahingestellt sein lassen, obwohl mir das letztere wahrscheinlicher ist, weil es dem Vorgang bei Neubildung des Schlundes entsprechen würde. Die Augen treten zuerst als kleine Pigmentansammlungen auf. Der neue Schlund entsteht ganz in derselben Weise aus Mesodermelementen, wie dies für den Embryo durch IJIMA <sup>1)</sup> nachgewiesen worden ist. In dem Mesodermgewebe, das die beiden hinteren Darmschenkel von einander trennt, tritt eine starke Entwicklung indifferenter Zellen auf, wodurch die Darmäste selbst auseinander gedrängt werden. In dieser Wucherung bildet sich dann ein quer und senkrecht stehender Spalt, welcher sich zu einer Höhle erweitert, deren hintere Wand von einer einzigen Zellenlage gebildet wird, während an der vorderen ein Zellenpfropf von vorn nach hinten ins Lumen vorspringt. Die Höhle ist die neue Schlundtasche, der Pfropf die Anlage des Schlundes. Letztere ist direct von vorn nach hinten gerichtet und nicht schräg nach unten geneigt, wie beim Embryo von *Dendrocoelum lacteum* nach IJIMA. Nun differenciren sich die Zellen des Schlundpfropfes in Bindegewebe und Muskellagen, von hinten nach vorn tritt ein Canal im Innern auf, der schon mit einem Epithel ausgekleidet ist, bevor es sich nach vorn in den Darm öffnet, woraus mit Sicherheit hervorgeht, dass auch das Epithel der Schlundröhre wie der ganze Schlund und die Schlundtasche Mesodermgebilde ist, was IJIMA bei *Dendrocoelum* unentschieden liess. Noch ist keine äussere Mundöffnung durchgebrochen. Diese entsteht zugleich mit dem Durchbruch der Schlundröhre nach dem Darm zu, wobei sich das Körperepithel ein wenig einsenkt, so dass die Auskleidung des ungemein kurzen Mundtrichters der Epidermis entstammt. Der Schlund selbst kann jedoch erst in Communication mit dem Darm treten, wenn die vor ihm liegenden beiden Darmschenkel des Thieres zu einem einzigen präoralen Darm verschmolzen sind; das geschieht durch Verdrängen und Resorption des trennenden Körperparenchyms; auf diese Weise entsteht vom neuen Gehirn an bis zum Schlund ein einziger Darmschenkel mit den Blindsäcken der früheren beiden, und hinter dem Schlund werden die doppelten Darmschenkel erhalten. Während dieser Vorgänge wird die Einschnürung unmittelbar vor dem Gehirn des hinteren Individuums tiefer und tiefer, die Darmcommunication verschwindet, beide Thiere können schon selbst-

1) l. c.

ständig Nahrung aufnehmen, und endlich tritt die Trennung und sofortige Verheilung der Narben ein. Die gegebene Schilderung stimmt gut mit dem, was ZACHARIAS beobachtet hat, überein.

Bevor ich die Schilderung der in Vorstehendem behandelten Süßwasserdendrocoelen schliesse, möchte ich noch Einiges über die von v. GRAFF<sup>1)</sup> als „Rhabditen“ bezeichneten Stäbchen der Haut und des subcutanen Bindegewebes erwähnen, da ich bezüglich dieser Gebilde die vielfach verbreiteten Anschauungen nicht zu theilen vermag. Zunächst sei hervorgehoben, dass deren Gestalt durchaus bei ein und demselben Thier nicht so gleichartig ist, wie IJIMA angiebt, sondern dass bei vielen Arten scharf mindestens zweierlei Formen, wie ich sie früher<sup>2)</sup> abgebildet habe, zu beobachten sind, was auch BERGENDAL bestätigt. Die Lage, Bildungsweise und Vertheilung ist von IJIMA in ausreichender Weise mitgetheilt, und ich habe nichts wesentlich Neues zu bringen; dass kleine Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten vorkommen, darf ja nicht wundern. Ueber ihre morphologische Wichtigkeit und physiologische Bedeutung aber sind sehr mannigfache Anschauungen geäußert worden. Nach v. GRAFF sollen sie den Nesselkapseln mancher Rhabdocoelen, z. B. *Microstoma*, homolog sein, und es soll eine ganze Reihe von Uebergängen zwischen beiden Gebilden geben. Der Umstand, dass es in der Reihe der Turbellarien ebenso wie bei den Coelenteraten verschieden hochgradig differenzirte Nesselorgane gibt, will ich in keiner Weise in Abrede stellen, da mir diesbezügliche Beobachtungen nicht zu Gebote stehen. Aber ich bezweifle, dass die Rhabditen der Tricladen und vieler Rhabdocoelen mit denselben in engere Beziehung gebracht werden dürfen. Die Nesselkapseln entstehen als höchst merkwürdige Umwandlungsprodukte des Protoplasmas einzeln in den Zellen, in welchen sie bis zum Gebrauch liegen bleiben, und zwar im Epithel selbst (wenigstens bei den Turbellarien); sie rücken nicht aus ihren Mutterzellen heraus in andere Gewebe und Zellen ein. Von den Rhabditen dagegen ist ihre Entstehung in flaschenförmigen, drüsenähnlichen Zellen in den tieferen Schichten des Bindegewebes, und ihr Herausrücken in oder auch zwischen die Zellen des Epithels nachgewiesen; auch wenn ein Theil der Stäbchen in den Zellen der Epidermis selbst sich bilden würde, könnte das jene andere Thatsache nicht entkräften. Die Nesselkapseln werden nicht ausgestossen, sondern ein Faden aus ihnen über die Oberfläche

1) Monographie der Turbellarien, I. Th. Rhabdocoelida.

2) a. a. O.

herausgeschnellt, während die Einen von den Stäbchen behaupten, sie würden in toto aus der Epidermis herausgepresst, die Andern dagegen annehmen, sie treten unter normalen Verhältnissen niemals aus den Zellen heraus. Presst man aber die Rhabditen gewaltsam heraus, so lösen sie sich in Wasser auf. Dieses im Zusammenhalt mit der sehr verschiedenen Structur scheint mir die Homologisirung beider Gebilde sehr zu erschweren.

Ich habe früher schon <sup>1)</sup> angegeben, dass die Stäbchen aus dem Körper der Planarien ausgestossen werden, und muss auf Grund zahlreicher, an lebenden Thieren gemachter Beobachtungen diese Behauptung besonders IJIMA gegenüber wiederholen. Freilich muss man zur Untersuchung ganz frische, in keiner Weise beunruhigte Thiere wählen, da dieselben beim ersten unsanften Aufnehmen gleich Mengen von Stäbchen ausstossen, die sich bald auflösen, dann aber sehr vorsichtig sind mit weiterer Abgabe. Lässt man sie aber in Uhrschälchen mit Wasser längere Zeit unbehelligt, so dass sie sich festsetzen, und stört sie dann plötzlich, so ziehen sie sich stark zusammen, machen heftige Bewegungen und suchen zu entfliehen. An der betr. Stelle aber findet man bei schneller Untersuchung Massen von Rhabditen in allen Stadien der Auflösung, und wenn man das Wasser schnell ausgiesst, findet man dort ein Klümpchen zähen Schleims, — die Stäbchen lösen sich in Schleim auf. Ich glaube, diese Beobachtung sagt genug.

Die Rhabditen sind keine Tastapparate, durch deren Festigkeit die Berührung fremder Körper intensiver vermittelt würde, wie es z. B. durch die Fingernägel geschehen soll. Erstens finde ich durchaus nicht, dass die festen Fingernägel ein feineres oder intensiveres Tastvermögen vermitteln, sondern sie schützen nur von einer Seite her die Fingerspitze oder die Fingerbeere, die ihrerseits der Sitz eines ungemein feinen Tastsinnes ist. Dann aber fehlen gerade die Stäbchen an den Stellen, wo ein besonderes Tasten offenbar stattfindet: sie sind an der Bauchseite, die doch gerade die Beschaffenheit der Unterlage erkennen muss, sehr klein und gering an Zahl; drittens aber kennen wir besondere Tastaare in der Gegend des Vorderendes, wo zuerst bei der Bewegung ein Tasten in Frage kommt.

Die Rhabditen können auch kaum die Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Haut vermehren, wie IJIMA meint, denn es ist doch nicht einzusehen, warum durch Stäbchen starr und steif gemachte Zellen nicht leichter abgescheuert werden sollten durch rauhe Berührung mit

---

1) l. c.



Fremdkörpern als weiche, nachgiebige, wie die der Schnecken! Auch sieht man, dass kaum bei einem andern kleinen Süsswasserthier so zahlreiche Verletzungen vorkommen wie gerade bei Turbellarien.

Dass die Stäbchen, auch wenn sie ausgestossen werden, dennoch nicht als Reizorgan bei der Begattung functioniren können, wie SCHNEIDER<sup>1)</sup> meint, braucht wohl bei der Anordnung derselben auf dem Rücken, am Vorderende etc. gar nicht mehr betont zu werden, und der Umstand, dass selbst in der Umgebung der Geschlechtsöffnung die Stäbchen der einen Form durch Drüsenzellen ersetzt sind, macht diese Anschauung hinfällig, führt aber auf eine Meinung zurück, die KEFERSTEIN<sup>2)</sup> schon aussprach, und die auch ich früher betonte, dass die Stäbchen geformtes Drüsensecret seien, eine Anschauung, die nicht weitere Anerkennung fand. Und doch spricht mehr als ein Umstand dafür. Zunächst der Umstand, dass sie in der Tiefe des Körperparenchyms in grösseren Mengen und verschiedener Gestalt in Zellen und Zellenpacketen entstehen, welche Drüsenzellen täuschend ähnlich sind, und von da an die Oberfläche befördert werden; zweitens ihre leichte Auflöslichkeit in Schleim, sobald sie mit Wasser in Berührung kommen; drittens der von mir früher hervorgehobene Umstand, dass das Drüsensecret der die Vagina oder das Genitalatrium umlagernden Drüsenzellen in conservirtem Zustand den Stäbchen sehr ähnlich ist, und endlich die Beobachtung des lebenden Thieres, die oben erwähnt wurde.

Fragen wir, wozu benützt das Thier dieses condensirte Drüsensecret, so ist die Antwort: zum Fang der Beute. Jeder Beobachter weiss, dass alle Planarien beim Kriechen fortwährend Schleim secerniren, der entweder vom Epithel oder aus besonderen Drüsenzellen in flüssigem Zustand geliefert wird; manche scheiden solche Mengen ab, dass sie sogar Fäden spinnen, an denen sie umherkriechen; dann muss die Masse sehr bedeutend sein und darf sich nur langsam im Wasser vertheilen, und schon hierzu können solche Stäbchen dienen, die hier gelegentlich, dem übrigen Schleim beigemischt, dessen Consistenz durch langsames Aufquellen länger erhalten. Bringt man aber in ein Aquarium mit Planarien plötzlich eine grosse Menge Daphniden, so sieht man sehr bald um jede Planarie herum ganze Klumpen dieser Thiere festhängen, es sammeln sich immer mehr an, und alle werden nach und nach von den Planarien ausgesogen. Untersucht man aber

---

1) Untersuchungen über Plathelminthen, Giessen 1873.

2) Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo, in: Abhandl. kgl. Gesellsch. Göttingen, Bd. 14.

solche gefangene Daphnidenhäufchen, so sieht man zwischen ihnen zahllose Stäbchen in allen Stadien der Auflösung. Ich glaube, eines schlagenderen Beweises für die Function dieser Gebilde bedarf es nicht. Und es erklärt diese Function besser als alle andern vermutheten die Thatsachen, die v. GRAFF für die Auffassung SCHULTZE'S von der Natur der Stäbchen als nervöse Endapparate anführt: 1. dass die Rhabditen in lebhaften und sensibeln Gattungen höher entwickelt sind, als in trägeren, weniger sensibeln Formen, und 2., dass die bei diesen Formen besonders grossen Rhabditen an dem empfindlichen Vorderende des Körpers angehäuft sind. Denn ad 1 suchen jene Formen unter lebhaften Bewegungen ihre Beute auf und fangen sie mit ihrem von Rhabditen gelieferten Schleim, während die trägen auch todt Nahrung annehmen, die sie nicht festzuhalten brauchen, und ad 2 wird es gewöhnlich das Vorderende sein, mit dem sie die Beute zuerst berühren und festhalten.

Ob dieser so entstandene Schleim ätzende oder giftige Wirkungen ausübt, will ich nicht entscheiden, da hier verschiedene Beobachtungen ganz entgegengesetztes schliessen lassen. Die gefangenen Daphniden leben sehr lange, während die von Hydren festgehaltenen sehr bald bewegungslos werden; dagegen ziehen sich kleine Turbellarien, wie *Mesostoma*, *Microstoma*, *Macrostoma*, kleine Anneliden etc., sobald sie ruhende oder kriechende Planarien berühren, scheu zurück, während die Planarien selbst ruhig übereinander weggleiten. Fasst man eine grosse Planarie mit den Fingern an, so werden die letzteren an den betreffenden Stellen eigenthümlich rauh, die Haut wie von Alkalien angeätzt; es ist demnach sehr möglich, dass der Schleim besondere chemische Wirkungen hat.

Ogleich aus diesen Auseinandersetzungen hervorgeht, dass die Planarien von ihren Rhabditen einen Gebrauch machen, welcher dem der Cölenteraten von ihren Nesselkapseln ähnlich ist, so bleiben doch die morphologischen Verschiedenheiten bestehen, die eine Homologisirung beider Gebilde zum mindesten erschweren. Freilich darf nicht vergessen werden, dass auch bei Schnecken die sonst zahlreiche Schleimdrüsen besitzen, auch ächte Nesselkapseln vorkommen, so dass die Möglichkeit, dass aus einer Schleimzelle eine Nesselzelle werde, nicht ganz abgewiesen werden kann.

Die Zahl der Rhabdocoelen, welche ich bei der Durchforschung der süssen Gewässer Trinidads antraf, ist sehr gering, und auch der Individuenreichthum ist, soweit meine Erfahrungen reichen, kein grosser; von mehreren Arten fand ich nur so wenige Exemplare, dass eine

spätere genaue Untersuchung nicht mit der nöthigen Sicherheit vorgenommen werden konnte, weshalb ich dieselben ganz unberücksichtigt lassen will. Von drei Formen nur erhielt ich genügend viele Exemplare, dass nicht nur Abbildungen nach dem Leben gemacht, sondern auch an conservirtem Material ausreichende Studien angestellt werden konnten. Letztere will ich indessen nur insoweit mittheilen, als sie Neues bieten oder zur Wiedererkennung der Art unerlässlich sind. Die drei Formen, von denen die folgenden Zeilen handeln sollen, sind ein *Mesostoma*, ein *Stenostoma* und ein *Prorhynchus*, von denen jedes in seiner Art interessant ist.

Alle drei Formen fand ich am 20. Februar und den folgenden Tagen in nicht grosser Zahl in einem Tränkteich auf einer Pflanzung an der Ostküste der Insel, der einen ungemein reichen Pflanzenwuchs zeigte und belebt war von einer ungläublichen Masse von kleinen Thieren, unter denen Amphibienlarven, kleine Crustaceen, Clepsinen, limicole Anneliden, Schnecken und Insecten, sowie deren Larven das Hauptcontingent bildeten.

Das *Mesostoma* fiel sofort durch eine grosse Aehnlichkeit mit unserem *Mesostoma ehrenbergii* auf, und nur der ungeheure Raum, der zwischen dem bis dahin bekannten Verbreitungsgebiet dieser Art und dem neuen Fundort lag, hinderte mich, das Thier sofort mit diesem Namen in mein Verzeichnis einzutragen. Nachdem ich jedoch Gelegenheit hatte, das Thier anatomisch zu untersuchen und seine Organisation mit derjenigen zweifelloser *Mes. ehrenbergii* zu vergleichen, ist auch der letzte Zweifel an der Identität beider Formen verschwunden. Es war mir nicht möglich, auch nur die geringsten Differenzpunkte, weder in Gestalt und Lebensweise noch in der Anatomie und Histologie dieses so gut bekannten Turbellars aufzufinden. Meine Exemplare fanden sich vereinzelt, begaben sich im Sammelglas bald an die Oberfläche des Wassers, besaßen einen blattförmigen Körper von 10—12 mm Länge, vorn verschmälert, im zweiten und letzten Drittel verbreitert und mit kurzer Spitze endigend. Dabei waren sie völlig durchsichtig mit ganz schwach gelblichem Ton, das deutlich sichtbare Nervensystem mit zwei kleinen Augenpunkten dunkler gelblich, die zwei dicken nach vorn ziehenden Nerven am Vorderende scheinbar in einander übergehend. Der Mund lag etwas vor der Mitte des Körpers, der Darm, vom Beginn des zweiten Körperdrittels bis nicht ganz zum Hinterende reichend, war dunkler gelbbraun. Die beiden Uterusäste waren angefüllt mit je einer Reihe weichschaliger Eier, in denen die Embryonen in den verschiedenen

Exemplaren auf allen möglichen Entwicklungsstufen standen. Hartschalige Eier wurden nie angetroffen<sup>1)</sup>.

Die Bewegungen unserer Mesostomiden sind die nämlichen, wie sie auch von *Mes. ehrenbergii* bekannt sind; ausser dem langsamen Kriechen können die Thiere unter schnellen, flatternden Bewegungen frei im Wasser schwimmen. Da auch die Bildung der Geschlechtsorgane völlig mit *Mes. ehrenbergii* übereinstimmt, so haben wir hier den sehr interessanten Fall einer ungeheuren Verbreitung eines wenig resistenten Thieres in den verschiedenen Klimaten, die sich nur durch eine Verschleppung der Dauereier erklären lässt, und eine enorme Anpassungsfähigkeit der Thiere fordert. Ob diese Turbellarie die Produktion hartschaliger Eier in den Tropen eingestellt hat, kann aus der geringen Zahl (ca. 20) der gesammelten Individuen und bei der kurzen Beobachtungsdauer nicht erhellen. Die Wahrscheinlichkeit ist indessen nicht gross, da sonst die Verschleppungsfähigkeit in dem Gebiet, wo solche Dauereier fehlten, eine sehr geringe wäre und die Thiere bei dem doch gelegentlich vorkommenden Austrocknen ihrer Wohnwässer nicht auf die Dauer erhaltungsfähig blieben; nur darf man hier noch weniger als sonst von „Wintereiern“ sprechen.

Der *Prorhynchus*, dem ich den Namen *Prorhynchus applanatus* beilegen will (Fig. 10 u. 11) ist ein kleines, weissliches Thierchen von 3—4 mm Länge, langgestrecktem, stark abgeplattetem Körper, der überall gleichbreit ist mit Ausnahme des Vorderendes, das sich schwach verbreitert, noch stärker abplattet und vorn breit zurundet, mit schwach herzförmiger Einbuchtung in der Mitte; das Hinterende ist abgerundet, gleichfalls sehr flach und trägt feine Haftpapillen, mit deren Hilfe das Thierchen sich an der Glaswand des Aquariums fest anhängen kann, wie auch sein einheimischer Verwandter *Pl. fluviatilis*. Der Mund liegt ganz am Vorderende und führt in die enge Mundröhre, die einige schwache Längsfalten zeigt; auf sie folgt der stark muskulöse, langgestreckte Pharynx, der aus den bekannten starken

---

1) Hier möchte ich erwähnen, dass man doch, besonders auch in Lehrbüchern die Bezeichnung „Wintereier“ aufgeben sollte, nachdem vielfach constatirt ist und jederzeit festgestellt werden kann, dass zahlreiche Rhabdocoelen ihr ganzes Leben hindurch nur hartschalige Eier produciren und andere nicht nur im Herbst, sondern auch im Frühjahr und Sommer gelegentlich aus irgend welchen Veranlassungen dasselbe thun. Der Ausdruck „Dauereier“ wäre wohl passender, da diese Eier wirklich im Stande sind und auch vielfach die Aufgabe haben, längere Zeit hindurch widrige Einflüsse, Kälte sowohl als Austrocknung, zu überstehen.

Muskelschichten besteht und nur ein enges, im Querschnitt dreischenkliges Lumen aufweist. Auf dem Schlundkopf bemerkt man im vorderen Drittel das Gehirnganglion, das im Leben wie ein queres Band den Pharynx umspannt; unmittelbar vor demselben, durch die Breite des Pharynx getrennt, liegen zwei sehr kleine Augenpunkte, deren Pigment bei durchfallendem Licht gelblich, bei auffallendem dagegen weisslich glänzend erscheint und dadurch an das bekannte „erdige“ Pigment z. B. in den Augen von *Mysis*, oder an das „Pigment“ in den sog. Augen von *Pecten* erinnert.

Am auffallendsten ist der Darm dieses *Prorhynchus*; derselbe tritt als sehr dünnes, gerade gestrecktes Rohr vom Hinterende des Pharynx aus und durchzieht den Körper bis fast zum Hinterende; ein Blindsack von derselben Gestalt erstreckt sich aber auch nach vorn unterhalb des Pharynx auch bei voller Streckung des Körpers im lebenden Zustand und reicht mindestens bis an die Hälfte des Schlundkopfes. Der ganze Darm, auch dieses Divertikel, ist in seiner ganzen Länge besetzt mit einer grossen Zahl seitlicher Blindsäcke, welche schmale, senkrecht stehende Taschen darstellen, in dichter Folge rechtwinklig vom Darmrohr abtreten und die ganze Breite des Thierchens bis unter den Hautmuskelschlauch durchsetzen. Sie sind gänzlich unverästelt und ihre Lagerung so dicht hintereinander, dass der Darm fast regelmässig segmentirt erscheint, da die Unregelmässigkeiten auf den beiden Seiten in Folge der dichten Stellung kaum auffallen. Dadurch erinnert der Darm stark an den von *Cerebratulus* unter den Nemertinen. Man kann hier aufs schönste constatiren, wie mit einer flächenhaften Ausbreitung des Körpers die Ausdehnung der verdauenden Oberfläche des Darmlumens durch Divertikelbildung parallel geht, ganz so wie dies auch bei den Dendrocoelen, bei *Distoma hepaticum*, *Polystomum integerrimum*, bei *Cerebratulus* der Fall ist. Allerdings ist dies Verhalten nicht durchgreifend, da z. B. *Monostomum*, trotz grosser Flächenausdehnung, seinen zweisehenkligen Darm behalten hat; doch mag hierbei vielfach die Art der Nahrung von Einfluss sein. Jedenfalls sehen wir unter den Dendrocoelen bei der schmalen, langen *Bothrioplana*<sup>1)</sup> den Anfang der Divertikelbildung, die bei den breiten Polycladen ihre höchste Ausbildung erreicht, und dieses neue Beispiel in der Gruppe der Prorhynchen zeigt ein ähnliches Verhalten bei den Rhabdocoelen, wo es selbständig erworben, resp. weiter ausgebildet erscheint, da auch die übrigen Prorhynchen schon Anfänge zeigen. Keinesfalls

1) cf. BRAUN, Brunnenplanarien.

darf man von solchen Bildungen allein schliessen, dass wir Uebergangsformen aus der einen in die andere Gruppe vor uns haben, da niemand gerade die Gattung *Prorhynchus* im Verdacht haben wird, ein Bindeglied zwischen Rhabdocoelen und Dendrocoelen zu sein. Ich will hier nicht unerwähnt lassen, dass auch Blindsackbildungen wie bei unserem *Pr. applanatus* nach vorn ventral vom Schlund bei Nemertinen nicht selten sind. Trotzdem kann auch hieraus kein Capital für Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen Thieren geschlagen werden, da die Nemertinen, wie ihre Entwicklung durch die Pildien zeigt, gar nicht in naher Beziehung zu den Turbellarien stehen und schon längst auch in den Lehrbüchern von dieser Gruppe getrennt sein sollten.

Die mikroskopische Untersuchung der in Schnittserien zerlegten Exemplare von *Pr. applanatus* zeigt nichts von Bedeutung, das von dem abweicht, was von andern Prorhynchen bekannt ist. Männliche Geschlechtsorgane konnte ich überhaupt nicht auffinden; indessen scheinen sich diese überhaupt in dieser Gattung spät anzulegen, und nur die Begattungsorgane sind bei jedem *Pr. fluviatilis* und *balticus* etc. deutlich zu erkennen; der Umstand, dass ich bei keinem Exemplar meiner neuen Art irgend etwas gesehen habe, was an ein Copulationsorgan erinnert, scheint darauf hinzudeuten, dass hier Hartgebilde in den Ausführungswegen der männlichen Geschlechtsproducte überhaupt nicht angelegt werden. Von weiblichen Organen war auf Schnitten das einfache, strangförmige Ovarium mit seinen hinten jüngeren, vorn älteren Eiern, den Follikelzellen und der muskulösen Vagina in der auch für *Pr. fluviatilis* gültigen Form zu beobachten. Im Darm ist kein Unterschied des Epithels im Hauptast und den Seitentaschen zu constatiren.

Das *Stenostoma* von derselben Fundstelle wurde nur in fünf Exemplaren erbeutet, die indessen völlig genügten, um die Organisation dieser Form hinreichend zu untersuchen, soweit es sich nicht um Geschlechtsorgane handelt; sie soll als *Stenostoma bicaudatum* bezeichnet werden (Fig. 6, 8, 9). Ich fand keine Solitärindividuen, sondern stets Ketten von zwei oder drei Individuen, in welchem letzterem Falle das dritte, d. h. jüngste, durch Theilung des vorderen entstanden, in der Mitte lag und die geringste Ausbildung zeigte (Fig. 9). Eine solche Kette erreicht die Länge von 6 mm bei grosser Dünne, so dass das Thierchen als dünnes Fädchen an den Glaswänden der Gefässe leicht erkannt wurde. Die Farbe ist blass gelblich, die Gewebe sehr durchscheinend, der Darm in seinen Wandungen dunkler bräunlich, deutlich

durchscheinend. Das Vorderende ist stumpf gerundet, das Hinterende dagegen in zwei übereinanderliegende Spitzen ausgezogen, von denen die untere, der Kriechsohle angehörige länger und dünner ist als die obere, welche etwas schräg aufwärtsgerichtet getragen wird. Der Darm tritt in keine dieser Spitzen ein, sondern endet vorher blind. Der Mund liegt unmittelbar am Vorderende, ein wenig auf die Ventralseite gerückt; er ist eine ovale, nach vorn etwas ausgezogene Oeffnung, die aber grosser Erweiterung fähig ist. Ganz am Vorderende, seitlich liegen zwei Wimpergruben als längliche, schräg nach hinten und ventralwärts gerichtete, ziemlich tiefe Spalten, mit dickerer Epithelwandung und langen, starken Cilien, deutlich sichtbar in Fig. 7 und 9. An der Körperspitze sind sie nur durch eine schmale Stelle getrennt.

An die Mundöffnung schliesst sich ein langer, gleichweiter, mit Längsfalten ausgestatteter Schlund, der in einen engen Anfangsdarm übergeht, welcher mehrere schwache Schlängelungen beschreibt, die bei geringer Contraction des Thieres stärker werden, bei starker Streckung dagegen völlig verschwinden. Der eigentliche Darm ist weit und durchzieht mit entsprechenden Einschnürungen an den Knospungsstellen der neuen Individuen die ganze Kette bis kurz vor das Hinterende. An diesen Einschnürungen legen sich zuerst die neuen Wimpergruben als Epithelverdickungen jederseits an, in denen später eine runde Einsenkung entsteht; erst nach diesen bemerkt man die Anlagen der neuen Schlund- und Mundbildungen auf der Ventralseite. Mit den Wimpergruben gleichzeitig treten die neuen Gehirnganglien auf, die, wie es scheint, aus denselben Epithelanlagen sich abspalten und in der Medianlinie des Rückens verwachsen.

Am lebenden Thier bemerkt man im Anfangstheil des Schlundes, an dessen Rückenseite ansitzend, ein Organ, das aus sechs bis sieben nach unten oder vorn gerichteten an der Spitze abgerundeten Fäden besteht, und das wie die Finger einer Hand aus der Mundöffnung herausgestreckt werden kann und zum Ergreifen und Festhalten der Nahrung dient. Es ist beim Kriechen des Thierchens in fortwährender Bewegung, gleich als wollte es die Unterlage abtasten oder fortwährend kleine Gegenstände von derselben abzupfen. Bei Contractionen des Vorderendes (Fig. 7) zieht es sich ganz in den Schlund zurück. Augen und sog. „schüsselförmige Organe“ konnte ich nicht bemerken.

Beim Conserviren in Sublimat zogen sich die Thiere in der Längsrichtung zusammen, wodurch die Einschnürungen zwischen den Individuen einer Kette, sowie die Kopfgruben und Mundöffnungen schön sichtbar werden. Betrachtet man solche Exemplare von der Dorsal-



seite, so sieht man unter dem durchscheinenden Epithel einen in der Mittellinie der Länge nach gestreckt verlaufenden Strang, der im Vordertheil beim Gehirnganglion undeutlich wird, nach hinten aber fast bis zum Ende der dorsalen Schwanzspitze verläuft, den Excretionsgefäßsstamm (Fig. 8).

Die Untersuchung der angefertigten Schnittserien ergab Folgendes:

Das Epithel besteht aus einer Lage hoher, dichtgestellter Cylinderzellen (Fig. 24), unter denen, durch eine sehr feine Basalmembran getrennt, eine Schicht starker, dicht gelagerter Muskelfasern der Länge nach parallel verläuft. Von dieser aus ziehen in der Region des Schlundes zahlreiche Muskelfasern senkrecht oder schräg nach der Wandung des letzteren, ihn mit der Körperwand verbindend und die Erweiterung desselben besorgend.

Auch der Darm ist in dem relativ grossen Zwischenraum, der zwischen ihm und der Leibeswand liegt, durch schwächere Fasern aufgehängt, von denen aber viele bindegewebiger Natur sein mögen. Dorsal vom Schlund, zum Theil in dem den Mund überragenden Kopflappen liegt das grosse Gehirnganglion, das seitlich dicht an die tiefen Einsenkungen der Wimpergruben herantritt. Von ihm gehen zwei schwer sichtbare Seitennerven nach unten und hinten. Das Schlundepithel ist einfach, die Kerne der Cylinderzellen liegen dicht an der Basis dieser, und das Epithel ist mit Ausnahme der Stelle, wo sich das „handförmige Organ“ findet, durch eingedrungenes Bindegewebe in viele Längsfalten gelegt. Jene Stelle aber, an der Dorsalseite des Schlundes, gleich hinter der Mundöffnung zeigt ganz sonderbare Verhältnisse. Hinter dem Gehirnganglion liegt dem Schlund eine grosse, rundliche Zellenmasse auf, welche dem Ganglion an Umfang gleichkommt, und von der aus die oben erwähnten fingerförmigen Fortsätze in das Lumen des Schlundes hereinhängen. Man sieht bei starker Vergrösserung, dass das Schlundepithel bis an die Basis dieser Fortsätze reicht und dort plötzlich aufhört (Fig. 24), resp. in die Zellenmasse, deren Elemente aber stark abweichen, übergeht, woraus gefolgert werden muss, dass diese als umgewandelte Stelle des allgemeinen Epithels des Schlundes anzusehen sind. Diese Zellen sind gross, birnförmig, mit nach unten gerichteter Spitze, von homogenem, blassgefärbtem Inhalt, in welchem Kerne nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden können. Ab und zu jedoch sind kleine, dunkelgefärbte Kerne, vielleicht dem Bindegewebe angehörig, dazwischengestreut. Gerade an diese Zellenmasse setzen sich vom Rücken her zahlreiche starke Muskelfasern, wodurch das ganze Gebilde etwas aus dem Lumen des

Schlundes, dadurch auch vom Munde weg zurückgezogen werden kann, während es andererseits wohl in Folge allgemeiner Körpercontraction durch Stauung der perienterischen Flüssigkeit vorgestreckt wird. Das Ganze scheint ein Conglomerat einzelliger Drüsen zu sein, deren feine, lange Ausführungsgänge, zu Bündeln vereinigt, eben die fingerförmigen Fortsätze bilden; denn diese Fortsätze zeigen ein feinstreifiges Ansehen, gerade als beständen sie aus zahlreichen dünnen, durcheinandergflochtenen Röhren. Die Zahl derselben dürfte wohl kaum grösser sein als die der Zellen, nur sind letztere auf eine grössere Strecke vertheilt, während ihre Ausführungsgänge allesammt in den 6 bis 7 fingerförmigen Lappen vereinigt sind. Man wird auch nicht fehlgehen, wenn man diese Drüsen den von *Microstoma* längst bekannten in den Schlund mündenden, aber zerstreut liegenden einzelligen Drüsen homolog setzt, die hier in dichter Lagerung mit ihren langen Ausfuhröhren zu einem besonderen Greiforgan geworden sind, durch dessen Secret die erfassten Thierchen festgehalten, vielleicht auch betäubt oder getödtet werden.

Die Frage nach der Ausbildung des Excretionsapparates der Stenostomiden ist immer noch nicht völlig klar gestellt. Wir wissen so viel, dass der früher als „Rüssel“ bezeichnete, dorsal vom Darm in der Mittellinie verlaufende Strang der Hauptstamm dieses Organ-systems ist, der sich im Vorderende verzweigt oder auch vorher umbiegt, und in der Nähe des Hinterendes ausmünden muss. v. GRAFF bezeichnet den Excretionsporus als am Hinterende gelegen, was ihm auch durch SPENGLER bestätigt wird. Ich kann nach Beobachtungen an hiesigen Exemplaren von *St. leucops* die Angabe von ZACHARIAS<sup>1)</sup> aufs bestimmteste bestätigen, dass der Hauptstamm unmittelbar hinter dem Ende des blindgeschlossenen Darmes fast senkrecht zur Ventralseite herabsteigt, und dort kurz vor dem zugespitzten Hinterende ausmündet. Diese Oeffnung ist bei *St. bicaudatum* auf die Rückenseite verschoben und liegt eine kleine Strecke vor der Basis des dorsalen Schwanzanhangs, wie aus Fig. 25 klar hervorgeht. Fig. 23 ist ein Querschnitt durch das Hinterende eines anderen Exemplars, der genau durch den Excretionsporus geführt ist. Der Darm ist noch eben tangirt worden. Der Hauptstamm des Excretionsapparates ist ein ziemlich dickes Rohr mit schöner, zelliger Wandung, die im hintersten Ende beträchtlich dicker wird; er verläuft, durch wenige Bindegewebsfasern suspendirt, frei in der weiten „Leibeshöhle“ gerade gestreckt

1) Z. f. w. Z., Bd. 41.

nach vorn und zieht noch deutlich über das Gehirnganglion hin; dort aber ist seine Wandung schon sehr dünn und weiterhin entzieht er sich in den conservirten Exemplaren völlig der Beobachtung. Da ich keine Zeit hatte, an lebendem Material genauere Untersuchungen anzustellen, so bin ich ausser Stande, über das Verhalten am Vorderende etwas mitzutheilen.

Zu einer detaillirten Darstellung der feineren Vorgänge bei der Knospung, besonders über Neubildung der neuen Schlundröhren und Mundöffnungen, reicht das Material leider nicht aus. Doch reicht das Mitgetheilte hin, um die neue Art als solche zu kennzeichnen und für allenfallsige spätere Untersuchungen die Thierchen wiederzuerkennen. Die Organisation der geschilderten Rhabdocoelen zeigt auch, dass man sich in dieser Gruppe noch auf mannigfaltige Verschiedenheiten, nicht nur der Thiere im Aeusseren, sondern auch in den Organisationsverhältnissen, gefasst machen darf, weshalb sehr zu wünschen ist, dass das bisher vernachlässigte Studium der niedern Süsswasserfauna der Tropen eingehendere Beachtung gewinne.

Dorpat, im November 1887.

---

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XVIII.

- Fig. 1. *Planaria alpina* DANA, nat. Gr. nach dem Leben gez., a. von der Dorsalseite, b. von der Bauchseite gesehen.
- Fig. 2. *Pl. alpina*, ruhig kriechend, ca. 3fach vergr.
- Fig. 3. *Planaria aurita* n. sp., nach dem Leben gez., Lupenvergrößerung, daneben Angabe der nat. Gr.
- Fig. 4. *Planaria fissipara* n. sp., nach dem Leben; stärker vergr.
- Fig. 5. *Pl. fissipara*, Umrisse eines Individuums in Theilung.
- Fig. 6. *Stenostoma bicaudatum* n. sp., stark vergr., nach dem Leben gez., von der Bauchseite gesehen.
- Fig. 7. *Sten. bicaudatum*, Vorderende, etwas contrahirt, von der Ventralseite gesehen.
- Fig. 8. *Sten. bicaudatum*, in Sublimat getödtet, vom Rücken gesehen.
- Fig. 9. „ „ „ „ „ Kette von 3 Individuen von der Seite gesehen; *m* Mund, *wg*, *wg'*, *wg''*, Wimpergrübchen des ersten, des zweiten und des jüngsten Individuums.
- Fig. 10. *Prorhynchus applanatus* n. sp., nach dem Leben, mit Angabe der nat. Grösse.
- Fig. 11. *Prorhynchus applanatus* n. sp., in Sublimat getödtet, von der Bauchseite gesehen.
- Fig. 12. *Pl. alpina*, Ventralansicht des Vorderendes eines in Sublimat getödteten Thieres; *h* Haftgrube, *t* Tentakel, *s* Sohlenrand.
- Fig. 13. *Dendrocoelum lacteum*, in derselben Weise behandelt.
- Fig. 14. *Dendrocoelum angarensense* dito.
- Fig. 15. Medianer, verticaler Längsschnitt durch die Genitalwerkzeuge von *Pl. alpina*; *v* Genitalöffnung und Vagina, *od* Vereinigungsstelle der Oviducte, *rs* Receptaculum seminis, *pb* Penisbeutel, *p* Penis.
- Fig. 16. Genitalapparat von *Pl. alpina* von oben gesehen, nach einem gepressten Thier gez.; *oe* Geschlechtsöffnung, *ov* Oviducte, *rs* Receptaculum seminis, *vd* Vasa deferentia, *pb* Penisbeutel, *p* Penis.

- Fig. 17. Querschnitt durch Penisbeutel und Penis von *Pl. alpina*; *vd* Vasa deferentia, *b* äusseres zelliges Bindegewebe, *lm* Lamellen der Längsmusculatur des Penisbeutels, *rm* Ringmusculatur desselben, *p* Penis.
- Fig. 18. Ein Stückchen aus der vorigen Fig. stärker vergr. (SEIBERT Oc. 1, Obj. 5); Bezeichnung wie vorher.
- Fig. 19. *Pl. fissipara*, medianer, verticaler Längsschnitt durch ein sich theilendes Thier; *g* Gehirn, *g'* Gehirnanlage des hinteren Individuums, *ph* und *ph'* Schlundkopf der beiden Individuen, *m* Mundöffnung des ersten Thieres.
- Fig. 20. Querschnitt einer *Pl. fissipara* durch die Gehirnanlage des zweiten Individuums.

## Tafel XIX.

- Fig. 21. *Pl. aurita*, medianer, verticaler Längsschnitt durch den Genitalapparat; *v* Geschlechtsöffnung, *p* Penis, *rs* Receptaculum seminis, *sch* Schlundkopf.
- Fig. 22. Genitalapparat von *Pl. aurita* von oben gesehen, nach einem conservirten, durchsichtig gemachten Thier; *p* Penis, *od* Oviduct, *rs* Receptaculum seminis, *vd* Vasa deferentia.
- Fig. 23. *Stenostoma bicaudatum*, Querschnitt durch die Region des Excretionsporus (*w*) am Hinterende (SEIBERT Oc. 1, Obj. 5).
- Fig. 24. \* *Stenostoma bicaudatum*, Querschnitt durch die Schlundregion mit dem Greiforgan; *lm* Längsmusculatur des Körpers, *m* quere Muskelzüge von Haut zum Schlund, *dr* Drüsenzellen des Greiforgans, *f* die zu den fingerförmigen Fortsätzen zusammengelagerten Ausführungsgänge derselben (SEIBERT, Oc. 1, Obj. 5).
- Fig. 25. *Sten. bicaudatum*, medianer, verticaler Längsschnitt durch das ganze Thier (der ventrale Schwanzanhang war auf diesem Schnitt nicht getroffen und ist punktirt eingezeichnet); *g* Gehirnganglion, *g'* dasselbe des zweiten Individuums, *dr* Drüsenmasse des Greiforgans, *f* fingerförmige Fortsätze desselben, *w* Excretionscanal (SEIBERT Oc. 1, Obj. 3).

# Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden.

Von

**Ludwig H. Plate,**

Dr. phil. Privatdocent der Zoologie und Assistent am zool. Institute in Marburg i./H.

Hierzu Tafel XX—XXII.

---

Das Studium der Organisation und der Lebenserscheinungen der Tardigraden gehört zu den wenigen Gebieten zoologischer Forschung, die selbst in unserer so überreichlich productiven Zeit fast völlig vernachlässigt worden sind. Ist doch nun schon ein Zeitraum von 22 Jahren verflossen, seitdem die letzte Abhandlung — aus der Feder R. GREEFF'S — erschienen ist, welche mit Genauigkeit und Sorgfalt auf den Bau und die Biologie der Tardigraden eingeht. Dieser Umstand hat mich im Sommer 1887 bewogen, die Bärthierchen einer erneuten Untersuchung zu unterwerfen, deren Resultate ich im Folgenden vorlege; sie weichen nur hinsichtlich des Nervensystems und der Fortpflanzungsorgane erheblich von den bisherigen Anschauungen ab und bieten im Uebrigen eine Darstellung der Histologie der einzelnen Organe, deren gröbere anatomische Verhältnisse schon 1840 von dem französischen Forscher DOYÈRE in so vortrefflicher Weise geschildert worden sind. Auf der umfangreichen Monographie desselben beruht noch heute der weitaus grösste Theil dessen, was wir über die Anatomie und die Lebensverhältnisse jener kleinen Wesen wissen, und nur auf dem Gebiete der Histologie, der Systematik und — wenn auch nur in sehr bescheidenem Maasse — der Entwicklungsgeschichte ist es seinen Nachfolgern gelungen, einige bedeutungsvolle neue Beobachtungen zu machen. Ich glaube daher der hohen Anerkennung, die jeder Tardigradenforscher den Verdiensten DOYÈRE'S zollen wird,

nicht besser Ausdruck verleihen zu können, als wenn ich einer der neuen Species, die im systematischen Abschnitte dieser Abhandlung beschrieben werden sollen, den Gattungsnamen *Doyeria* gebe. — Auf eine Darstellung des historischen Entwicklungsganges der Tardigradenforschung gehe ich an dieser Stelle nicht ein, weil GREEFF in seinen beiden Arbeiten hierüber schon das Wichtigste zusammengestellt hat. Dagegen dürfte eine im ganzen chronologische Aufzählung der bis jetzt über die Bärthierchen erschienenen Originalabhandlungen für die späteren Untersucher von Nutzen sein; die älteren Arbeiten aus dem Ende des vorigen Jahrhunderts von SPALLANZANI, O. F. MÜLLER, EICHHORN u. A. sind in das folgende Verzeichniss nicht mit aufgenommen worden, weil die von diesen Forschern gegebenen Beschreibungen in Folge der geringen Leistungsfähigkeit ihrer Mikroskope nur in seltenen Fällen eine sichere Erkennung der Arten erlauben. Derselbe Uebelstand macht sich übrigens vielfach auch noch in den ersten der hier aufgeführten Schriften bemerkbar. Die mit einem \* bezeichneten Abhandlungen waren mir nicht zugänglich.

### Literaturverzeichniss.

- 1) SCHRANK, F. v. PAULA, Fauna boica, Vol. 3, Pars 1, p. 178 u. 195, 1804.
- 2) DUTROCHET, in: Annales Museum Hist. Nat., T. 19, p. 381.
- 3) NITZSCH, in: Allgemeine Encyclopädie von ERSCH u. GRUBER, 5. Theil, 1820, p. 166.
- 4) C. A. S. SCHULTZE, Ueber Macrobiotus Hufelandii, in: Isis von OKEN, 1834, p. 708.
- 5) PERTY, Bemerkungen über die Familie Xenomorphidae PTY. in: Isis 1834, p. 1241.
- 6) NITZSCH, Bemerkungen über die Gattung Arctiscon etc. in: Arch. f. Nat., 1835, p. 374.
- 7) DUJARDIN F., Mémoire sur un ver parasite . . . ., sur le Tardigrade et sur les Systolides, in: Ann. Sc. Nat. (2. sér.) Zoologie, T. 10, p. 181, 1838.
- 8) DUJARDIN F., Observations zoologiques II, in: Ann. Sc. Nat. (3. sér.) Zoologie, T. 15, 1857, p. 161.
- 9) EHRENBERG, GOTTFR. CHR., in: Isis 1834, p. 710.
- 10) „ in: Verhandl. kgl. Akademie Wiss., Berlin, 1848, p. 334.
- 11) „ „ „ „ „ „ „ 1853, p. 326, 363, 530.
- 12) „ Mikrogeologie, 1854, Atlas, Taf. 35 B.



- 13) DOYÈRE, Mémoire sur les Tardigrades, in: Ann. Sc. Nat. (2. sér.) T. 14, 1840, p. 269—361 und T. 17, p. 193.
- 14) C. A. S. SCHULTZE, Echiniscus Bellermanni, Berlin 1840.
- 15) „ Echiniscus Creplini, Greifswald 1861.
- 16) KAUFMANN J., Ueber die Entwicklung und system. Stellung der Tardigraden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 3, 1851, p. 220.
- 17) M. SCHULTZE, Echiniscus Sigismundi, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, 1865, p. 428.
- 18) R. GREEFF, Ueber das Nervensystem der Bärthierchen, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, 1865, p. 161.
- 19) R. GREEFF, Untersuchungen über den Bau und die Natur d. Bärthierchen, I, die Macrobieten, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 2, 1866, p. 102.
- 20) JUNG, Ueber Tardigraden, in: Zeitschr. f. ges. Naturw., Bd. 54, p. 190—92, übersetzt in: Journ. R. Microscop. Soc. London, Vol. 1, p. 732.
- 21) \* BEAL F. E. L., Tardigrades and eggs, in: Amer. Naturalist, Vol. 14, Aug., p. 593—94, 1880.
- 22) ZACHARIAS O., Können die Rotatorien und Tardigraden nach vollständiger Austrocknung wieder aufleben oder nicht? in: Biol. Centralblatt, Bd. 6, 1886, p. 230.
- 23) \* PACKARD A. S. Jr., Discovery of a Tardigrade (*Macrobotus Americanus*), in: Amer. Naturalist, Vol. 7, 1873, p. 740—41.
- 24) \* RADKEWITSCH G., Bemerkungen über *Macrobotus macronyx*. Russisch.

---

Meine Untersuchungen habe ich ganz überwiegend an verschiedenen Species der Gattung *Macrobotus* ausgeführt, da diese hier bei Marburg am häufigsten sind. Daneben bin ich mehreren Arten des Genus *Echiniscus* SCH. (= *Emydium* DOY.) begegnet, die sich aber sämmtlich wegen des vielen rothen Pigmentes in der Epidermis nur sehr wenig für die Beobachtung eignen. Am seltensten traf ich *Milnesium tardigradum* DOY. an, was ich um so mehr bedauere, als nach dem Urtheil von DOYÈRE und GREEFF gerade diese Gattung die Erkennung der Organisationsverhältnisse erleichtert; die wenigen Exemplare, welche mir von diesem Thier zu Gebote standen, zeichneten sich durch keine besondere Durchsichtigkeit aus im Vergleich zu den Macrobieten, da die Leibeshöhle eben so sehr wie bei diesen mit Blutkörpern dicht gefüllt war, der Unterschied scheint demnach kein sehr beträchtlicher zu sein. Endlich sind auch einige, zum Theil neue, chilenische Bärthierchen von mir untersucht worden, für welche ich Herrn Consul a. D. Dr. OCHSENIUS zu Danke verpflichtet bin; derselbe hatte die

Freundlichkeit, mir ein kleines Päckchen chilenischen Mooses, das vor einigen Monaten gesammelt worden war, zu überlassen.

Alle diejenigen Tardigraden, welche sich zwischen Moosen und Flechten aufhalten und daher bei trockener Witterung zu einem unscheinbaren bewegungslosen Klümpchen zusammenschrumpfen und nur nach einem Regen für wenige Stunden sich ihres Daseins freuen können, zeigen eine merkwürdige und physiologisch sehr interessante Eigenschaft, dass sie nämlich leicht in einen völlig starren, schein-todten Zustand verfallen. Schon DOYÈRE hat richtig hervorgehoben, wie ausserordentlich die Untersuchung der Bärthierchen hierdurch erleichtert wird, ja wie ein eingehendes Studium des Nerven- und Muskelsystems nur durch diesen Umstand überhaupt möglich wird. DOYÈRE und nach ihm GREEFF versetzten die Tardigraden in diesen asphyktischen Zustand, indem sie eine grössere Anzahl von Thieren in ein Gläschen mit ausgekochtem Wasser brachten und dessen Oberfläche mit einer Oelschicht bedeckten, um den Sauerstoff der atmosphärischen Luft möglichst fern zu halten. Es gelingt in der That auf diese Weise häufig, den Scheintod der Bärthierchen herbeizuführen, leider aber auch in vielen Fällen nicht, oder die Erstarrung ist nur in geringem Maasse eingetreten, so dass die Macrobieten schon nach kurzer Zeit unter dem Deckglase wieder aufleben. Es giebt aber glücklicher Weise ein anderes Mittel, um eine tiefe Asphyxie mit fast absoluter Sicherheit zu bewirken, und dies besteht darin, dass die Bärthierchen erst gehörig ausgetrocknet werden, ehe man sie in gewöhnliches frisches Wasser bringt. Bewahrt man das Moos nach dem Einsammeln erst eine bis mehrere Wochen trocken auf — womöglich in einem geheizten Zimmer, in der Nähe des Ofens — so kann man sicher sein, dass die Thiere von Beginn der Wassereinwirkung an sich in vollständiger Erstarrung befinden und aus dieser nur dann erwachen, wenn sie unter dem Deckglase arg beunruhigt werden. Ich komme bei Besprechung der biologischen Verhältnisse der Tardigraden noch einmal auf diesen Punkt zurück und will hier nur noch hinzufügen, dass eine in dieser Weise behandelte Quantität Moos genügt, um den Beobachter für ca. 3 Wochen mit Material zu versorgen, vorausgesetzt, dass erstens eine grössere Anzahl von Thieren in dem Moose vorhanden war — was leider oft genug nicht der Fall ist —, und dass man zweitens die Hauptmasse des Mooses nach dem Abspülen entfernt, um das Faulwerden des Wassers möglichst lange zu verhindern. Diesen Zweck erreicht man noch besser, wenn das Wasser jeden dritten oder vierten Tag durch frisches ersetzt wird;

die Bärthierchen werden hierdurch nicht aus ihrem Scheintod aufgerüttelt, wohl der beste Beweis dafür, dass derselbe nicht allein auf Mangel an Sauerstoff in der Umgebung der Thiere zurückzuführen ist.

Ich habe die folgenden Untersuchungen fast ausschliesslich an solchen asphyktischen Thieren angestellt und dieselben auch stets zur Controlle der Bilder benutzt, welche durch Zuhilfenahme der gewöhnlichsten Reagentien erhalten wurden. Die Färbung der Kerne gelingt nur dann, wenn man mittelst einer Nadel die Cuticula anbohrt oder mit einem feinen Messer einen Theil des Körpers abtrennt. Die Erkenntniss der inneren Organisation wird aber so gut wie gar nicht dadurch gefördert, da die Kerne meist schon an günstigen starren Individuen, zumal nach Anwendung von Essig- oder Ueberosmiumsäure, deutlich zu Tage treten. Aus diesem Grunde habe ich die immerhin etwas umständliche Methode der Färbung später ganz aufgegeben. Das Anschneiden der Cuticula ist auch nöthig, wenn man die Tardigraden mit Glycerin oder irgend einem andern Reagens, das leicht zu Schrumpfung führt, behandeln will.

Hinsichtlich des wissenschaftlichen Namens, welchen die Bärthierchen führen sollten, habe ich mich nicht entschliessen können, die einmal herkömmliche Bezeichnung „Tardigrada“ gegen die PERTY'sche „Xenomorphidae“ oder die von C. S. A. SCHULTZE vorgeschlagene „Arctiscoida“ fallen zu lassen, obwohl SPALLANZANI dieselbe erst eingeführt hat, nachdem schon längere Zeit das gleiche Wort für die Bradypoden verwandt wurde. Die Möglichkeit einer Verwechslung wird sich so selten darbieten, dass es mir nicht räthlich erscheint, den einmal eingebürgerten Namen durch einen so gut wie unbekanntem zu verdrängen.

Im Folgenden sollen bei möglichst ausschliesslicher Berücksichtigung neuer oder strittiger Beobachtungen zunächst die Anatomie und Histologie der Tardigraden und dann deren biologische Beziehungen besprochen werden. Das dritte Capitel ist der Systematik gewidmet und enthält eine Zusammenstellung aller bis jetzt beschriebenen Species mit Bestimmungstabellen und kurzen Artdiagnosen. Im Schlussabschnitte gedenke ich eine allgemeine Charakteristik der Bärthierchen und zugleich eine knappe Recapitulation der neuen Beobachtungen dieser Abhandlung zu geben. Hieran wird sich am zweckmässigsten die Erörterung der Frage anschliessen, welche Stellung die Tardigraden im natürlichen System der Thiere einnehmen.

## I. Capitel.

## Die Anatomie und Histologie der Tardigraden.

## 1. Die Haut.

Die Körperdecke der Tardigraden besteht, wie DOYÈRE zuerst erkannt hat, aus einer äusseren derben Cuticula und einer darunter liegenden Plasmaschicht, deren zellige Structur ihm jedoch verborgen blieb. Zwar bezeichnet er sie als trame „cellulaire“, doch geht aus dem folgenden Zusatz „dans les mailles de laquelle se trouve déposé sous forme continue ou sous celle de gouttelettes ou de globules extrêmement petits, un liquide plus ou moins fortement coloré, plus ou moins abondant“ hervor, dass er hier das Wort cellulaire noch in seiner ursprünglichen volksthümlichen Bedeutung gebraucht. GREEFF ist der erste gewesen, welcher die Zellen der Epidermis erkannt und abgebildet hat. An asphyktischen Thieren sind sie häufig vorzüglich zu sehen. Fig. 1 stellt einen Theil der Rückenfläche eines *Macr. hufelandii* zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar dar. Die Zellen sind so regelmässig angeordnet, dass jede einer Längs- und einer Querreihe angehört; dies gilt auch für die Bauchfläche, während sie an den Körperseiten vielfach eine polygonale Gestalt annehmen und sich unregelmässig zwischen einander schieben. Auf dem Rücken liegen in querer Richtung 4 parallelogrammartige Zellen neben einander; rechts und links von den zwei mittleren laufen unter der Epidermis die zwei dorsalen Längsmuskeln (*mu*) und bedingen ein eigenthümliches Verhalten des dunklen Pigmentes, dass bei älteren und gut genährten Thieren nie fehlt: soweit die betreffenden Zellen die Muskeln überdecken, bleiben sie annähernd frei von den schwärzlichen Körnern, und so entsteht das Bild, welches DOYÈRE auf Pl. 14, Fig. 12 seiner Abhandlung wiedergegeben hat, auf dem nämlich zwei helle Streifen über den ganzen Rücken der Länge nach hinziehen. Dieselbe Abbildung zeigt auch sehr deutlich, wie die Kerne als helle Kreise aus dem dunklen Zellinhalt hervorscheinen. — Bei älteren Thieren von *Macr. oberhäuseri* tritt in der Epidermis regelmässig ein bräunliches Pigment in reichlicher Menge auf. Zuweilen kann man auch hier eine geringere Ausbildung desselben über den dorsalen Längsmuskeln constatiren. In der Regel ist dasselbe jedoch in Querringen angeordnet, die am Rücken überall gleich dunkel sind und nur an den Körperseiten lichter werden. Diese Bänder vertheilen sich so, dass

2 vor dem ersten und 2 hinter dem dritten Beinpaar liegen, je eines zu den 3 vorderen Beinpaaren gehört, und der Raum zwischen diesen auch noch von je einem Ringe eingenommen wird. Es sind zusammen 9 Ringe, die durch schmalere helle Streifen getrennt werden (Fig. 24). Auch hier lässt sich eine Beziehung zwischen der Anordnung der Musculatur und dem Auftreten des Pigmentes nicht verkennen; wie man aus Fig. 21 ersieht, verbindet sich ein Theil der Extremitätenmuskeln bei  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\varepsilon$ ,  $\zeta$ ,  $\eta$ ,  $\vartheta$ ,  $\lambda$  und  $\mu$  mit den Längsmuskeln des Rückens. Naturgemäss werden vornehmlich an diesen Stellen die Zellen der Epidermis in ihrer Ruhe gestört werden, während die dazwischen gelegenen weniger von der Thätigkeit der Muskeln zu leiden haben. Daher finden sich die Pigmentbänder des Rückens zwischen je 2 Ansatzpunkten jener Muskeln. — Ganz besonders reich an rothem Pigment sind die Echiniscen, deren Untersuchung dadurch sehr erschwert wird. Die Pigmentkörnchen sitzen auch hier ausschliesslich in der Epidermis, nicht wie DOYÈRE angiebt, ausserdem in den Magen-zellen. An einzelnen Stellen, besonders an den Wurzeln der Beine, bilden sich häufig grössere Plaques von Pigment. — Hinsichtlich der Beschaffenheit der Epidermis ist noch Folgendes zu erwähnen. Bei jugendlichen Macrobioten, welche gar keine oder nur wenige Pigmentkörner besitzen, wird jeder Kern von einem hellen Plasmahof umgeben (Fig. 1). Die Nuclei sind ebenso regelmässig in Reihen angeordnet wie die Zellen selbst; jeder von ihnen enthält einen deutlichen, meist etwas excentrisch gelagerten Nucleolus. Bei Betrachtung der Körperseiten erwachsener Thiere sieht man, dass die Tiefe der Zellen nur gering, und die Matrix der Cuticula daher als ein Pflasterepithel zu bezeichnen ist. Bei jugendlichen Individuen sind die Grössenverhältnisse häufig etwas anders, indem hier cubische Zellen angetroffen werden. — Die Dicke der Epidermis bleibt sich im Körper überall so ziemlich gleich. Nur einige Stellen machen hiervon eine Ausnahme. So schwillt die Matrix an den Spitzen der Beine zu grossen, runden, mit mehreren Kernen versehenen Körpern an (Fig. 12, 18, 24, *ma*), welche schon von DOYÈRE bemerkt worden sind. Er bezeichnet sie (l. c. p. 341) als *organes globuleux*, ohne ihren Zusammenhang mit der Epidermis zu bemerken. Sie sollen den Zweck haben, den Krallen einen Stützpunkt zu liefern. Ich halte dies für kaum wahrscheinlich, da ja die Krallen von jenen Körpern selbst noch ein gutes Stück entfernt sind. Es ist naturgemässer, die reichliche Entwicklung der Matrix an den Spitzen der Beine mit der starken Ausbildung der Cuticula ebendasselbst in Beziehung zu bringen. Sind doch die

Krallen und die dünne Membran, welcher dieselben aufsitzen, nur Theile der Cuticula, durch deren Neubildung demnach bei jeder Häutung die Matrix hier mehr in Anspruch genommen wird als an irgend einer anderen Körperstelle. — Auch in unmittelbarer Nähe der Afteröffnung nimmt die Epidermis eine ungewöhnliche Dicke an (Fig. 12, 13, 18, *a. ep.*). Sie bildet hier rundliche Anschwellungen von wechselnder Grösse und Zahl, die vielleicht drüsiger Natur sind. — Endlich giebt es noch eine dritte Stelle, wo sich die Epidermis in gleicher Weise auszeichnet, die nächste Umgebung der Mundöffnung. Bei *Macr. hufelandii* habe ich öfters dorsal und ventral von derselben (Fig. 14 *k*) kleine rundliche Verdickungen angetroffen; doch ist gerade diese Körperpartie in den meisten Fällen zur Untersuchung so ungeeignet, dass ich nicht sicher angeben kann, ob sie immer vorhanden sind. Bei *Doyeria simplex n. sp.* und wahrscheinlich auch bei den Macrobioten liegt jederseits der Mundhöhle ein langes, schlauchförmiges Organ (Fig. 4, 5, *k*), das neben der Mundöffnung in die Saugpapille ausmündet. Seiner Struktur nach ist dasselbe aus der Epidermis hervorgegangen. Einen inneren Kanal, wie er bei den grossen Speicheldrüsen des *Macr. hufelandii* leicht in die Augen fällt, habe ich nicht beobachtet, schliesse aber dennoch aus der Lage auf die gleiche Function. Bei *Doyeria* findet sich eine zweite rundliche Verdickung von ziemlicher Grösse dorsal von der hier röhrenförmigen Mundhöhle, vor dem Gehirn. Ueber die Cuticula, welche überall der darunter liegenden Epidermis sich eng anschmiegt, ist nicht viel zu sagen. Sie ist durchschnittlich bei erwachsenen Thieren 1,45—2,9  $\mu$  dick und mit Ausnahme der Echiniscen an allen Körperregionen gleich stark. DOYÈRE schreibt ihr eine ausserordentlich feine Punktirung zu, die durch Grübchen hervorgebracht werden soll. Eine solche ist in der That häufig genug vorhanden, doch variieren die Individuen einer und derselben *Macrobiotus*-Species in dieser Hinsicht sehr. Die meisten haben eine völlig glatte, farb- und strukturlose Cuticula, während andere Thiere derselben Localität auf dem Rücken bald mit dicht, bald mit zerstreut stehenden Grübchen versehen sind. Auf den Körperseiten nimmt die Zahl derselben ab, und die Bauchfläche finde ich stets ganz frei von ihnen. Bei den Echiniscen gliedert sich die Rückenhaul bekanntlich in eine Anzahl von Platten von grösserer Dicke. Diese Schilder zeigen eine sehr deutliche dichte Punktirung, die nach meinen Erfahrungen auch auf zahllose Grübchen zurückzuführen ist. DOYÈRE deutet sie als eine richtige Körnelung und hat daher einer Art den Namen *Emydium granulatum* gegeben. — An

den Spitzen der Beine erleidet die Cuticula eine besondere Umbildung. Sie läuft hier (Fig. 18, 19 und andere) in eine dünne Membran aus, welche die Trägerin der Krallen ist. Zwischen den Haken eines Fusses buchtet sich dieselbe gewöhnlich etwas ein. Bei manchen Echiniscen (Fig. 6) spannt sich die Membran zwischen den Krallen wie eine Schwimnhaut aus. — Ein eigenthümliches Aussehen der Cuticula wird durch die Häutungen bedingt, welche die Tardigraden von Zeit zu Zeit durchmachen. Man trifft sehr häufig Macrobioten, welche noch in keiner Weise irgendwelche Andeutungen dieses Vorganges erkennen lassen, deren Cuticula aber statt aus einer aus zwei dicht übereinander liegenden Membranen besteht. Wird ein solches Thier durch heisses Wasser getödtet, so hebt sich die Cuticula von der Matrix ab und man sieht, dass beide Schichten von Strecke zu Strecke durch kurze Bändchen mit einander zusammenhängen (Fig. 27). Am vorderen und am hinteren Körperende ist die Verbindung einfach, zwischen beiden doppelt. Die Berührungstellen der zwei Schichten liegen genau in einer Reihe hinter einander und markiren sich von oben gesehen als helle Flecke (Fig. 24 *x*). Es fallen vier solche Streifen auf den Rücken. In diesem Zustande verweilen die Bärthierchen Tage lang. Endlich löst sich die äussere Haut von der inneren ganz ab und wird in der von DOYÈRE geschilderten Weise abgeworfen. Einmal traf ich einen *Macrobiotus*, der unter meinen Augen aus seiner alten Hülle kroch, zu meiner Verwunderung aber schon wieder eine doppelte Cuticula aufwies. Dies Thier hatte also schon den Anfang zu einer Häutung gemacht, ehe die vorhergehende noch vollendet war. Bei einer doppelschichtigen Hautdecke ist die innere Lage nicht ganz so dick, wie die äussere; an beiden fällt bei günstigen Exemplaren und sehr starker Vergrösserung eine deutliche Längsstreifung auf, der optische Ausdruck dicht übereinander liegender feiner Lamellen (Fig. 29).

## 2. Das Blut.

DOYÈRE unterscheidet in der farblosen Flüssigkeit, welche die Leibeshöhle erfüllt und alle Organe umspült, einfache und zusammengesetzte Blutkörper, von denen erstere häufig fehlten, während letztere stets angetroffen wurden. GREEFF nennt das Fluidum in seiner allgemeinen Charakteristik der Bärthierchen (19, p. 114) „feinkörnig“, worin ich ihm nicht beipflichten kann. Mir erscheint dasselbe stets vollkommen wasserklar und homogen, und dies Verhalten ändert sich auch nicht nach Zusatz von dünnen Säuren oder Alkohol, so dass



man, nach meiner Meinung, auch nicht, wie DOYÈRE, von einem Gerinnen des Blutes reden darf. Da beim Eintrocknen die Bärthierchen zu einem winzigen Körnchen zusammenschrumpfen, um bei erneuter Wasserzufuhr ihre alte Grösse wieder anzunehmen, so ist es klar, dass das Fluidum ausschliesslich oder doch fast ausschliesslich aus Wasser bestehen muss und daher keine weiteren Strukturverhältnisse erkennen lassen wird. — Hinsichtlich der grossen Blutkörper kann ich den Beschreibungen der früheren Autoren nur wenig hinzufügen. Ihre Zahl wächst offenbar mit zunehmendem Alter, da man in jungen Thieren viel weniger antrifft als in gut genährten erwachsenen. Diese sind häufig förmlich vollgepfropft mit denselben. Obwohl also eine Vermehrung der Blutzellen ausser Frage steht, ist es mir doch nie gelungen, sie in der Theilung zu sehen. In seltenen Fällen waren zwei Kerne in einer Zelle, ohne dass diese überisens ihre gewöhnliche Form geändert hätte; drei Kerne, wie sie GREEFF in einem Blutkörper gesehen hat, sind mir nie begegnet. — Die Angabe DOYÈRE's dass auch der Gattung *Echiniscus* grosse Blutzellen zukommen, halte ich für unrichtig. Ich habe viele Exemplare auf diesen Punkt hin untersucht, aber in der Leibeshöhle nie eine Spur von Blutkörpern gefunden; wären sie vorhanden, so müssten sie trotz des reichlichen rothen Farbstoffes bei günstigen Thieren nicht zu übersehen sein, denn sie sind auch bei sehr pigmentreichen alten Individuen von *Macr. oberhäuseri* leicht zu entdecken. — Da die Blutkörper in so stattlicher Anzahl vorhanden sind und einen so beträchtlichen Theil der Körpersubstanz der Macrobioten und Milnesien ausmachen, so müssen sie offenbar eine wichtige Rolle im Leben des Organismus spielen. Leider lassen sich nur Vermuthungen darüber äussern, welcher Art dieselbe ist. Bei jungen Thieren sind die Blutzellen fast ganz durchsichtig und nur mit wenigen Körnchen erfüllt, so dass die Kerne leicht zu erblicken sind. Je besser die Ernährungsbedingungen des Bärthierchens sind, um so mehr scheiden die Zellen kleine glänzende Granula ab, welche zuerst in der Peripherie des Blutkörpers auftreten, schliesslich aber denselben überall dicht durchsetzen. Sie scheinen fettiger Natur zu sein, da sie durch Osmium intensiv geschwärzt werden. Lässt man die Macrobioten hungern, so nimmt die Zahl der Körnchen in den Blutkugeln und auch das Volumen der letzteren etwas ab. Hieraus scheint hervorzugehen, dass jene Körper die Träger der Reservennährstoffe sind, dass in ihnen diejenigen Assimilationsprodukte aufgespeichert werden, welche nicht sofort wieder zur Erhaltung des Lebens verbraucht werden. Sie stellen eine Art Fett-

körper dar, dessen Zellen isolirt sind, anstatt zu einem Gewebe verbunden zu sein. Für diese Beobachtung spricht noch eine zweite Beobachtung, die ich öfters gemacht habe. Die Blutkörper sind in der Regel farblos; in einigen Individuen hingegen hatten viele derselben ein grünliches oder bräunliches Colorit angenommen, das stets genau mit der Färbung der Magenzellen des betreffenden Thieres übereinstimmte. Ich kann mir dies nur so erklären, dass das Chylema der Magenzellen durch Diffusion in die Blutkörper überwandert — wobei freilich auffallend ist, dass die Leibeshöhlenflüssigkeit jener Macrobioten immer völlig farblos war — und sehe hierin einen weiteren Beweis für die Beeinflussung der Blutkörper durch die verdauende Thätigkeit des Magens. — Die „globules simples“ DOYÈRE's sind nach meiner Ansicht nicht als eigentliche Blutbestandtheile anzusehen, da sie nicht selten ganz oder fast ganz fehlen. Es sind kleine glänzende Körnchen, die ganz so aussehen wie die in den Blutzellen auftretenden. Sie haben mir daher immer den Eindruck gemacht, als ob sie mit diesen identisch wären. Da die Blutkörper nicht von einer Membran umschlossen werden, so geben sie möglicher Weise einzelne Körnchen activ oder passiv an die Leibeshöhle ab, wenn sie selbst ganz dicht von ihnen erfüllt sind. Hierfür spricht der Umstand, dass die isolirten Körnchen immer nur dann in reichlicher Menge angetroffen werden, wenn auch die Blutkörper viele Granula aufweisen. — Endlich habe ich noch die Fig. 4 und 23, *a* wiedergegebenen eigenthümlichen, apfelförmigen, bewegungslosen Gebilde zu erwähnen, denen ich einmal in sehr grosser Anzahl in der Leibeshöhle eines erwachsenen *Macr. hufelandii* begegnete. Sie sahen blass, homogen und farblos aus und besaßen jedes ein glänzendes dunkles Korn, in dessen Mitte wiederum ein centraler Fleck sichtbar war. Von dem einen Pole lief ein kleiner, lichter, häufig etwas gebogener Stift aus, wie der Stiel eines Apfels. Ihre Grösse betrug 2,19—3,65  $\mu$ . Ueber die Natur dieser Kügelchen vermag ich nichts anzugeben; vielleicht sind es parasitäre Organismen der niedrigsten Art (Bakterien?), wie denn überhaupt gar nicht selten lebende Bacillen und Spirillen in der Leibeshöhle sich aufhalten. So fanden sich zusammen mit jenen Körpern auch ähnliche Gebilde (23 *b*) vor, die aber kleiner waren. Manche derselben waren stabförmig (Fig. 23 *c*) oder leicht geschlängelt und erinnerten in der Gestalt sehr an Bakterien.

### 3. Das Organsystem der Ernährung.

#### A. Der Apparat zur Aufnahme der Nahrung

gliedert sich, wie DOYÈRE zuerst richtig angegeben hat, in eine Mundhöhle, die sich nach hinten in eine Chitinröhre verlängert, in den Zahnapparat zum Anbohren der Nahrung und in den Schlundkopf, durch dessen pumpende Bewegung das zum grössten Theile flüssige Nährmaterial in den Magen gesogen wird. Accessorische Organe sind die grossen Speichel- oder Giftdrüsen, welche bei den Milnesien und Macrobieten vorkommen. Sehr charakteristisch für den Mundapparat der Bärthierchen ist jene ziemlich lange, cylindrische, von einer starken Chitinwand gebildete Röhre (Fig. 2—6, *tu*), welche die Mundhöhle (Fig. 4—6, *v*) mit dem muskulösen Schlundkopfe verbindet. Dieser Kanal möge im Folgenden als „Mundröhre“ bezeichnet werden; derselbe ist für die Systematik von Wichtigkeit, weil bei einigen Tardi-graden die Zähne in ihn eintreten, während sie bei andern direkt in die Basis der Mundhöhle hereinragen. Wenden wir uns jetzt zu einer näheren Besprechung der einzelnen Theile der Mundwerkzeuge.

Die Mundhöhle wird von mehreren Chitinringen gebildet, deren Zahl bei den einzelnen Arten verschieden ist. Bei *Macr. hufelandii* (Fig. 4) und anderen läuft sie am vorderen Ende in einen Ring aus, der aus ca. 8 kleinen Platten zusammengesetzt ist und offenbar die Bestimmung hat, sich fest an das auszusaugende Nahrungsstück anzulegen. An diesen schliessen sich nach hinten 3 Chitinringe an, die von vorn nach hinten an Grösse abnehmen. Da sie durch dünne Membranen mit einander verbunden sind, so können sie, ihrer Breite entsprechend, fernrohrartig zusammengeschoben werden. Es folgt hierauf ein Chitinring, der an den Seiten glockenartig gewölbt ist und in ein cylindrisches Ansatzstück übergeht, welches das vordere Ende der Mundröhre umgreift. — Bei den übrigen von mir untersuchten Bärthierchen ist die Mundhöhle einfacher gebaut. So besteht sie bei *Macr. oberhäuseri* (Fig. 3 *v*) nur aus zwei Chitinringen, von denen der hintere die Mundröhre in sich aufnimmt. Eine ganz ähnliche Einrichtung treffen wir bei den *Echiniscus*-Arten (Fig. 6) an, wo scheinbar nur ein becherförmiger Ring die Mundhöhle begrenzt; sind auch hier zwei vorhanden, so ist der vorderste jedenfalls sehr klein. Bei der Gattung *Doyeria* endlich (Fig. 5) führt die Mundöffnung in einen

langen Kanal, der von einer zarten Membran ausgekleidet wird. Es sieht aus, als ob sich die Epidermis hier einstülpte. Am hinteren Ende dieses Kanales liegt wieder ein Chitinring, welcher der Mundröhre aufsitzt. — Bei allen besprochenen und vermuthlich auch bei den übrigen Bärthierchen verjüngt sich der Kopf dort, wo er die Mundöffnung trägt, zu einer kleinen Papille (Fig. 3 a, 4, 5, 6, *pa*), die entweder auch zugleich das Vorderende der Körperlängsachse bezeichnet (*Macr. hufelandii*, *Doyeria simplex*) oder etwas auf die Bauchseite verschoben ist (*Macr. oberhäuseri*, Echiniscen).

Die Mundröhre wird überall von einer starken, doppelt contourirten Chitinmembran ausgekleidet und ist, entsprechend der Lage der Mundöffnung, bald vollkommen gerade (*Milnesium*, *Macr. hufelandii*), bald bogenförmig gekrümmt (*Macr. oberhäuseri*). Sie reicht bei den Macrobiten ein gutes Stück in den Schlundkopf herein, während sie bei den Gattungen *Doyeria* und *Echiniscus* nur eben in diesen eindringt. Bei *Macr. hufelandii* (Fig. 4) erkennt man in der Medianlinie, sowohl dorsal- wie ventralwärts, eine scharfe Linie als Ausdruck einer Längsfirst, die etwas hinter der Mitte der Mundröhre aufhört. Die auf der Bauchseite befindliche, stark vorspringende Kante begrenzt die zwei Oeffnungen für den Durchtritt der Zähne. In ähnlicher Weise finde ich auch bei den Echiniscen eine Längskante angedeutet, die aber hier ebensolang wie die Mundröhre selbst ist. Die Beschaffenheit des Vorderendes der Mundröhre von *Macr. hufelandii* ist nicht leicht zu erkennen; die zwei trichterartig nach innen vorspringenden Linien scheinen mir nur eine äussere ventrale Skulptur darzustellen, nicht in der Mundröhre selbst zu liegen. — Wie schon oben erwähnt wurde, ragen die Zähne der Bärthierchen entweder direct in die Mundhöhle oder in die Mundröhre herein. Jenes ist der Fall bei den Echiniscen, Milnesien und solchen Macrobioten, die sich im Gebiss an *Macr. oberhäuseri* anschliessen; dieses bei *Doyeria simplex* und *Macr. hufelandii* (cf. Fig. 2—6). Bei letzterer Art sind die Zähne, da sie naturgemäss weit nach vorn verschoben werden müssen, um die Nahrung anzustechen, in einem sanften Bogen gekrümmt, dessen concave Seite nach aussen gerichtet ist. DOYÈRE hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass das vordere Ende der Zähne bei den Macrobioten verkalkt ist, wovon man sich in der That durch Zusatz von Säuren leicht überzeugen kann. Das gleiche Verhalten soll auch für die Echiniscen Geltung haben, wenngleich es hier „langsamer und weniger regelmässig“ nachzuweisen sein soll. Nach meinen Erfahrungen sind die Zähne bei diesen Thieren ganz kalkfrei und bestehen ebenso wie bei *Doyeria*

nur aus Chitin. Die Beschaffenheit der Zähne bei *Milnesium tardigradum* verdient noch genauer untersucht zu werden, da sie manche Besonderheiten aufweisen. Bei einem sehr günstigen ausgewachsenen Exemplar, das ich in chilenischem Moose fand, zerfiel der Zahn in 3 Abschnitte, von denen nur der vorderste, von geringer Grösse, in die Mundhöhle herein ragte. Der ganze Zahn wurde der Länge nach von einem Kanal durchzogen. — Das hintere Ende der Zähne läuft bei den mir zur Verfügung stehenden Arten — mit Ausnahme von *Doyeria simplex* — in zwei kurze divergirende Gabeläste aus (Fig. 2, 3, 6), die knopf-förmig verdickt sind und zwischen sich eine Aushöhlung nach Art einer Gelenkpfanne bilden. Bei den Milnesien und Macrobioten dient dieselbe dem schon von DUJARDIN (7) gesehenen queren Zahnträger (Fig. 2, 3, *tr*) zur Anheftung, während das andere Ende desselben an der Mundröhre befestigt ist. DOYÈRE nennt diese Gebilde „supports en S“, eine Bezeichnung, die nur auf *Macr. hufelandii*, aber nicht auf Species passt, welche einen geraden oder nur leicht gebogenen Zahnträger besitzen (*Milnesium tardigradum*, *Macr. oberhäuseri*). Bei den Gattungen *Echiniscus* und *Doyeria* fehlt ein Zahnträger vollständig; bei ersterer Gattung scheint früher ein solcher vorhanden gewesen zu sein, da die Gelenkpfanne am hinteren Ende jedes Zahnes noch deutlich ausgebildet ist. Bei letzterer (Fig. 5) sitzen die Zähne direct in der Zellenmasse, welche die Mundröhre umgiebt; wie die Bewegung dieser kurzen, stiftförmigen Gebilde hier bewirkt wird, ist mir unklar geblieben. Die genannte Zellenmasse ist eine Fortsetzung der Zellschicht, welche zur Mundhöhle gehört. Sie nimmt von vorn nach hinten an Dicke zu, und hat annähernd die Form einer Birne. Im Innern erkennt man zahlreiche Nuclei und feinkörniges Protoplasma, das aber an keiner Stelle zu Muskeln differenzirt ist. Die Zähne von *Doyeria* endigen hinten bald mit einem kleinen Knopf, bald gerade abgeschnitten und zeigen in diesem Falle auch nicht selten einen kurzen Schlitz, vielleicht die erste Spur der bei anderen Arten vorhandenen Gelenkpfanne. — Die Lage der Muskeln, durch welche der Zahnapparat bewegt wird, lässt sich bei *Macr. hufelandii* leicht feststellen. Jeder Zahn wird von 3 Muskeln bewegt, die vom hintersten Ende desselben auslaufen. Der eine ist lang und schmal, zieht nach vorne und inserirt sich an der Mundhöhle (Fig. 4), die zwei andern sind kurz, dreieckig und befestigen sich an der Membran, welche den Schlundkopf nach aussen begrenzt (Fig. 2). — Ich komme jetzt zur Beschreibung des musculösen Apparates, des Schlundkopfes oder Saugmagens, welcher den Nahrungssaft in den Magen bewegt. Am leichtesten ist der Bau desselben auch wieder bei *Macr. hufelandii* zu erkennen (Fig. 2, 4). Er wird in seiner ganzen

Länge von einem Kanal durchzogen, dessen chitinige Wandung vorn mit der Mundröhre zusammenhängt. Auf den ersten Blick fallen dem Beobachter drei Reihen von dicken undurchsichtigen Stäbchen auf, von denen jedes einzelne wieder aus zwei Stücken zusammengesetzt ist. Von den drei Reihen liegen die zwei seitlichen — bei der Betrachtung des Thieres in der Bauch- oder Rückenlage — in derselben Ebene, während die dritte mittlere ein wenig nach der Ventralseite verschoben ist. Die Mundröhre (Fig. 2, 4, *tu*) trägt an ihrem Hinterende einen breit nach aussen vorspringenden Rand, an den noch zwei seitliche und ein dorsales Chitinstückchen (*p*) sich anschliessen. Diese beiden Seitenstückchen verbinden den Rand mit den lateralen Bälkchenreihen. DOYÈRE hat nun den Fehler begangen, dass er die drei Stäbchen-complexe in die Wand des den Schlundkopf durchziehenden Kanales legte, während derselbe in Wahrheit nur die mediane Reihe berührt und zwischen diesen Chitinstücken hindurch zieht. GREEFF spricht sich nicht eingehend über den Bau des Schlundkopfes aus; da er denselben jedoch stellenweise als „Kaumagen“ und jene Balken als „Kauplatten“ bezeichnet, so scheint er sich der DOYÈRE'schen Darstellung anzuschliessen und ausserdem zu glauben, dass diese Chitingebilde sich an der Zerkleinerung der Nahrung beteiligten. Eine solche Function darf man ihnen auf keinen Fall zuschreiben, da weder die Bälkchen der Seitenreihen, noch die der mittleren mit der aufgenommenen Speise überhaupt direct in Berührung kommen können. Für jene folgt dies ganz sicher aus ihrer Lage zum Kanal des Schlundkopfes, für diese aus dem Umstande, dass sie von aussen der Wandung desselben anliegen, daher höchstens einen schwachen Druck auf sein Lumen auszuüben vermögen. Diese Gruppen von Doppelstäbchen dienen meines Erachtens nur dazu, den Muskeln des Schlundkopfes einen festen Ansatzpunkt zu gewähren. Der Kanal des Saugmagens wird zu dem Zwecke allseitig von zwei concentrischen dünnen Membranen umgeben. Die innere verbindet die Stäbchenpaare der beiden Lateralreihen, die äussere zieht in geringer Entfernung von ihr und trennt die stark ausgeprägte äussere Muskelzone von der viel zarteren innern. Die äussere Membran stösst vorn an das breitrandige Ende der Mundröhre, hinten lässt sie sich wegen ihrer grossen Feinheit nur an günstigen Exemplaren bis zum Schlundkopfkanaal verfolgen. Die Fig. 2, auf der diese Membranen im optischen Durchschnitt eingetragen sind, wird die geschilderten Verhältnisse hoffentlich besser als viele Worte erläutern. Die Muskeln des Schlundkopfes ziehen annähernd in radialer Anordnung von dem Kanal nach der äusseren

Membran. Wie schon eben angedeutet wurde, sind sie nur ausserhalb der stäbchenfreien Membran deutlich entwickelt und aus diesem Grunde nur hier von den früheren Forschern gesehen worden. Die Muskelfibrillen zeigen auf dieser Strecke häufig viele hintereinander liegende Körnchen. Ihre Kerne finden sich vornehmlich in der Nähe der Peripherie. Die Fibrillen der inneren Muskelzone sind am lebenden Thiere sehr viel schwerer zu erkennen als die der äusseren, deren direkte Fortsetzung sie bilden. Durch die Membran, welche die Trägerin der lateralen Stäbchenpaare ist, wird dieser innere Muskelcomplex streng genommen wiederum in zwei concentrische Partien gesondert, doch lässt sich ein verschiedenes histologisches Verhalten derselben nicht constatiren. — Die geschilderte, etwas complicierte Einrichtung des Pharynx befähigt offenbar den *Macrobotus hufelandii*, eine je nach Bedürfnis sehr verschieden starke Saugkraft zu entfalten, da diese davon abhängen muss, wie weit die Wände des Schlundkopfkanales, welche in der Ruhe eng aneinander gepresst sind, auseinander gezogen werden. Da ich die Macrobioten nie direkt beim Aussaugen beobachtet habe, kann ich nur Vermuthungen über die Wirkungsweise des Saugmagens vorbringen. Wahrscheinlich wird durch die innere zarte Musculatur zunächst eine Portion Nahrungssaft in den Schlundkopf hereinbefördert, wobei die hintere Oeffnung desselben durch Aneinanderlegen der Wände luftdicht geschlossen wird. Hierauf tritt die äussere grobe Musculatur in Thätigkeit. Sie bewirkt den Zufluss einer neuen Quantität Nahrungssaft, welche beim rechtzeitigen Oeffnen des hinteren Ventils im Stande sein wird, die zuerst aufgenommene Flüssigkeitsmenge in den Magen zu drücken. Lässt die Muskelcontraction nach, so erhält der Schlundkopfkanal in Folge der Elasticität seiner Wandung wieder sein ursprüngliches, äusserst enges Lumen. Von dem Rest der Flüssigkeit wird ein Theil in den Magen gedrängt, der andere tritt in die Mundröhre zurück, falls er hieran nicht durch eine zweite Ventilvorrichtung gehindert wird. Bei *Macrob. oberhäuseri* und andern Arten mit demselben Gebisstypus scheint der Schlundkopf im Wesentlichen ebenso eingerichtet zu sein wie bei *Macr. hufelandii*. Doch lassen sich hier die Verhältnisse schwieriger ermitteln, und namentlich gewinnt man nur an stark gepressten Thieren die Ueberzeugung, dass auch in diesem Falle die centralen Verdickungen nicht in der Wand des Pharynxkanales selbst liegen. Den Milnesien fehlen die Stäbchenpaare der Macrobioten, und bei *Doyeria* und den Echiniscen sind sie lang und schmal, was nach GREEFF auch für *Macr. macronyx* zutrifft. — Bei allen bis jetzt bekannten Bärthierchen



stösst der Saugmagen unmittelbar an die Mundröhre und giebt selbst an seinem hinteren Ende den Oesophagus ab. Von dieser Regel macht die neue chilenische Gattung *Diphascon* (Fig. 25) eine Ausnahme, indem hier der Schlundkopf in die Mitte des relativ langen Oesophagus eingeschaltet ist.

Speicheldrüsen, die, wie schon DOYÈRE vermuthet, in vielen Fällen auch wohl als Giftdrüsen funktioniren, kommen bei den Gattungen *Macrobiotus*, *Milnesium*, *Doyeria* und wahrscheinlich auch bei *Diphascon* vor. Bei den *Echiniscus*-Arten sind sie mir nicht aufgefallen, doch ist es möglich, dass sie hier nur durch das rothe Pigment der Epidermis verdeckt wurden. Am deutlichsten lässt sich ihr Bau bei *Macr. hufelandii* überblicken. Sie stellen hier zwei grosse birnförmige Drüsen dar (Fig. 4, *sal*), die den grössten Theil der Rückenseite des Schlundkopfes bedecken und sich auch ein wenig auf die Ventralfläche (Fig. 16) desselben umschlagen. Der eigentliche Drüsenkörper geht in der Höhe des hinteren Zahnendes in einen schmalen Ausführungsgang über, der jederseits neben dem Zahne hinzieht und zugleich mit demselben in die Mundröhre — auf deren Ventralseite — einmündet. An den Kanal schliesst nach hinten ein ziemlich grosser, flaschenförmiger Raum, in dem sich das Secret ansammelt. Derselbe liegt etwas unsymmetrisch, derartig, dass er nach aussen verlagert ist und daher von einer dicken Innen- und einer schmalen Aussenwand begrenzt wird. Im Protoplasma der Speicheldrüsen habe ich keine deutlich von einander gesonderten Zellen unterscheiden können, wohl aber viele Kerne mit Nucleolus. Das Secret der Drüse besteht aus farblosen, ölartig glänzenden, mit Osmiumsäure sich nicht schwärzenden, homogenen Kugeln, von denen man bald eine sehr grosse, bald zahlreiche kleinere antrifft. Es ist in dünner Essigsäure löslich und sehr geschmeidig, so dass es beim Passiren des Ausführungsganges eine schmale, bandförmige Gestalt annimmt. Zuweilen erblickt man in den Secrettropfen wasserklare Vacuolen. — Es ist mir zweifelhaft geblieben, welche Organe bei *Doyeria simplex* als Speicheldrüsen anzusprechen sind. Die mit *k* Fig. 5 bezeichneten Gebilde haben die Gestalt einzelliger Drüsen, doch habe ich in ihnen nie Spuren eines Secretes gefunden. Die dicken Zellenmassen, welche die Mundröhre (*tu*) umgeben, haben vermuthlich auch die gleiche Funktion.

## B. Schlundrohr und Magen; Art der Ernährung; Enddarm.

Der Oesophagus setzt sich nach dem einstimmigen Urtheil der früheren Autoren nicht scharf vom Magen ab, sondern geht allmählich in diesen über. Dieser Satz gilt auch für das histologische Verhalten, wengleich nicht in ganz demselben Maasse. Die folgende Schilderung bezieht sich auf *Macr. hufelandii*. Der Oesophagus (Fig. 4 *oe*) wird seiner ganzen Länge nach innen von einer derben chitinigen Membran ausgekleidet, welche dem Magen fehlt und hier durch eine zarte Cuticula ersetzt wird. Dieser Unterschied tritt bei Behandlung mit Kalilauge sehr deutlich zu Tage. Die Zellen des Schlundrohres sind niedrig und stets ungefärbt. Auch kommen in ihnen nie jene grossen glänzenden Granula vor, welche nach vollendeter Verdauung in der Magenwand sich anhäufen. An der Uebergangsstelle von Schlundrohr und Magen werden die Zellen etwas schmaler und die Kerne rücken näher zusammen. — Die eigentlichen Magenzellen (Fig. 7) sind viel grösser als die des Schlundrohres, von polygonaler, meist 6eckiger Gestalt, von einander durch deutliche Membranen geschieden und in Längsreihen angeordnet. Sie haben einen ansehnlichen Kern mit grossem, meist excentrisch gelegenen Nucleolus. Bei gut genährten Thieren springt jede Zelle halbkugelig in das Magenlumen vor, unter ungünstigen Verhältnissen schrumpfen dieselben aber stark zusammen, so dass die Magenwandung sehr dünn wird. Die Zellen werden nach innen von einer zarten Cuticula bedeckt, in der man bei sehr starker Vergrösserung kleine dunkle Striche in geringem Abstände und in radiärer Richtung verlaufen sieht (Fig. 8). Ich halte dieselben für feine Kanäle, durch welche der Nahrungssaft in die Zellen übertritt. Cilien finden sich an keiner Stelle des Tractus intestinalis, wie sie denn überhaupt nirgends im Tardigraden-Organismus vorkommen. — Ueber die Nahrung der Bärthierchen sind die verschiedenen Forscher nicht ganz derselben Meinung. Nach O. F. MÜLLER besteht sie aus vegetabilischen Substanzen, denn „der kleine Bär ist ein schwerfälliges, kaltblütiges und sanftes Thierchen. Er lasset die Mitbewohner seines Tropfens mit gleicher Gleichgültigkeit als der Löwe das Kindchen um und an sich fahren.“ DUJARDIN ist derselben Ansicht, dagegen sollen die Tardigraden nach DOYÈRE die kleinen Organismen fressen, die mit ihnen das Moos bevölkern, namentlich die Philodinäen. Ich glaube, dass nur GREEFF das Richtige getroffen hat mit seiner Angabe, die Nahrung

sei theils pflanzlicher, theils animaler Natur, und möchte hinzufügen, dass sie ganz überwiegend Vegetabilien, namentlich Moosen, entnommen wird. Man kann dies schon daraus schliessen, dass die Bärthierchen viel zu plump und ungeschickt sind, um einigermaassen bewegliche Thiere festzuhalten und anzuspiesen. Ich habe sehr oft Rotatorien ganz dicht vor ihrer Mundöffnung vorbeikriechen sehen, ohne dass sie sich jemals derselben bemächtigt oder auch hierzu nur den Versuch gemacht hätten. Da jedoch GREEFF und DOYÈRE die Kauplatten dieser Thiere im Magen der Macrobioten wiedergefunden haben, so müssen ihnen dieselben ab und zu zur Nahrung dienen, und es fragt sich nur, ob die Rotatorien lebend oder todt waren, als sie von den Bärthierchen ausgesogen wurden. Bringt man nämlich die moosbewohnenden Philodinäen nach einer Periode intensiver Austrocknung wieder ins Wasser, so zeigen sie ein merkwürdiges Verhalten. Schon nach kurzer Zeit ( $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Stunde) sind sie sämmtlich aufs neue zum Leben erwacht und kriechen munter umher oder lassen ihren Räderapparat spielen; aber ihr Leben währt nicht lange, nach 2—3 Tagen findet man die Thiere fast alle todt am Boden liegen, während doch ihre nächsten Verwandten im süssen Wasser sich unter gleichen Bedingungen wochenlang ihres Daseins freuen und sich dabei oft stark vermehren. Der Uebergang aus einer längeren Trockenexistenz in einen mehrtägigen Wasseraufenthalt ist für die Rotatorien der Fauna rediviva augenscheinlich im hohen Maasse schädlich; ihre Lebenskraft bleibt in diesem Falle nur dann ungeschwächt erhalten, wenn sie nach kurzer Zeit wieder eintrocknen. Ich gehe auf diese interessante Erscheinung nicht näher ein, weil ihre Bedeutung hier nur darin liegt, dass sie zeigt, wie die Tardigraden auch in der Natur häufig Gelegenheit haben werden, todtte Rotatorien als Nahrung zu verwerthen. Nach meinen Erfahrungen nähren sich dieselben freilich in erster Linie von dem Saft der Moospflänzchen. Ich habe nämlich sehr oft eine grünliche, mit einzelnen (Chlorophyll-?) Körnchen durchsetzte Flüssigkeit im Magen der lebenden Bärthierchen angetroffen, die, wie schon DUJARDIN (9. p. 165) richtig bemerkt, offenbar vegetabilischer Natur ist; DOYÈRE behauptet zwar kurz und bestimmt: „cette matière verte est le foeces, le résidu de la digestion“, bleibt aber den Beweis hierfür vollkommen schuldig, obwohl derselbe bei der ungewöhnlichen Form, den die Auswurfstoffe hier zeigen würden, doppelt noth thut. — In Folge der Verdauung treten bei den Macrobioten in den Magenzellen eine Menge von Körnern und Körnchen auf, von denen zwei Sorten unterschieden werden können; einmal sind es

kleine, glänzende, homogene Kugeln, die sich auf Osmiumzusatz nicht verändern und bald farblos (Fig. 8 *a*), bald lichtgrün (8 *b*) sind; zweitens unregelmässig rundliche Gebilde (*c*), die viel grösser sind und sich häufig polygonal gegen einander abplatten. Sie erscheinen ebenfalls strukturlos und stets grünlich oder bräunlich gelb gefärbt, wenn der Magen einen grünen vegetabilischen Saft enthält; im Innern liegen häufig ein oder mehrere dunkle Binnenkörper. Derartige Granula finden sich nie im vordersten kleinzelligen Magentheil und im Oesophagus, so dass diese offenbar an der Verdauung der Nahrung sich nicht betheiligen. Nicht selten liegt in jeder Magenzone ein grosser Oeltropfen, der zuweilen von einem Kranze ganz kleiner Oelpunktchen umschlossen wird (Fig. 8 *ol*). — Die eigenthümlichen Körner mit centralem Fleck, welche DOYÈRE von den Echiniscen beschreibt, habe ich bei den Macrobioten nie beobachtet. — Der Magen setzt sich durch eine ringförmige Einschnürung vom letzten Abschnitte des Darms, dem Rectum, ab. Dorsal und lateral, aber so ziemlich in derselben Höhe wie der Magen, münden die Organe des Geschlechts- und Excretionsapparates in den Enddarm ein, so dass dieser dadurch zur Kloake wird. DOYÈRE giebt an (l. c. p. 324), auf die eben erwähnte Einschnürung folge eine Anschwellung, welche durch ihre Struktur an den muskulösen Pharynx erinnere und dazu diene, die Geschlechtsprodukte und Nahrungsreste aus der Kloake heraus zu befördern. Diese Behauptung ist, wenigstens für die Macrobioten, nicht richtig. Von einem solchen Muskelring finde ich keine Spur, wohl aber verdicken sich die Wände der Kloake beträchtlich im Verhältniss zum Magen (Fig. 12 *cl* u. *st*) und springen häufig an verschiedenen, nicht ganz constanten Stellen buckelartig nach aussen vor. — Um die quergestellte Afterspalte bildet ferner, wie schon erwähnt wurde, die Epidermis eine Anzahl von runden Wülsten, die aber in Form und Grösse sehr variiren, auch wohl ganz fehlen.

#### 4. Die Geschlechtsorgane der Tardigraden.

Hinsichtlich des Geschlechtsapparates der Bärthierchen bin ich zu ganz andern Ansichten gelangt als die früheren Untersucher. Ich kenne denselben genauer freilich nur von der Gattung *Macrobiotus*, doch bin ich überzeugt, dass die Verhältnisse auch bei den übrigen Genera im Wesentlichen die gleichen sein werden, da die äussere Gestalt der einzelnen Organe überall dieselbe ist. DOYÈRE hat zuerst angegeben, dass die Tardigraden Zwitter seien, und alle späteren

Forscher haben, soweit sie sich überhaupt mit dieser Frage beschäftigten, sich in demselben Sinne geäußert. DOYÈRE deutete den grossen länglichen Sack, welcher sich in jedem Individuum dorsal vom Magen ausbreitet, als Eierstock und das schlauchförmige Organ, welches jederseits in die Kloake einmündet, als Hoden; die kleine dorsale Drüse, welche zugleich mit dem Ovar in den Enddarm tritt, sprach er als eine Samenblase an. In dieser Darstellung finden sich nach meinen Beobachtungen verschiedene Fehler: die Tardigraden sind getrennten Geschlechtes, jedoch ist die äussere Gestalt des ganzen Sexualapparates bei Männchen und Weibchen völlig gleich, welcher Umstand in erster Linie die richtige Erkenntniss der Verhältnisse verhindert hat. Hoden und Eierstock sind unpaare Gebilde und jeder mit einer dorsalen Anhangsdrüse (*gl. d*) versehen. — Das Ovar ist von DOYÈRE und GREEFF in seiner Lage und seinen äusseren Formen richtig erkannt und geschildert worden. Nur darin stimme ich nicht mit DOYÈRE überein, dass die zwei dünnen Ligamente, welche von den vorderen Hörnern desselben auslaufen und sich in der Höhe des zweiten Beinpaares an die Rückenmuskulatur ansetzen, gegabelt sind und einen Ast nach der Bauchseite senden; mir scheinen es einfache kernlose Fäden zu sein, die um so länger sind, je mehr der Eierstock selbst im jugendlichen oder rückgebildeten Zustande sich befindet. Auch GREEFF zeichnet sie ohne Seitenast. — Das Ovar wird von einer dünnen Haut gebildet, deren Kerne nur schwer zu finden sind. Sie liegen hier und da zerstreut und lassen sich noch am leichtesten an Thieren erkennen, deren Ovar ganz oder theilweise leer ist. — Der Inhalt der Keimdrüse bietet je nach dem Alter des Thieres einen sehr verschiedenen Anblick dar. In der Jugend ist das ganze Organ dicht gefüllt mit kleinen blassen Eiern, von denen jedes einen centralen Kern mit Nucleolus aufweist. Die Eier sind nackt, nur mit wenigen Körnchen versehen und deutlich von einander isolirt; auch findet sich an keiner Stelle des Organes ein zusammenhängendes Keimplasma, das als Ursprungsstätte derselben angesehen werden könnte. Von diesen Zellen des Ovars sind nur wenige dazu bestimmt, zu wirklichen Eiern zu werden. Die meisten werden als Nährmaterial für einige bevorzugte Zellen verwandt. Die letzten haben keine bestimmte Lage, so dass offenbar alle Zellen anfänglich mit einander in Concurrenz treten und ein Kampf ums Dasein im ROUX'schen Sinne die Auslese der späteren Eier bewirkt. Das Resultat dieses Kampfes um eine möglichst günstige Ernährung macht sich schon bald dem Auge bemerkbar. Einige Zellen (*Fig. 12*) zeichnen sich durch besondere Grösse

und Reichthum an dunklen Körnchen aus. Sie liegen bald vorn, bald hinten im Ovar, zuweilen dicht bei einander oder auch durch eine Anzahl kleiner Zellen von einander getrennt. Die Zahl der Zellen, die gleichzeitig zu Eiern heranreifen, ist eine sehr wechselnde und hängt offenbar ab von den Ernährungsverhältnissen des Thieres. Schwächliche, durchsichtige Individuen zeigen häufig nur 1—3 Eier (Fig. 21, 25) in der Entwicklung, während bei kräftigen, pigmentreichen Exemplaren nicht selten 8—12 angetroffen werden, die den Eierstock bis in die Höhe des Pharynx ausdehnen. Hat sich die Sonderung in Ei- und Nährzellen definitiv entschieden, so nehmen erstere langsam an Grösse und dunklen Körnern zu, während letztere immer mehr verschwinden. Ich habe mich vergeblich bemüht, zu beobachten, in welcher Weise die Nährzellen von den Eiern verwerthet werden, ob sie zuerst zerfallen oder ob sie in toto von jenen aufgezehrt werden, etwa wie eine Diatomee von einer Amöbe umflossen und verdaut wird. Wahrscheinlich ist das erstere der Fall, da ich nie Spuren von den Kernen der Nährzellen im Ei plasma erblickt habe. Es ist mir ferner zweifelhaft geblieben, ob die Nährzellen sämmtlich verbraucht werden oder ob ein Rest derselben sich nach der ersten Eiablage durch Theilung vermehrt und eine zweite Generation von Eiern liefert. Beides scheint vorzukommen, denn zuweilen fand ich ausser den reifen Eiern eine nur ganz unbedeutende Menge Protoplasma am Hinterende des Ovars, die keine Sonderung in distincte Zellen erkennen liess. Diese kann also schwerlich zur Bildung neuer Eier geführt haben. Andererseits trifft man auch Thiere (Fig. 21) an, die neben den fertigen Eiern noch einen bedeutenden Vorrath von unentwickelten Zellen besitzen; derselbe wächst in wenigen Tagen nach der Ablage des letzten Eies beträchtlich heran, und es ist sehr wahrscheinlich, dass eine zweite Serie von Eiern aus ihm hervorgeht. Sind mehrere Eier gleichzeitig im Ovar, so stehen sie stets sämmtlich so ziemlich auf derselben Entwicklungsstufe und sind annähernd gleich gross. — Hinsichtlich der Anlage der Eischalen bin ich zu keinem sicheren Resultat gekommen. Die innere ist wohl ohne Zweifel eine echte Dotterhaut, also ein Abscheidungsprodukt der Eisubstanz. Die äussere, welche bei manchen Arten dicht mit zierlichen Knöpfchen u. dgl. besetzt ist, kann wohl nur von aussen gebildet werden, und es fragt sich, ob sie von den sogenannten Nährzellen oder von der Wandung des Ovars geliefert wird. Ich glaube, dass das Letztere der Fall ist, da die äussere Eischale nicht selten erst gebildet wird, wenn nur noch ein ganz kleiner, meist auf das Vorderende des Ovars zusammengedrängter Theil der Nährzellen

existirt. Doch ist es — falls die Eier nicht langsam rotiren — dann schwer verständlich, wie bei Anwesenheit von mehreren Eiern diejenigen Partien der Eioberfläche ihre Schale erhalten, welche nur an ein benachbartes Ei, aber nicht an die Wandung des Ovars anstossen.

Die dorsale Anhangsdrüse (Fig. 12 *gl. d*) des weiblichen Geschlechtsapparates hat eine kugelige oder birnförmige Gestalt und eine nur geringe Grösse. In vielen Fällen habe ich vergebens nach einem Lumen in ihr gesucht, das ganze Organ war vielmehr von einer feinkörnigen Protoplasmamasse erfüllt, in der zahlreiche Kerne lagen. Besondere Zellgrenzen waren nicht zu erkennen. Bei anderen Exemplaren fand ich in der Mitte einen kleinen, unregelmässigen, lichten Raum (Fig. 12, 21), der von keiner besonderen Membran eingefasst war und wie ein Spalt im Plasma aussah. Zuweilen lag in diesem Hohlraum ein ölartig glänzender Körper von geringer Grösse und unregelmässigen Umrissen. Dass dieses Organ nicht, wie DOYÈRE und GREEFF angeben und letzterer auch in seiner Abbildung andeutet, eine Samenblase sein kann, ist einleuchtend, aber die Erkenntniss der wahren Funktion dieses Organes wird dadurch nicht gefördert und muss daher zukünftigen Untersuchungen überlassen bleiben.

Die männlichen Geschlechtsorgane stimmen, wie schon erwähnt wurde, in ihrer Gestalt vollkommen mit den weiblichen überein; die Untersuchung derselben wird durch die grosse Seltenheit der Männchen sehr erschwert, und aus diesem Grunde habe ich manche hierher gehörige Frage unbeantwortet lassen müssen. DOYÈRE, der von sich selbst sagt, dass seine Monographie das „résultat d'une étude non interrompue depuis le mois de novembre 1838 jusqu'au mois d'octobre 1840“ sei, hat in dieser langen Zeit nur zwei männliche Thiere zu sehen bekommen, was freilich auch dadurch bedingt sein mag, dass sein Mikroskop ihm nur die Erkennung des Spermas im ausgebildeten Zustande ermöglichte. Ich selbst habe während der 5–6 Monate, die ich auf das Studium dieser merkwürdigen Thiergruppe verwandt habe, ca. 10 Männchen unter Augen gehabt, von denen ungefähr die Hälfte reifes Sperma enthielt. Sie gehörten den Species *Macr. hufelandii*, *Macr. oberhäuseri* und *Doyeria* an. Fig. 13 stellt ein derartiges Thier dar. Der grosse dorsale Sack, bei den Weibchen das Ovar, war in seiner ganzen Ausdehnung dicht mit Spermatozoen gefüllt, die sich im Anfangstheil der Kloake lebhaft bewegten, während sie sonst überall ruhig lagen. Das Sperma war im Hoden eigenthümlich vertheilt, indem je die Köpfe und die zugehörigen Schwänze zu besonderen Gruppen angeordnet waren. In der vorderen Hälfte



sassen der Ventralfläche zahlreich kleine rundliche Gebilde an, die ich für Spermamutterzellen halte; bei andern Individuen war der ganze Hoden nur mit Samenfäden erfüllt, die mit ihren Schwänzen wirt sich durchkreuzten. — Ueber die Gestalt der Spermatozoen haben DOYÈRE und GREEFF schon das Wichtigste mitgetheilt. Der grosse Schwanzanhang trägt häufig noch einen Plasmaklumpen an sich. Der kleine ist nicht immer an derselben Stelle des Kopfes eingelenkt, bald sitzt er dem grossen Anhang gerade gegenüber, bald in unmittelbarer Nähe desselben. Im Kopfe konnte ich nichts von einem besonderen Kerne entdecken, daher scheint er selbst der Nucleus zu sein. Als ich das abgebildete Thier unter dem Deckglase langsam zerdrückte, fielen mir im Hoden eine Unmenge kleiner steifer Stäbchen auf von 8,10—13,5  $\mu$  Länge, die im Aeussern ganz dem kleinen Anhang des Spermas glichen, aber vollständig isolirt lagen. Sie fanden sich auch an Stellen, die unter der Quetschung gar nicht gelitten hatten, so dass sie vielleicht selbständige Gebilde sind. — Ueber die Entwicklungsweise der Samenfäden habe ich nur einige ungenügende Beobachtungen sammeln können. Auf frühen Stadien ist der Hoden dicht gefüllt mit sehr kleinen runden Zellen (Fig. 13 bei *x*); da ich Färbungsversuche nicht gemacht habe, sind diese Gebilde vielleicht nur Kerne, und das, was ich für die Nuclei halte, die Kernkörperchen. Später nehmen diese Körper ein dunkles, etwas glänzendes Aussehen an (Fig. 11 bei *a*), um sodann jeder in mehrere noch kleinere Kügelchen (bei *b*) — nach meiner Ansicht die Kerne der Spermatozoen — zu zerfallen. Das zwischen den Kernen liegende feinkörnige Protoplasma liefert dann vermuthlich die Schwanzanhänge. — Ueber den dorsalen Anhang (*gl. d*) fehlen mir leider noch sichere Beobachtungen. Bei einem Individuum machte das Plasma denselben Eindruck wie das noch in der Entwicklung begriffene Sperma im Hoden, so dass derselbe möglicher Weise nur ein Theil des Hodens ist. Bei dem in Fig. 13 abgebildeten *Macrobotus* liessen sich nur die äusseren Contouren des Sackes feststellen; ich habe deshalb auf der Zeichnung auch nicht mehr angegeben. Man wird wohl nicht irre gehen, wenn man diese Drüse als Prostata bezeichnet. Meine Bemühungen, die Begattung zu beobachten, blieben ohne Erfolg. Ein Männchen mit reifem Sperma befand sich stundenlang in unmittelbarer Nähe eines Weibchens, dessen Eier, nach der Grösse zu urtheilen, schon befruchtungsfähig sein mussten. Beide Thiere kamen häufig in die innigste Berührung, ohne aber jemals den Coitus zu versuchen. Sie schienen sich auch beide absolut nicht um einander zu bekümmern. — Endlich sei hier noch bemerkt, dass es

mir niemals gelungen ist, wie GREEFF „ein kleines, meist allerdings schwer aufzufindendes Copulationsglied an der Geschlechtsöffnung“ zu entdecken; ich finde vielmehr die Afteröffnung, wie beim Weibchen, nur von einigen Epidermisverdickungen umstellt.

### 5. Die Excretionsorgane.

Ich habe vorhin schon angegeben, dass in den Anfangstheil des Rectums jederseits ein schlauchförmiges Organ einmündet, welches von DOYÈRE und von GREEFF als Hoden angesehen wird, obwohl es diesen beiden Forschern nie gelungen ist, Spermatozoen in demselben wahrzunehmen. Da die männliche Keimdrüse, wie wir eben gesehen haben, eine ganz andere Lage einnimmt, fragt es sich, welche Funktion diesen lateralen Anhangsdrüsen der Kloake zugeschrieben werden muss. Ich glaube, es kann nicht zweifelhaft sein, dass sie eine excretorische Thätigkeit ausüben, denn einmal existirt im Tardigraden-Organismus kein anderes Organ, welches als Niere gedeutet werden könnte, und zweitens stimmen sie in Lage, Zahl und Bau völlig mit den MALPIGHI'schen Gefässen der Milben überein; leider ist es mir wegen ihrer Kleinheit nicht gelungen, Harnsäure in ihnen nachzuweisen, so dass es zwar sehr unwahrscheinlich, aber immerhin möglich ist, dass sie Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparates sind. Die in Rede stehenden Excretionsorgane kommen Männchen und Weibchen in gleicher Ausbildung zu (Fig. 12, 13, 21 *gl. l.*). Sie sind von schlauchförmiger Gestalt und je nach dem Ernährungszustande des Thieres von sehr verschiedener Grösse; zuweilen dehnen sie sich ebenso weit nach hinten aus wie ein mässig entwickeltes Ovar. Ein schmaler Kanal durchzieht sie in ihrer ganzen Länge, in dessen Lumen mir weder ein Secret noch sonst irgend ein Gebilde aufgefallen ist. Die Wand besteht aus einer zarten Tunica propria und einer Lage von Zellen, deren Grenzen bei günstigen Thieren deutlich zu erkennen sind. Das Plasma derselben ist feinkörnig und manchmal von ölartigem Glanze. Die Beschreibung, welche NALEPA<sup>1)</sup> in seiner schönen Arbeit über die Anatomie der *Tyroglyphen* von den zwei MALPIGHI'schen Gefässen dieser Milben giebt, passt fast wörtlich auch für die hier geschilderten Organe.

### 6. Die Muskulatur.

Ich komme jetzt zu einem Capitel, das im Einzelnen für den Leser nur geringes Interesse bildet, dagegen dem Untersucher viele

1) In: Sitzungsber. k. k. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Klasse. Bd. 90, 1884.

Mühe macht, zu der Beschreibung der Muskulatur. DOYÈRE hat dieselbe bei den Milnesien eingehend studirt, so dass ich anfänglich glaubte, diesen Abschnitt der Anatomie der Tardigraden übergehen zu dürfen. Später fand ich, dass der Verlauf und die Zahl der zur Locomotion verwandten Muskeln der Macrobioten zwar ähnlich sich verhält wie bei Milnesium, aber doch in manchen Einzelheiten abweicht. So will ich denn im Folgenden ein möglichst kurzes, aber genaues Bild der Körpermuskulatur der Macrobioten zu entwerfen suchen und zwar zuerst mit Rücksicht auf die Anordnung der verschiedenen contractilen Züge, dann auf ihren histologischen Bau. In der Eintheilung folge ich DOYÈRE.

### I. Die Hautmuskulatur („système annulaire“ DOY.).

1. Die Ventralmuskeln (Fig. 22). Die Anordnung derselben ist bei *Macrobiotus* nicht ganz so complicirt wie bei *Milnesium*. Links und rechts von der Bauchkette des Nervensystems läuft ein breiter Längsmuskel, der durch viermalige Anheftung an die Epidermis in 3 Abschnitte zerfällt (*AE*, *EH*, *HM*). Parallele Nebenzüge dieses Muskels sind *BE* und *HL*. Die übrigen Muskeln der Ventralseite verlaufen quer oder schräg, und zwar entspringen sie von gewissen Knotenpunkten, die in der Medianlinie zwischen den nervösen Längscommisuren hinter einander liegen (*C*, *D*, *F*, *G*, *I*, *K*, *N*). Ihre Gruppierung zwischen dem ersten und zweiten Beinpaar stimmt mit der zwischen dem zweiten und dritten im Wesentlichen überein. Sie ist aus der gegebenen Abbildung ersichtlich, zu deren Verständniss ich jedoch bemerken muss, dass mit Ausnahme von *Dh* und *Gi* alle Muskeln direkt unter der Haut verlaufen, während die eben genannten schräg durch die Leibeshöhle nach der Mitte der rechten Körperseite ziehen. Sie gehören zu den „sternodorsalen“ Muskeln DOYÈRES und werden unten näher besprochen werden. Hinter dem dritten Beinpaare ändert sich die Stellung der Muskeln ein wenig. Es macht den Eindruck, als ob dieses letzte Körpersegment durch die starke Ausbildung der Geschlechtsorgane aussergewöhnlich in die Länge gedehnt worden sei, so dass die Punkte *K* und *N*, die ursprünglich zusammenfielen, nur ein beträchtliches Stück von einander getrennt wurden. Denkt man sich nämlich diese Knotenpunkte der Muskulatur zusammenfallen, so wird auch aus den 3 sternodorsalen Muskeln *Kk*, *Nl* ein einziger, und es resultirt dann dieselbe Anordnung wie zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar: *KR* entspricht *GQ* und *NM* dem Muskel *GR*. Ein

Unterschied bleibt aber zwischen dem letzten Segment und den vorhergehenden selbst in diesem Falle noch bestehen: die beiden Muskeln *CQ* und *FR* haben im letzten Körperring keine entsprechende Faser; dieselbe müsste von dem Punkte *I* ausgehen und zum letzten Beinpaar ziehen. Sie ist aber nicht vorhanden. — Die Gleichheit in der Anordnung der Muskeln zwischen dem ersten und zweiten und dem zweiten und dritten Beinpaar springt zwar sofort in die Augen, doch erleidet sie dadurch eine Störung, dass von *F* keine Muskeln ausstrahlen, die mit *Cc* und *CE* correspondiren. Ebenso sind *DE* und *EF* ganz isolirt dastehende Bänder. — Inwiefern die ventrale Muskulatur von *Macrobiotus* mit derjenigen von *Milnesium* übereinstimmt und worin beide von einander abweichen, wird der Leser leicht gewahr werden, wenn er Fig 1 der Pl. 17 der DOYÈRE'schen Abhandlung mit meiner Fig. 22 vergleicht. Bei *Milnesium* existiren — bei Gebrauch der Buchstaben der zuletzt genannten Abbildung — jederseits die Muskeln: *CD*, *FG*, *IK*, *FB*, *HI* und noch einige andere von theilweise untergeordneter Bedeutung, die bei *Macrobiotus* sämmtlich fehlen.

2. Die Dorsalmuskulatur ist bei *Macrobiotus* (Fig. 21) ebenfalls einfacher gestaltet als bei *Milnesium*. Bei beiden läuft jederseits der Medianlinie ein Paar von breiten Muskeln über die ganze Länge des Rückens. Zwischen zwei parallelen Bändern derselben Körperseite finden sich bei *Milnesium* 8 kurze Muskeln in zickzackförmiger Anordnung; bei *Macrobiotus* sind nur drei derselben vorhanden, nämlich  $\delta\varepsilon$ ,  $\varepsilon\eta$ ,  $\eta\vartheta$ .

3. Die Lateralmuskulatur (Fig. 20). In der vorderen Körperhälfte ziehen jederseits 2 Muskeln (*ca*, *cb* und 2 Bänder zwischen *c* und *e*) neben einander, in der hinteren nur einer (*eg*). Ausserdem gehören hierher 3 Muskeln, die von den Punkten *c*, *e* und *f* ihren Ursprung nehmen und schräg durch die Leibeshöhle nach der Mitte der Bauchseite ziehen. Sie inseriren sich an den Punkten *I*, *N*, *M*. Alle drei geben einen kurzen Gabelast ab, wenn sie sich der Ventralfläche genähert haben. — *Milnesium* besitzt noch einen vierten der zuletzt erwähnten Art. Ausserdem dehnen sich jederseits zwei Muskeln über die ganze Länge der Körperflanken aus, die aus vielen kleinen Abschnitten zusammengesetzt und unter einander gitterartig durch andere Muskeln verbunden sind.

4. Die „sternodorsalen“ Muskeln ziehen von den verschiedenen, vorher erwähnten Muskelknotenpunkten der Ventralseite schräg durch die Leibeshöhle nach den Körperseiten, wo sie sich bei den

Punkten *o*, *h*, *n*, *i*, *m*, *k*, *l* etwas oberhalb der lateralen Längsmuskeln an die Haut ansetzen. Da sie nicht bis zum eigentlichen Rücken heraufreichen, werden sie besser als sterno-laterale Muskeln bezeichnet. Sie gleichen vollständig denjenigen von *Milnesium*; nur die Gabelung derselben ist bei *Macr. hufelandii* nicht so deutlich ausgesprochen, sondern beschränkt sich, mit Ausnahme des letzten Muskels *Nl*, auf das laterale Ende. Bei *Macr. oberhäuseri* ist sie schon etwas stärker entwickelt.

## II. Die Muskulatur der Extremitäten

der Macrobioten stimmt ebenfalls in ihren Grundzügen mit derjenigen der Milnesien überein. Sie entspringen theils an den ventralen Knotenpunkten (Fig. 22 *C*, *D*, *F*, *G*, *I*, *K*, *N*) und besorgen dann das Vor- resp. das Zurückstellen der Beine, theils an den breiten Längsbändern des Rückens und der Seiten. Zum Emporziehen der Extremitäten von der Bodenfläche treten in jede zwei Bündel von Muskeln, von denen das eine sich an den äussern dorsalen Längsmuskel der betreffenden Seite, das andere an den inneren ansetzt (Fig. 20, 21 bei  $\gamma$ ,  $\delta$ ;  $\varepsilon$ ,  $\zeta$ ;  $\vartheta$ ,  $\lambda$ ). Ferner erhalten die sechs Vorderbeine noch je einen Muskel, der ungefähr am Endpunkt des hinter der Extremität gelegenen sternodorsalen Muskels entspringt. Endlich hat jedes Bein noch einige kleinere Muskeln von untergeordneter Bedeutung.

## III. Muskeln des Tractus intestinalis.

Die Muskeln, welche die Zähne der Macrobioten bewegen, habe ich oben schon erwähnt. Ich will daher hier nur hinzufügen, dass auch der Magen seine eigene, ihm aussen anliegende Muskulatur hat. Betrachtet man denselben von der Dorsalseite her, so sieht man zwei dünne, einander parallele Längsmuskeln (Fig. 7 *mu*) über die Rückenfläche hinziehen. Am Hinterende des Schlundes laufen beide zu einem zusammen, der sich noch eine Strecke auf denselben fortsetzt. Auf jeder Seite des Magens läuft ebenfalls ein solches schmales Band, das am Hinterende des Magens auf dessen Ventralfläche übertritt und hier auf der Kloake weiter zieht. Diesen Längsmuskeln verdankt der Magen, wie mir scheint, seine rhythmischen Bewegungen nach vorn und wieder zurück, die man so oft an den lebenden Thieren wahrnehmen kann.

Anmerkung. Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Muskulatur der Milnesien zu untersuchen und die Richtigkeit der DOYÈRE'schen

Angaben zu prüfen. Nur einmal fand ich ein sehr günstiges chilenisches *Miln. tardigradum*, dessen Muskeln in folgenden Punkten in ihrer Anordnung von der DOYÈRE'schen Beschreibung abwichen: 1) über den Rücken liefen jederseits 2 parallele Längsmuskeln, die aber nicht durch zahlreiche Schräg-Bänder unter einander verbunden waren; 2) der Muskel *dF* (Pl. 17, Fig. 1 der DOYÈRE'schen Abhandlung) fehlte; 3) desgl. die Muskeln *CD*, *FG*, *IK*; 4) desgl. fehlten *IL* und wahrscheinlich auch *IH*. Dieses Individuum schloss sich demnach im Verlauf der Muskeln näher an *Macrobotus* an, als man nach der Schilderung des französischen Forschers erwarten sollte.

#### IV. Die histologische Beschaffenheit der Muskeln.

DOYÈRE beschreibt die Muskeln als cylindrische oder abgeplattete Fäden, die im Allgemeinen weder eine Punktirung noch eine Längs- oder Querstreifung aufweisen; doch sollen zuweilen auch solche mit unregelmässigen körnigen Anschwellungen vorkommen. GREEFF entwirft ein viel genaueres Bild von der Histologie der Muskeln, dem ich freilich nicht in allen Punkten beistimmen kann. Sie sollen aus contractiler Substanz bestehen, die nach aussen von einer „erhärteten Grenzschicht“ umgeben und im Innern hier und da von körnigem Protoplasma mit oder ohne Kern durchzogen wird. „Die Muskelsubstanz selbst hat ein vollkommen homogenes Aussehen ohne jede Spur einer Quer- oder Längsstreifung.“ „Ausser dem stets um die Muskelkerne gelagerten körnigen Protoplasma findet man körnige Substanz zuweilen auch ohne Kern in Streifen oder kleinen Plaques die homogene contractile Substanz durchziehend, aber in sehr wechselnder Menge und Gestalt, so dass oft ganze Muskeln frei davon sind, während in anderen wiederum an verhältnissmässig vielen Stellen dasselbe eingebettet liegt.“ In dieser Darstellung ist, meiner Ansicht nach, dem körnigen Protoplasma der Muskeln eine unrichtige Lage zugeschrieben worden. Dasselbe hat seinen Sitz nie im Innern der contractilen homogenen Substanz, sondern stets nach aussen von derselben. Zweifelhaft kann man darüber nur dann sein, wenn man von oben auf den Plasmahügel des Muskels hinauf sieht, wie dies in Fig. 19 z. B. bei *mu*<sup>1</sup> der Fall ist. Aber auch in einem solchen Falle lässt sich durch Anwendung der Mikrometerschraube ganz sicher nachweisen, dass Kern und Plasma über der contractilen Substanz sich ausbreiten. Dass körniges Protoplasma mit oder ohne Kern der contractilen Substanz vielfach von aussen anliegt, giebt auch GREEFF

zu (cf. dessen Abbildungen 2, 3 in 18), aber er hält dieses Protoplasma für Nervensubstanz und sagt von demselben: „diese pyramidenförmige Nervenzelle legt oder ergiesst sich mit breiter Basis (Platte) über den äusseren Umfang des Muskels und endigt entweder in dieser Form und Eigenschaft oder schickt noch in der Richtung der Längsachse des Muskels körnige Fortsätze über denselben, die auf ihrem Wege aufs Neue zu Zellen anschwellen können.“ Ein solcher Gegensatz zwischen nervösem Plasma ausserhalb der contractilen Substanz und Muskel-Plasma innerhalb derselben lässt sich nicht aufrecht erhalten, weil nach meinen Beobachtungen 1) körniges Protoplasma in der contractilen Substanz überhaupt nicht vorkommt und 2) der Nerv, wie weiter unten aus einander gesetzt werden wird, mit einer kleinen strukturlosen Endplatte (Fig. 19 *n. pl*) im Muskel endet. Der sogenannte DOYÈRE'sche Nervenbügel besteht zum grössten Theile aus dem Protoplasma des Muskels, dem jene Nervenendplatte an seiner Spitze eingebettet ist. — Ob die contractile Substanz in Wahrheit, wie DOYÈRE und GREEFF angeben, homogen ist, muss ich sehr bezweifeln. Bei lebenden und scheinotdten Thieren sieht man allerdings keine Struktur in derselben; sowie man aber mit Osmiumsäure fixirt und in destillirtem Wasser untersucht, wird eine zarte Längsstreifung in allen grösseren Muskeln sehr deutlich sichtbar, die wohl schwerlich als ein Kunstproduct angesehen werden kann, sondern auf eine Zusammensetzung aus vielen Fibrillen hinweist (Fig. 19). Nur direct am Rande des Muskels fehlt dieselbe und wird hier durch eine homogene, etwas dunklere Substanz ersetzt. Eine sehr zarte strukturlose Membran hüllt die contractile Masse von aussen ein, und zwischen beiden befindet sich der Sitz des körnigen Protoplasmas, das in jedem Muskel eine oder mehrere nicht genau umschriebene Regionen einnimmt, um sich von hier in wechselnder Menge über andere Partien des Muskels zu ergiessen. Dort, wo ein Muskel sich gabelt (Fig. 19 *mu*<sup>2</sup>) oder wo zwei benachbarte dicht neben einander herziehen, breitet sich das Protoplasma häufig in dünner Schicht zwischen denselben aus, wie eine Schwimmhaut zwischen den Zehen.

## 7. Das Nervensystem der Tardigraden.

1. Das Centralnervensystem der Bärthierchen besteht nach DOYÈRE aus vier Bauchganglien, die durch zwei lange und relativ weit aus einander liegende Commissuren unter einander verbunden werden. Von dem vordersten Ganglion läuft jederseits ein Nerv schräg



nach oben und vorn und verbindet sich mit einer länglichen Anschwellung, die zugleich Trägerin des Augenfleckes ist; ein anderer zieht ebenfalls nach vorn und bildet bei *Milnesium* ein kleines Ganglion an der Basis der Palpen. GREEFF hat dann diese Beobachtungen dahin erweitert, dass die beiden Augenganglien durch einen schmalen, dorsal vom Schlundkopf verlaufenden Querstrang zusammenhängen, dass also auch den Tardigraden, wie allen Arthropoden, ein den Vorderdarm umgreifender Nervenring zukomme. Soweit diese Angaben sich auf das Bauchmark beziehen, kann ich sie bestätigen, während das Nervensystem des Kopfes den früheren Untersuchern in seinen wichtigsten Theilen verborgen geblieben ist. — Die Fig. 14 stellt das Gehirn (*ce*) und das untere Schlundganglion (*Ga*) eines *Macrobiotus* im Zusammenhang mit dem ersten Centrum der Ventralkette in seitlicher Ansicht dar. Das Nervensystem des Kopfes ist, wie man sieht, sehr stark entwickelt, indem ein breiter Ring von Nervenzellen die Mundröhre umgiebt. Dieser Ring besteht aus einer rücken- und einer bauchständigen Verdickung, die an den Seiten mittelst einer breiten Schicht von Zellen in einander übergehen. Die Gestalt des oberen Schlundganglions erkennt man am besten bei Betrachtung des Rückens (Fig. 15). Es verlängert sich nach vorn in zwei breit-kegelförmige Lappen, von deren Spitze jederseits ein Nerv direct an die Haut zieht, und bildet nach hinten einen mittleren und rechts und links je zwei seitliche Anhänge (*a, s. e, ap*), die von innen nach aussen an Grösse zunehmen. Die wurstförmigen Fortsätze *ap* tragen ungefähr in der Mitte des Innenrandes das Augenpigment, falls solches vorhanden ist, und verbinden sich durch einen am Augenfleck entspringenden Nerven direct mit dem ersten Bauchganglion (Fig. 14, 16). Da nun auch das untere Schlundganglion und *ga*<sup>1</sup> durch die Verlängerungen der Commissuren des Bauchmarkes zusammenhängen, so spannen sich vier Nerven zwischen den Ganglien des Kopfes und des Bauchmarkes aus, ein Verhalten, das meines Wissens bei andern Gliederfüsslern noch nicht beobachtet worden ist. Das untere Schlundganglion (Fig. 16 *Ga*) zeigt eine ganz ähnliche Gestalt wie das Gehirn. Die beiden Ganglien des Kopfes sind durch eine breite, aber dünne Schicht von Ganglienzellen (Fig. 14), den Schlundring, vereinigt; der die Augenflecke tragende Anhang liegt zwar seitlich, aber doch im Ganzen dem Rücken genähert, so dass ich denselben dem Gehirn zurechne. — Die zwei Taster eines chilenischen *Milnesium tardigradum* wurden der Länge nach von einem zarten Faden, wohl einem Nerven, durchzogen; das Gehirn und das untere Schlundganglion stimmten im Wesentlichen ganz mit

dem der Macrobioten überein. Bei den Echiniscen habe ich das Gehirn auch verschiedene Male gesehen, doch machte das Pigment der Cutis ein genaues Erkennen der Umrisse unmöglich.

2. Das periphere Nervensystem der Milnesien ist von DOYÈRE und GREEFF untersucht worden, doch hat sich bis jetzt noch kein Forscher die Mühe gemacht, es in seinen Einzelheiten festzustellen, namentlich auf das Vorkommen von Nebenganglien zu achten. Ich habe meine Beobachtungen nur an Macrobioten gesammelt, doch scheinen zwischen beiden Gattungen nur unbedeutende Differenzen vorzuliegen. Von jedem Ganglion des Bauchmarks gehen jederseits drei Nerven ab, von denen die beiden hinteren (Fig. 19  $n^2$ ,  $n^3$ ) die auf der Ventralseite verlaufenden Muskeln innervieren, während der vorderste ( $n^1$ ) unter der Haut bis zu den Längsmuskeln des Rückens ansteigt. Diese Nerven sind schon von DOYÈRE und GREEFF gesehen worden. Wie sie sich mit den Ventralmuskeln verbinden, lässt sich aus den beigegebenen Abbildungen leichter ersehen, als mit vielen Worten beschreiben. Ausser diesen hat jedes Ganglion mit Ausnahme des zweiten noch zwei andere Nerven, die vor  $n^1$  gelegen sind, sich aber weniger gut mit einander vergleichen lassen. Diejenigen des ersten Bauchmark-Centrums haben wir oben schon kurz besprochen (Fig. 16); sie können als Opticus angesehen werden, da jeder derselben im Bogen zu dem im Gehirnanhang *ap* gelegenen Pigmentfleck seiner Seite hinzieht, wobei er ungefähr in der Mitte zuvor einen zarten Seitenast abgibt. Das dritte (Fig. 19  $ga^3$ ) und das vierte (Fig. 18  $ga^4$ ) Ganglion versorgen ferner die beiden Längsmuskeln der Bauchseite durch kleine Nerven. Am schwierigsten ist der Verlauf von  $n^1$  für jedes Ganglion festzustellen, da dieser Nerv, wie schon gesagt, zum Rücken sich bebiegt. Bei Betrachtung der Seitenansicht eines *Macrobiotus* (Fig. 20) treffen wir denselben daher wieder und sehen, wie er etwas unterhalb der lateralen Längsmuskeln in jedem Segment zu einer kleinen, polygonalen Verdickung anschwillt, um dann weiter zum Rücken emporzusteigen. Ob diese eckige Anschwellung eine wirkliche Zelle oder nur eine Anhäufung von Nervensubstanz ist, muss ich dahin gestellt sein lassen; ich vermochte nie einen Kern darin zu entdecken. Mit einer ganz ähnlich gestalteten Endplatte legt sich dann jeder der als  $n^1$  (Fig. 20) bezeichneten Nerven an den äusseren Längsmuskel des Rückens an, nachdem er noch kurz zuvor einen kleinen Seitenzweig an die Ursprungsstellen ( $\epsilon$ ,  $\vartheta$ ) gewisser Extremitäten-Muskeln abgegeben hat. Die sternförmigen Anschwellungen in der Höhe der lateralen Muskeln entsenden einen nach hinten und nach dem Rücken

laufenden Nerven, der bald in ein kleines Ganglion mit Kernen übergeht. Ein solches sieht man auf Fig. 20 bei *c* und *l*; ein drittes ist mit  $\gamma\alpha^4$  bezeichnet worden; über die Existenz eines vierten bei *d* bin ich zweifelhaft geblieben. Solche Nebenganglien kommen besonders reichlich im letzten Körpersegment vor. Die beträchtliche Grösse desselben scheint eine Vermehrung der nervösen Centren zur Folge gehabt zu haben. Der  $ga^4$  verlassende Nerv  $n^1$  (Fig. 18) löst sich zunächst in einen Plexus von drei Zellen auf. Die hintere derselben steht mit zwei Nebenganglien in Verbindung, einem kleineren, seitlich am Körper gelegenen ( $\gamma\alpha^1$ ) und einem grösseren ( $\gamma\alpha^2$ ) neben der Afteröffnung. Dieses letztere erreicht zuweilen einen solchen Umfang, dass es zusammen mit dem der anderen Körperseite das Ganglion  $ga^4$  an Grösse übertrifft (Fig. 12). Es erhält auch einen Seitenzweig vom Nerven  $n^3$  und giebt selbst verschiedene Fäden ab, von denen einer im Hinterfuss nochmals zu einer Ganglienzelle ( $\gamma\alpha^3$ ) anschwillt. Der Nerv  $n^3$  im letzten Segment läuft nicht, wie die entsprechenden in den vorhergehenden Körperringen, schräg nach der Seite, sondern zieht im Bogen nach hinten, so dass er die Bauchmarkcommissuren gleichsam nach hinten fortsetzt. Er ist auch der einzige Nerv, der nicht in einen Muskel oder in die Haut ausläuft — wie dies für alle anderen peripherischen Nerven, soweit meine Beobachtungen reichen, gilt —, sondern ein anderes Organ, nämlich die Kloake, versorgt. — Die zwei vom Gehirn austretenden Nerven (Fig. 15) habe ich oben schon erwähnt. Vielleicht sind sie nicht die einzigen in ihrer Art, wenigstens sah ich einmal bei *Doyeria simplex* jederseits drei Nerven das obere Schlundganglion verlassen (Fig. 21). Ferner geht vom mittleren Hinterlappen des Gehirns ein feiner Nerv (Fig. 15) ab, der nach kurzem Verlaufe zu einer dreieckigen, homogen erscheinenden Masse (Ganglienzelle?) sich erweitert; diese entsendet jederseits zwei zarte Fäden, von denen einer zum inneren Rückenmuskel, der andere zu einer der oben erwähnten polygonalen Endplatten (Fig. 21) zieht, und zwar zu derjenigen, welche der aus  $ga^1$  kommende Nerv  $n^1$  bei Innervirung des äusseren Dorsal-Muskels bildet. Aus dem Gesagten geht hervor, dass hierdurch ein Zusammenhang zwischen dem peripheren Nervensystem der einen Körperseite und dem der anderen geschaffen wird. Ein solcher Zusammenhang findet sich noch einmal am Rücken, zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar. Es liegt hier eine quergegerichtete Nervenzelle (Fig. 1  $\gamma\alpha$ ; Fig. 20), die in derselben Weise, wie dies eben geschildert wurde, sich mit zwei zur Rückenmuskulatur gehörigen Nervenendplatten verbindet. Dem scharfsichtigen

DOYÈRE sind selbst diese kleinen Gebilde in der Medianlinie des Rückens nicht entgangen, nur hat er sie nicht zu deuten gewusst; ich vermuthe wenigstens, dass die auf Pl. 19 seiner Abhandlung mit ? und ?? bezeichneten Organe jene Nervenzellen sind.

3. Die Histologie des Nervensystems. Die Central-Organe werden nach aussen überall von einer zarten strukturlosen Membran eingehüllt. Im Gehirn, unteren Schlundganglion und den Ganglien des Bauchmarks fallen die grossen runden Kerne leicht in die Augen. GREEFF zeichnet in die Kerne der Bauchganglien einen Nucleolus und deutliche Contouren der Ganglienzellen, die ich nicht zu erkennen vermochte. Im Gehirn findet sich nur eine, relativ kleine Stelle (Fig. 15 bei *a*), wo die Kerne ganz fehlen. Die Substanz erscheint daselbst homogen oder sehr feinkörnig, wenigstens gelang es mir nicht, eine fibrilläre Struktur, wie man erwarten sollte, zu beobachten. Wahrscheinlich kommt auch dem unteren Schlundganglion eine solche, der LEYDIG'schen Punktsubstanz entsprechende Partie zu, doch bin ich hierüber nicht zu voller Sicherheit gelangt, weil die übrigen Organe des Kopfes derartige feine Untersuchungen fast unmöglich machen. — Die Längscommissuren des Bauchmarks sowie die peripheren Nerven überhaupt erscheinen mir homogen, während GREEFF unter günstigen Umständen und bei starker Vergrösserung in ihnen eine Zusammensetzung aus feinen Längsfasern erkannt hat. Die letztere Beobachtung ist vermuthlich vollständig richtig, denn sowie die Commissuren in die Bauchganglien eintreten (Fig. 16, 19), lösen sie sich auf das deutlichste in ein Bündel zarter Fibrillen auf, das in der Mitte etwas angeschwollen ist. In der Mitte des Ganglions treten die Fasern ausserdem auf eine schmale Strecke von einer Seite zur andern über, so dass die Gesammtheit der Fibrillen eine H-förmige Figur beschreibt. Die Fasern liegen nach innen von den zahlreichen grossen Ganglien-Kernen.

Zum Schlusse komme ich auf die schon mehrfach kurz erwähnte Endigungsweise der Nerven im Muskel zurück. Hierüber verdanken wir dem scharfsichtigen DOYÈRE sehr bemerkenswerthe Angaben, die von GREEFF vollständig bestätigt und dahin erweitert worden sind, dass in den nach dem Entdecker genannten Nervenhügeln in der Regel auch je ein Kern zu finden ist. Beide Forscher begehen hierbei nach meiner Ueberzeugung den Irrthum, dass sie das Protoplasma des Muskels für Nervensubstanz halten und die eigentliche Endigung des Nerven im DOYÈRE'schen Hügel übersehen. Am leichtesten lassen sich die Verhältnisse erkennen, wenn man den Nerven  $n^3$  irgend eines der

mittleren Bauchganglien (Fig. 19) verfolgt. Derselbe begiebt sich nach dem Vorderende der grossen Retractoren der Beine und bildet in dem daselbst gelegenen Protoplasma-Hügel eine unregelmässig-sternförmige Platte (*n. pl.*) von dunklem, homogenem Aussehen, die sich bei günstigen Thieren sehr scharf von dem körnigen Plasma der Muskelzelle abhebt. Ob diese polygonale Platte als eine Zelle oder nur als eine Anschwellung der Substanz der Nervenfasern anzusehen ist, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden; ich vermute das Letztere, weil ich nie einen Kern in den Endplatten gesehen habe. Ein solcher findet sich dagegen sehr häufig, wenn auch nicht immer, in dem körnigen Muskelplasma des Hügels. Dass nun jene sternförmige Platte in der That nervöser Natur ist, folgt mit Sicherheit aus folgenden Befunden: 1) hängt sie direkt mit dem Nerven zusammen und besitzt dasselbe homogene Aussehen — nur ist sie etwas dunkler — wie dieser; 2) entspringen von ihr sehr häufig ein oder mehrere kurze Fäden, welche zu andern Muskeln oder zur Haut ziehen und zweifellos diese innerviren. Z. B. läuft über dem Muskel *mu* (Fig. 19) noch ein anderer (*mu*<sup>1</sup>), den man für gewöhnlich bei Betrachtung der Bauchseite nicht sieht, weil er von jenem verdeckt wird. Bei schiefer Lage hingegen erhält man das Fig. 19 an der linken Hinterextremität eingezeichnete Bild. Die nervöse Endplatte von *mu* setzt sich direkt auf das vordere protoplasmareiche Ende von *mu*<sup>1</sup> fort und bildet hier eine zweite Platte von geringerer Grösse; 3) versorgen viele Nerven ihre Muskeln an Stellen, wo sich keine Spur von körnigem Protoplasma vorfindet und zwar auch wieder mittelst eines solchen polygonalen Endorganes. Es folgt hieraus mit Nothwendigkeit, dass das körnige Protoplasma des DOYÈRE'schen Hügels nicht unbedingt zur Innervirung erforderlich ist und daher sehr wahrscheinlich nicht zum Nerven, sondern zum Muskel gehört; wird man doch kaum annehmen können, dass Muskel und Nerv sich auf zwei verschiedene Weisen verbinden, nämlich das eine Mal mit körnigem, nervösem Plasma, das andere Mal ohne dieses. — GREEFF glaubt zwar, in Uebereinstimmung mit seiner Ansicht, dass der Nerv mittelst einer grossen hügeligen Ganglienzelle sich über den Muskel ergiesse, einen Unterschied zwischen den Kernen der nervösen DOYÈRE'schen Hügel und denen des Muskels nachweisen zu können. „Die Muskelkerne sind grösser, oval und liegen von einer ebenfalls ovalen Protoplasmaschicht umgeben als einzelne abgeschlossene Muskelkörperchen in der Muskelsubstanz eingebettet. Die Kerne des DOYÈRE'schen Hügels aber sind kleiner, rundlich und kommen blos da vor, wo mit dem Nerven in Zusammenhang stehende

gangliöse Anschwellungen vorhanden sind.“ Einen solchen Unterschied habe ich nie beobachtet; ich finde Kerne stets nur ausserhalb der contractilen Substanz und — kleine Schwankungen in der Grösse abgerechnet — alle vom gleichen Bau. — Die eben erwähnte Endigungsweise der Nerven an einer Stelle, wo sich keine Ansammlung von körnigem Protoplasma befindet, lässt sich am leichtesten an den Längsmuskeln des Rückens beobachten. Die vier aus den Bauchganglien tretenden Nerven  $n^1$  laufen unmittelbar neben den Rückenmuskeln (Fig. 1, 17, 20, 21) in eine polygonale Platte aus, die mit einer oder mit mehreren Spitzen im Muskel endigt. Von derselben gehen ausserdem in den meisten Fällen noch andere Nervenfasern aus; so werden z. B. die von  $\varepsilon$  und  $\vartheta$  ausgehenden Extremitätenmuskeln an ihrer Ursprungsstelle von Nerven versorgt, die jenen Endplatten entspringen. Auch die Ganglienzelle  $\gamma\alpha$  (Fig. 1, 20) steht mit einer solchen in Verbindung. Die breiten Längsmuskeln des Rückens zeigen an ihrer Innervierungsstätte keine Spur von einem DOYÈRE'schen Hügel, überhaupt keine irgendwie nennenswerthe Ansammlung von körnigem Protoplasma. In seltenen Fällen kommt der DOYÈRE'sche Hügel jedoch auch hier vor und nimmt die nervöse Endplatte in derselben Weise auf, wie dies von den Ventral-Muskeln geschildert wurde. Diese Ausnahme habe ich in Fig. 17 *B* wiederzugeben gesucht, während Fig. 17 *A* dieselbe Stelle im gewöhnlichen Verhalten darstellt. *B* ist etwas mehr von oben gesehen, so dass der von der Endplatte nach  $\varepsilon$  ziehende Seitenzweig verdeckt wird. Man beachte ferner, wie dieselbe Endplatte (*A*) sich gleichzeitig über zwei dicht nebeneinander liegende Muskeln ausbreitet. — Die nervösen Terminal-Organen sind für unser Auge keineswegs immer so deutlich ausgeprägt, wie man nach Betrachtung meiner Zeichnungen vermuthen könnte. Oft sind sie wegen ihrer geringen Grösse (Fig. 18 *y*) und lichten Beschaffenheit nur schwer oder gar nicht zu entdecken; trotzdem zweifle ich nicht an der Constanz ihres Vorkommens, da sie sich bei günstigen Individuen nie der Beobachtung entziehen.

Aus dem Gesagten geht demnach folgendes hervor: Die Inner-  
 virung der Muskulatur der Tardigraden geschieht mittelst einer stern-  
 förmigen Endplatte, in welcher ein Kern bis jetzt noch nicht gesehen  
 wurde. Dieselbe findet für jeden Muskel an einer oder an mehreren  
 bestimmten und ziemlich genau festgehaltenen Stellen statt. Die End-  
 platte liegt entweder in einer der an jedem Muskel vorkommenden  
 grösseren Protoplasmaportionen und bildet dann den sogenannten  
 DOYÈRE'schen Hügel, oder sie schmiegt sich direkt der contractilen

Substanz an. Von diesen zwei Variationen pflegt bei einem und demselben Muskel immer nur eine vorzukommen. — Es ist mir zweifelhaft geblieben, ob es nicht noch eine dritte, einfachere Art der Innervirung giebt. Mehrere Male glaubte ich einen Nerven ohne Bildung einer Endplatte in die contractile Substanz übergehen zu sehen. Von der etwas vor  $\gamma$  (Fig. 21) gelegenen Endplatte des äusseren Rückenmuskels zieht z. B. ein Nerv (Fig. 17  $z$ ) nach hinten, der bald darauf in denselben Muskel ( $B$ ) oder in den benachbarten Schräg-Muskel ohne weitere Struktur-Aenderung eintritt. Aehnliches meine ich auch an andern Stellen beobachtet zu haben, doch ist die Möglichkeit einer Täuschung stets so gross, dass eine sichere Entscheidung von späteren Untersuchungen erwartet werden muss.

## II. Kapitel.

### Biologische Bemerkungen.

Die von SPALLANZANI zuerst gemachte Beobachtung, dass die Tardigraden nach langer und vollständiger Austrocknung bei Wasserzusatz wieder aufleben, ist seitdem so vielfach wiederholt worden, dass an der Richtigkeit derselben kein Zweifel sein kann. Es knüpfen sich hieran aber zwei Fragen, die bis jetzt gar nicht oder nur ungenügend untersucht worden sind, nämlich 1) ob diese Eigenschaft auch dem beständig im Wasser sich aufhaltenden *Macrob. macronyx* und den marinen Formen aus den Gattungen *Lydella* und *Echiniscus* zukommt, und 2) ob nach einer längeren Trockenperiode zunächst nicht das aktive Leben, sondern vielmehr nur der scheinodte asphyktische Zustand eintritt, der unter Umständen so intensiv ist, dass das Thier überhaupt nicht mehr aus ihm erwacht. — Dass die zuerst aufgeworfene Frage ihre Berechtigung hat, zeigen die an Rotatorien gemachten Erfahrungen. Die Räderthiere des süssen Wassers und diejenigen des Mooses besitzen gegen das Eintrocknen eine ganz verschiedene Widerstandsfähigkeit. Ich habe früher<sup>1)</sup> viele Versuche angestellt, indem ich Wasser-Rotatorien aus mehreren Gattungen unter wechselnden Bedingungen — bald langsam, bald schnell; bald allein auf dem Objectträger, bald zusammen mit Algen etc. — eintrocknen liess. Das Resultat war ausnahmslos ein negatives, die Thiere lebten nie wieder auf. Die zur Moosfauna gehörigen Philodinäen, die ja auch

1) L. PLATE, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien, in: Jenaische Zeitschr. f. Nat. 1885.



in der Natur gezwungen sind, ein intermittirendes Leben — wenn ich mich so ausdrücken darf — zu führen, verhalten sich dagegen anders. Sie leben, wie erst neuerdings die interessanten Versuche von ZELINKA <sup>1)</sup> gezeigt haben, selbst dann noch wieder auf, wenn sie den ungünstigsten Temperaturen (von  $-20^{\circ}$  bis  $+70^{\circ}$  C) in der Trockenheit ausgesetzt gewesen sind. Diesen Thatsachen ist es zuzuschreiben, wenn in der Rotatorienliteratur eine so grosse Meinungsverschiedenheit hinsichtlich der Wiederbelebungsfähigkeit der Räderthiere herrscht. Diejenigen Forscher, welche mit reinen Wasserformen experimentirten, kamen zu einem negativen, die Beobachter der Moosfauna zu einem positiven Resultat. — Die von mir controlirten Philodinäen zeigten ausserdem die Eigenthümlichkeit, dass sie einen längeren Aufenthalt im Wasser nicht zu ertragen vermochten, wenn das Moos zuvor gehörig ausgetrocknet war. 1—2 Tage nach der Anfeuchtung fand ich alle Rotatorien — mit ganz wenigen Ausnahmen — todt am Boden liegen, obwohl ihnen frisches Wasser und reichliche Nahrung zu Gebote stand. Die nahverwandten Philodinäen des süssen Wassers lassen sich dagegen wochenlang in einem Glase am Leben erhalten, wobei sie sich öfters enorm vermehren. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass die an ein intermittirendes Leben gewöhnten Philodinäen nach einer vorhergehenden Periode gehöriger Austrocknung schon in relativ kurzer Zeit (1—3 Tagen) im Wasser sterben. Dieser Satz gilt wahrscheinlich auch noch für andere Thiere der Moosfauna. So finde ich die *Amoeba terricola* GR. auch stets in zahlreichen Individuen abgestorben, wenn sie einen oder mehrere Tage sich im Wasser befunden haben. That ich dagegen frisches Moos, das bei feuchter Witterung gesammelt worden war, in ein Gefäss mit Wasser, so trat dieses rapide Sterben der Philodinäen nicht ein, sondern noch nach mehreren Tagen krochen viele Individuen munter im Bodensatz umher. Durch den Trockenzustand wird demnach der Organismus dieser Thiere offenbar geschwächt und zwar um so mehr, je länger er dauert. Diese Schwäche kann einen solchen Grad erreichen, dass die Rotatorien selbst in ihrem eigentlichen Lebenslemente sich nur kurze Zeit ihres Daseins freuen können.

Nach dem Gesagten wäre es nicht besonders auffällig, wenn sich diejenigen Tardigraden, welche dauernd im Wasser existiren, hinsichtlich des Wiederauflebens nach dem Eintrocknen anders verhielten

---

1) C. ZELINKA, Studien über Räderthiere, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, 1886.

als die Moosbewohner. Es liegen hierüber, so viel ich weiss, nur zwei Untersuchungen vor, eine ältere von M. SCHULTZE (17), dem es nicht gelang, den marinen *Echiniscus sigismundi* zum Leben zurückzurufen, und eine jüngere von ZACHARIAS (22), welche leider die Frage nicht vollständig zur Entscheidung bringt, weil dieser Forscher die Species nicht angegeben hat, welche er bei seinen Experimenten benutzte, so dass man nicht weiss, ob dieselbe ein ausschliessliches Wasserthier ist oder auch im Moose vorkommt. Er fand in der Aushöhlung einer Granitplatte, in der sich zeitweilig Regenwasser ansammelte, neben vielen Philodinäen auch eine „Bärthierchenart von bräunlichem Ansehen“. Liess ZACHARIAS diese langsam auf einen Objektträger eintrocknen, so lebten sie nach Zusatz von Wasser nicht wieder auf. Er kommt zu dem Schlusse, dass nicht die Thiere selbst, sondern nur deren Eier eine vollständige Austrocknung unbeschadet überstehen können. Dieser Satz behält seine Gültigkeit nur für die reinen Wasserformen der Räderthiere und, wie wenigstens sehr wahrscheinlich ist, auch der Bärthierchen, ist aber unrichtig für die Arten, welche im Moos, im Sande der Flechten, auf Baumstümpfen und dgl. Lokalitäten angetroffen werden und schon durch die natürlichen Verhältnisse an einen häufigen Wassermangel gewöhnt sind.

Hinsichtlich der zweiten der oben aufgeworfenen Fragen kann ich folgende Mittheilungen machen. Wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, habe ich, um die Tardigraden in den allein zur Untersuchung geeigneten, scheinodten Zustand zu versetzen, ein viel einfacheres Mittel gebraucht als das von DOYÈRE und GREEFF angewandte, welches ausserdem nicht ganz zuverlässig ist: man lässt das Moos, dessen Bärthierchen man studiren will, erst gehörig trocken werden und bringt es vollkommen dürr ins Wasser; die dann im Bodensatz befindlichen Tardigraden sind stets vollkommen starr und ausgestreckt und geben ein wundervolles Untersuchungsobjekt ab. Auf diese Methode bin ich durch Zufall geführt worden. Während der heissen Monate Juni und Juli war das auf Excursionen gesammelte Moos schon durch die Sonne so ausgedörnt worden, dass ich fast nur asphyktische Individuen zu sehen bekam. Als ich dann nach einer längeren Pause im Oktober meine Arbeit wieder aufnahm, war in den vorhergehenden Wochen viel Regen gefallen und die Folge war, dass ich, obwohl ich ebenso verfuhr wie im Sommer, nur ganz selten scheinodte Macrobioten auf dem Grunde meiner Gläser antraf. Jetzt lag es nahe, das veränderte Verhalten der Bärthierchen auf den Umschlag der Witterungsverhältnisse zurückzuführen und durch Versuche, den Einfluss einer

vollständigen Austrocknung auf den Organismus der Tardigraden festzustellen. Die Resultate derselben sind schon erörtert worden. Sie scheinen mir auch zu beweisen, dass die Asphyxie noch andere Ursachen haben kann als die von DOYÈRE und GREEFF angenommenen. Diese Forscher setzen dieselbe auf Rechnung mangelnden Sauerstoffes, weil man häufig die Thiere durch ausgekochtes Wasser in Erstarrung versetzen kann. So einleuchtend diese Erklärung auf den ersten Blick erscheint, ist sie doch vielleicht nicht richtig, da es mir nie gelungen ist, durch Zuleiten von grösseren oder geringeren Mengen reinen Sauerstoff-Gases hypnotische Individuen aufzuwecken, was doch möglich sein müsste, wenn wirklich das Fehlen dieses Bestandtheiles unserer Atmosphäre die Veranlassung der Erstarrung wäre. Jedenfalls ist als eine weitere Ursache der Asphyxie eine intensive vorhergehende Austrocknung anzusehen. Hierbei kommt die Quantität des vom Wasser aufgenommenen Sauerstoffes gar nicht in Betracht, da man auch scheinotote Macrobieten erhält, wenn man dürres Moos in ganz frisches, sauerstoffreiches Brunnenwasser legt. Im zusammengeschrumpften trockenen Zustande erlöschen vermuthlich die den Lebensprocess ausmachenden molecularen Bewegungen nahezu vollständig. Kommt dann das Bärthierchen wieder in ein feuchtes Element zurück, so dringt das Wasser mechanisch in den Körper ein und bläht ihn auf; dies ist das Stadium der starren Asphyxie, welches aufhört, wenn durch einen äusseren Anstoss (Schütteln, Drücken, Umherwälzen des Tardigraden) jene Micellar-Schwingungen wieder wachgerufen werden. Eine derartige heftige Bewegung scheint unbedingt nöthig zu sein, um das virtuelle Leben wieder in das aktuelle überzuführen; wenigstens fand ich in ruhig stehenden Gläsern selbst 3—4 Wochen nach der Anfeuchtung noch alle Macrobieten in der Hypnose. Dieselben waren also von selbst, durch das blosse Liegen im Wasser, nicht wieder wach geworden, thaten dieses jedoch, wenn sie unter dem Deckglase — wo ihnen jedenfalls der Sauerstoff nicht besonders reichlich zu Gebote stand — eine Zeit lang zum Zwecke der Untersuchung hin und her gewendet worden waren. Man kann auch von derartigen Individuen nicht annehmen, dass sie bei Beginn der Wassereinwirkung zum Leben erwachten, später aber in tiefen Schlaf gefallen seien, weil von Anfang an nur starre Individuen angetroffen wurden. Dieses gilt jedoch nur von Thieren, die wirklich längere Zeit im Trockenen zugebracht haben. Lässt man einen *Macrobotus* auf den Objektträger eintrocknen und setzt einige Minuten, nachdem alles Wasser verdunstet ist, wieder frisches hinzu, so bewegt er sich sofort wieder. Man kann

aus solchen und ähnlichen Betrachtungen schliessen, dass die Asphyxie um so intensiver wird, je länger die Dauer der Trockenperiode gewesen ist; für die jeweilige Stärke der Erstarrung hat man in der grösseren oder geringeren Schnelligkeit, mit der die Wiederbelebung unter dem Deckglase einsetzt, einen annähernden Maassstab. Tritt diese sehr schnell ein, so war die Erstarrung nur in geringem Grade ausgebildet; erfolgt sie sehr spät oder gar nicht, so hat die Hypnose den Organismus tief ergriffen. Ersteres geschieht nach einer kurzen, letzteres nach einer langen Austrocknung. Besonders interessant waren in dieser Hinsicht die ca. 30 Tardigraden, welche ich in einer kleinen Portion chilenischen Mooses, das seit mehreren Monaten trocken lag, vorfand. Die Thiere waren sämmtlich starr und keines erwachte unter dem Deckglase, trotzdem sie durchaus nicht zart behandelt wurden. Dabei waren sie auch nicht todt, denn bei einiger Uebung lassen sich die asphyktischen Individuen von den wirklich todtten leicht unterscheiden.

### Parasiten.

Die Tardigraden scheinen zwar ganz frei von parasitären Metazoen zu sein, doch trifft man um so häufiger Bakterien und sehr niedrig stehende pflanzliche (?) Organismen in ihnen an. Kugel- oder stabförmige Bakterien finden sich vornehmlich in der Leibeshöhlenflüssigkeit und fallen durch ihre lebhafteste Bewegung auf, wenn man durch Druck jene mit den Blutkörpern herauspresst. Einmal begegnete mir auch ein *Macrobiotus*, der in seiner Epidermis sehr zahlreiche stabförmige Bacillen von 2,7—5,9  $\mu$  Grösse beherbergte. Dieselben lagen in mehreren grösseren Gruppen vereinigt, waren unbeweglich, homogen, glänzend, farblos und an beiden Enden abgerundet und verschmälert. Einzelne waren in der Mitte bisquitförmig eingeschnürt und daher wohl im Begriffe, sich zu theilen. In allen diesen Fällen scheinen die Tardigraden durch die Bakterien in keiner Weise belästigt zu werden. — Viel räthselhafter als diese Organismen sind mir die in Fig. 9 und 10 dargestellten, kugelförmigen Gebilde geblieben, von denen ich nicht einmal anzugeben wage, ob sie thierischer oder pflanzlicher Natur sind. Ich fand dieselben stets in grösserer Anzahl entweder im Lumen, oder, was noch häufiger der Fall war, in den Zellen des Magens, und zwar nur in den mittleren, während ich sie am vorderen und hinteren Ende desselben nie beobachtet habe. Diese Körper zerfallen in zwei verschiedene Sorten, die ich nie zusammen antraf. Die eine (Fig. 9 a) wird nach aussen von einer zarten Membran begrenzt und umschliesst

im Innern ein feinkörniges Protoplasma, in dem zuweilen ein gröberes centrales Korn liegt. Einmal war die Kugel auch von zahlreichen geschlängelten Stäbchen erfüllt (Fig. 9 *b*). Die zweite Sorte (Fig. 9 *c* und Fig. 10) bildet derbwandige Kapseln, deren Inhalt ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten kann. In der Regel besteht er (III) aus mehreren kleinen Kugeln, von denen ca. 6 in einer Aequatorialebene liegen. In anderen Fällen sind die Gebilde ungefähr noch einmal so gross geworden, und die Zahl der Binnenkugeln ist beträchtlich gestiegen (IV). Nicht so häufig wie derartige Kapseln waren die mit I und II bezeichneten, deren feinkörniges Plasma einige Bläschen oder mehrere sehr kleine dunkle Körner birgt. Es scheinen mir dies die Anfangsstadien zu sein, aus denen sich später III und schliesslich IV entwickelt. Der Durchmesser der Kapsel III betrug  $8,25 \mu$ , derjenige der Binnenkugeln  $2,7 \mu$ . Die Magenzellen werden durch diese eigenartigen Organismen trotz ihrer grossen Zahl nicht merklich verändert. Ihre Kerne erschienen normal. Die Kapseln traten vornehmlich dann auf, wenn die betreffenden Tardigraden schon einige Wochen in demselben Wasser gehalten worden waren, ohne dass dieses erneuert wurde. Die Gebilde scheinen demnach erst mit der unter solchen Umständen entstehenden Fäulniss in ihre Wirthe einzuwandern.

### III. Capitel.

#### Die Systematik der Tardigraden.

Späteren Untersuchern glaube ich eine Erleichterung ihrer Arbeit dadurch zu gewähren, dass ich die bis jetzt bekannten Bärthierchen zusammenstelle. Für die Gattung *Macrobotus* hat GREEFF schon eine derartige Uebersicht geliefert, während die Literatur über die übrigen Genera sehr zerstreut und zum Theil nicht leicht zu beschaffen ist. Es sind bis jetzt 4 Gattungen mit 18 Arten beschrieben worden; hierzu kommen noch 8 Species, die ich zuerst gesehen habe, wodurch die Systematik dieser Thiergruppe einen Umfang von 6 Gattungen und 26 Arten erhält.

#### A. Bestimmungstabelle der Gattungen.

- I. Die Krallen der Beine sind einfach, nicht doppelhakig. Sind mehrere an demselben Fusse, so sind sie alle gleich gebaut und gleich lang.

- a. Beine kurz und breit,  $\left\{ \begin{array}{l} 2-4 \text{ Krallen Gen. 1. } \textit{Echiniscus} \text{ C. SCH.} \\ \text{jedes mit mindestens} \\ 2 \text{ Krallen} \dots\dots\dots \end{array} \right. \left. \begin{array}{l} 7-9 \text{ „ Subg. 1a. } \textit{Echiniscoides} \textit{ mihi.} \end{array} \right.$
- b. Beine lang und schmal, jedes trägt  
nur eine kleine Kralle . . . . . Gen. 2. *Lydella* DUJ.
- II. Die Krallen der Beine sind alle oder theilweise  
doppelhakig oder 3zackig. Häufig von verschie-  
dener Länge.
- a. Um den Mund herum keine Taster, Palpen oder dgl.
1. Mundröhre und Schlundkopf folgen dicht auf einander.
- α. Das Gebiss besteht jederseits aus  
einem starken Zahn u. einem  
quer gestellten Zahnträger .. Gen. 3. *Macrobotus* C. SCH.
- β. Das Gebiss besteht jederseits aus  
einem stiletförmigen Stift,  
ohne Zahnträger . . . . . Gen. 4. *Doyeria* n. g.
2. Mundröhre u. Schlundkopf durch  
einen kurzen Schlund von ein-  
ander getrennt . . . . . Gen. 5. *Diphascon* n. g.
- b. Um den Mund herum 6 kurze Taster,  
weiter nach hinten zwei ebensolche Gen. 6. *Milnesium* DOY.

## B. Charakteristik der Gattungen und Arten mit Bestimmungs- tabellen der letzteren.

### 1. Genus: *Echiniscus* C. SCH. (= *Emydium* DOY.)

Körpergestalt verlängert-eiförmig, Kopfende rüsselartig verschmä-  
lert. Die Cuticula des Rückens ist verdickt und bildet eine wechselnde  
Anzahl von Schildern. Die Beine sind kurz und breit, jedes mit 2—4  
starken Krallen von gleicher Gestalt. Der Kopf trägt 2 rothe Augen-  
flecke und jederseits neben der Mundöffnung 2 kurze Cirren, zwischen  
denen ein kleiner, stumpf endigender Taster steht (Fig. 6). Das Ge-  
biss besteht aus zwei langen geraden Zähnen, die vorn direct in die  
Mundhöhle treten und sich hinten, wie der Griff einer Krücke, in zwei  
kurze Arme gabeln. Ein querer Zahnträger fehlt. Der Pharynx ist  
klein und rund. Die grossen Blutkörper der übrigen Bärthierchen  
sind nicht vorhanden. Die Cuticula des Rückens und der Flanken  
trägt in der Regel mehrere Anhänge, entweder in Gestalt von langen  
Fäden oder von kurzen Dornen. Dieselben sind in zwei Längsreihen  
angeordnet, von denen die eine, zu beiden Seiten des Rückens, als

dorsale, die andere, etwas über den Wurzeln der Beine befindliche, als laterale bezeichnet wird. Die Systematik verwerthet vornehmlich die Zahl dieser Anhänge und der Zehen, wobei sie sich aber auf nicht ganz gesichertem Boden befindet, da nach DOYÈRE die jungen Individuen des 4kralligen *Ech. testudo* nur zwei Krallen an jedem Beine und weniger Fadenanhänge als die erwachsenen Thiere haben sollen. Am constantesten tritt das vorderste Fadenpaar auf, welches seinen Sitz am Hinterende des Kopfsegmentes hat; es wird in der folgenden Tabelle den lateralen Anhängen zugezählt, obwohl es etwas höher steht als die übrigen Fäden dieser Reihe. An der Wurzel dieser Anhänge findet sich bei vielen Arten noch je ein kurzer tasterförmiger Zapfen.

### Bestimmungstabelle der Echiniscus-Arten.

I. Jedes Bein mit 4 Krallen. Es finden sich jederseits:

a. In der Dorsal-Reihe nur Dornen und zwar:

4 dors. Dornen, ausserd.	3 laterale Fäden . . . . .	1. <i>Ech. bellermanni</i> C. SCH.
3 " " "	5 " " " . . . . .	2. <i>Ech. creplini</i> C. SCH.
2 " " "	1 lat. Faden u. 4 lat. kleine Dornen . . .	3. <i>Ech. spinulosus</i> DOY.
2 " " "	2 lat. Fäden u. 3 lange Dornen . . . . .	4. <i>Ech. victor</i> EHR.
2 " " "	3 lat. Fäden u. im letz- ten Segment ein lat. conisch.Knopf	5. <i>Ech. granulatus</i> DOY.
2 " " "	4 lat. Fäden . . . . .	6. <i>Ech. filamentosus</i> n. sp.
1 " " "	4 " " " . . . . .	7. <i>Ech. testudo</i> DOY.

b. in der Dorsal-Reihe auch Fäden und zwar:

1 dorsaler Faden, 4 laterale Fäden 8. *Ech. muscicola* n. sp.

1 dorsaler Faden und ein dorsaler  
Dorn, 1 lateraler Faden und 1  
lateraler Doppel-Dorn . . . . . 9. *Ech. aculeatus* n. sp.

c. nur ein lateraler Faden . . . . . 10. *Ech. arctomys* EHR.

II. Jedes Bein mit zwei Krallen. Es finden sich jederseits:

1 Dorn und 2 Fäden . . . . . 11. *Ech. biunguis* C. SCH.

1 Faden . . . . . 12. *Ech. similis* n. sp.



### Kurze Beschreibung der Echiniscus-Arten.

1. *Ech. bellermanni* C. SCH. (14, 15). „Körper  $\frac{1}{2\frac{1}{2}}$ — $\frac{1}{4}$  Pariser Linie lang; derselbe ist roth, mit Dornen besetzt, in 9 (Schein-) Segmente geschieden, mit 2 dorsalen (dreieckigen) Schildern, die von den seitlichen getrennt sind, mit kurzen Dornen am Hinterrande des 3., 5. und 7. Segmentes, jederseits mit 3 sehr langen Cirren an der Basis des 1., 2. und 4. Beines, mit 4 kralligen Füßen, die mit einer Schwimmhaut versehen sind.“ Zu bemerken ist, dass der Entdecker den Kopf als erstes Segment zählt, und dass auf seiner Zeichnung auch 2 Dornen am Hinterrande des zweiten Segmentes zu sehen sind.

2. *Ech. creplini* C. SCH. (15). „Länge des Körpers  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{5}$  Pariser Linie; derselbe ist roth, mit Körnchen und Dornen besetzt, in 7 (Schein-) Segmente getheilt, mit 3 dorsalen Schildern, die von den lateralen getrennt sind, mit längeren Dornen am Vorder- und Hinterrande der Seitenschilder des 4. und 5. Segmentes, auf jeder Seite mit 5 sehr langen beweglichen Cirren, die in den Zwischenräumen des 2.—7. Segmentes sitzen. Füße mit 4 Krallen.“ Von den 6 Dornen des Rückens sitzen 2 am Vorder- und 2 am Hinterrande des 4. Segmentes, die 2 übrigen am Hinterrande des 5. Ausserdem besitzen auf der Zeichnung die Beine des vordersten Paares je einen Dorn über den Krallen. Fundort: Rigi.

3. *Ech. spinulosus* DOY. (13). Jederseits 2 starke dorsale Stacheln, je einer über dem 2. und 3. Bein. Ueber jedem Bein ferner ein kleiner lateraler Dorn. Ueber dem ersten Bein jederseits ein langer Faden, der etwas höher eingelenkt ist, als die eben erwähnten Dornen. Beine 4krallig. Die zwei medianen Krallen jedes Fusses sind auf ihrer Unterseite mit einem Dorn bewaffnet, der vornehmlich am letzten Paar sichtbar ist. Im übrigen wie *Ech. testudo*, doch scheint diese Art etwas grösser zu werden. Fundort: Paris.

4. *Ech. victor* EHR. (11, 12). Es sitzen jederseits: über dem ersten Bein ein langer lateraler Faden, an dessen Basis noch ein kleiner Taster sich befindet, und ein wenig weiter nach hinten ein lateraler langer Dorn; über dem 2. und 3. Bein je ein starker dorsaler und lateraler Dorn; über dem 4. Bein ein langer lateraler Faden. Auf dem Rücken lassen sich 9 grob punktirte Schilder unterscheiden. Die Augen sind roth. Länge  $\frac{1}{8}$ ''''. Fundort: Monte Rosa, 11 138 Fuss hoch.

5. *Ech. granulatus* DOY. (13). Jederseits 2 dorsale Dornen, je einer über dem 2. und 3. Beine. Lateralwärts sitzt über den letzteren je ein langer Faden. Ueber dem 4. Beinpaar jederseits ein kleiner

conischer Knopf, der bei einem von mir beobachteten Exemplar als ein kleiner Dorn ausgebildet war. Ueber dem ersten Beinpaar jederseits ein langer Faden. Der Rücken ist grob gekörnelt. Fundort: Paris.

6. *Ech. filamentosus* n. sp. Wie *Ech. testudo*, aber das Thier trägt jederseits 2 dorsale Dornen über dem 2. und einen über dem 3. Bein. Länge: 226,4  $\mu$ . Fundort: Marburg.

7. *Ech. testudo* DOY. (13). Zwei dorsale mediane Schilder, die von den seitlichen desselben Segmentes getrennt sind. Jederseits 2 laterale Fäden über dem 1., einer über dem 3. und einer über dem 4. Bein. Jederseits über dem 3. Bein ein dorsaler Dorn. Mittlere Grösse erwachsener Thiere: 0,30—0,33 mm. Die Eier sind glatt, kugelig oder leicht eiförmig, braunroth. Sie werden in die abgeworfene Haut der Mutter gelegt. Die Jungen haben jederseits nur 2 Fäden und an den Füssen 2 Krallen. Fundort: Paris.

8. *Ech. muscicola* n. sp. Die 4 lateralen Fäden jederseits sind wie bei *Ech. testudo* angeordnet. Ausserdem sitzt jederseits über dem 3. Faden noch ein längerer dorsaler. Fundort: Marburg.

9. *Ech. aculeatus* n. sp. Jederseits über dem 2. Bein 1) ein lateraler Doppeldorn, d. h. ein Dorn, an dessen Basis noch ein anderer etwas kleinerer sitzt; 2) ein langer dorsaler Faden. Eben hinter dem 3. Bein jederseits ein kurzer, nach vorn gerichteter dorsaler Dorn, über dem Vorderbein ein lateraler langer Faden. Länge 283  $\mu$ . Fundort: Marburg.

10. *Ech. arctomys* EHR. (11, 12). 9 punktirte Rückenschilder. Ueber dem Vorderbein jederseits ein langer lateraler Faden. Sonst ohne Anhang. Länge  $\frac{1}{10}$ ''''. Fundort: Monte Rosa, 11 138 Fuss hoch.

Als *Ech. suillus* beschreibt EHRENBURG ebendasselbst (11, 12) eine Form, die von *Ech. arctomys* nur dadurch verschieden sein soll, dass um die Mundöffnung die 4 kleinen Cirren und zwei kurzen Palpen fehlen. Da diese aber bei allen übrigen Echiniscen vorkommen, werden sie hier wohl nur übersehen worden sein, zumal EHRENBURG von diesem Thiere nur eine Seitenansicht abbildet, bei welcher Lage die genannten Organe oft nur schwer zu erkennen sind. -- Derselbe Forscher beschreibt vom Gross-Glockner eine Art unter dem Namen *Ech. altissimus*, aber in so dürftiger Weise, dass die systematische Einreihung derselben fast unmöglich ist. Seine Beschreibung lautet: mit 7 deutlichen, punktirten Schildern, die unbewaffnet sind und auch keine Fäden tragen. Das vorderste ist stumpf 3lappig. Länge  $\frac{1}{18}$ '''.

11. *Ech. biunguis* C. SCH. (15). „Länge des Körpers  $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{5}$  Pariser Linie. Der Körper ist roth, körnig-dornig, in 6 Segmente geschieden, mit 2 dorsalen Schildern, mit Dornen am Hinterrande der Seitenschilder des 5. Segmentes, mit 2 längeren Cirren auf jeder Seite des 2. und 6. Segmentes, mit 2-kralligen Füssen.“ Fundort: Rigi.

12. *Ech. similis* n. sp. Jederseits in der Mitte des Körpers ein langer, nach hinten gebogener Faden. An jedem Fuss 2 Krallen. Grösse ca. 452,8  $\mu$ . Fundort: Marburg.

1 a. Subgenus: *Echiniscoides mihi*.

Diese neue Untergattung weicht von *Echiniscus*, zu der sie bisher gerechnet wurde, in folgenden Punkten ab: die Zahl der Krallen an jedem Bein schwankt zwischen 7—9; meist sind 8 derselben vorhanden; der Rücken ist undeutlich geschildert und nicht punktirt; neben der Mundöffnung nur 2 kleine lanzettliche Palpen; 2 ähnliche jederseits neben dem Auge; marin.

Eine Species: *Echiniscoides sigismundi* M. SCH. (17). Die Beine des dritten Paares je mit einem kurzen Dorn. Auf dem Rücken des hintersten Körpersegmentes 2 kurze Dornen. Länge: 0,08—0,09". Fundort: in der Nordsee (Ostende, Helgoland) zwischen Algen.

**2. Genus: Lydella.**

2. Genus: *Lydella* DUJARDIN (9). Diese Gattung verdient noch genauer untersucht zu werden, da sie von allen Bärthierchen durch die Gestalt der Extremitäten sich am meisten dem Arthropodentypus nähert. Die dünnen Beine sind ungefähr so lang, wie das Thier breit ist, also viel grösser und schmaler als bei den übrigen Tardigraden, und laufen in eine einfache Kralle aus. Sie zerfallen durch eine ungefähr in der Mitte liegende Einschnürung in zwei Glieder. Beim Gehen werden alle 8 Beine weit vom Körper abgestreckt. Vorn am Kopfe sitzt jederseits eine kleine, am Ende gegabelte Borste. Etwas weiter nach hinten jederseits eine grosse Borste, welche an ihrer Basis einen ohrförmigen Anhang trägt. Zwischen diesen steifen Haaren ein Augenfleck beiderseits. Im hintersten Segment ebenfalls jederseits eine Borste mit basalem Anhang. Das Gebiss erinnert durch den kleinen kugeligen Schlundkopf und die langen geraden Zähne an die echten Echiniscen. Die eine von DUJARDIN im Meerwasser beobachtete Art entbehrt noch eines Speciesnamens. Sie möge nach ihrem Entdecker *Lydella dujardini* genannt werden. Länge des Körpers 0,05—0,1 mm, mit Hinterbeinen: 0,143 mm.

**3. Genus: Macrobiotus.**

3. Genus: *Macrobiotus* C. SCH. Körper cylindrisch oder länglich-oval. Cuticula des Rückens nicht zu besonderen Schildern verdickt, ohne Anhänge; die Beine mit je einem Paar von Doppelkrallen, die

zuweilen in 2 einzelne Krallen zerfallen. Um den Mund herum keine Anhänge. In der Epidermis der Haut findet sich vielfach dunkles Pigment, das aber nie ziegelroth ist, wie bei den Echiniscen. Die Zähne sind bald sanft gebogen und treten dann gewöhnlich in die Mundröhre ein oder mehr gestreckt und laufen dann direct zur Mundhöhle. Im ersteren Falle ist die Mundhöhle ansehnlich und läuft vorn in der Regel in einen aus mehreren Blättchen zusammengesetzten Ring zum Ansaugen aus, im letzteren ist sie klein und ohne einen solchen Ring. Auf die Mundröhre folgt unmittelbar der Pharynx, in den jene ein kleines Stück eindringt. In der Leibeshöhle zahlreiche grosse Blutkörper. Kopf mit oder ohne Augenflecke. Die Eier werden bald einzeln, bald zu mehreren entweder frei abgesetzt oder bei der Häutung in die abgeworfene Cuticula gelegt.

### Bestimmungstabelle der *Macrobotus*-Arten.

A. Haut glatt, ohne zahlreiche warzige Buckel.

I. Die nahezu geraden Zähne treten in die Mundhöhle; Schlundkopf klein, kugelig.

Jeder Fuss mit { einer Doppelkralle und 2  
einfachen Krallen . . . . 1. *Macr. oberhäuseri* DUJ.  
2 Doppelkrallen . . . . . 2. *Macr. intermedius n.sp.*

II. Die etwas gebogenen Zähne treten in die Mundröhre. Schlundkopf gross, kurz oval.

1. Mit Augen.

Die 2 Krallen eines Doppelhakens sind { in der Mitte fest verwachsen.  
Die eine Kralle giebt häufig am vorderen Ende noch einen zarten Nebenhaken ab . . . 3. *Macr. hufelandii* C. SCH.  
nur am Grunde } gleich gross . 4. *Macr. tetradactylus* GR.  
verwachsen,  
einzeln bewegl. } versch. gross 5. *Macr. macronyx* DUJ.

2. Ohne Augen,

im Uebrigen wie *Macr. hufelandii* . . . . 6. *Macr. schultzei* GR.

B. Der Körper ist am Rücken und an den Seiten mit zahlreichen, in Reihen angeordneten, warzigen Buckeln versehen . . . . 7. *Macr. tuberculatus n.sp.*

Anmerkung: nicht mit aufgenommen wurde der *Macr. americanus* PACKARD (23).

### Kurze Beschreibung der *Macrobotus*-Arten.

1. *Macr. oberhäuseri* DOY. (13, 19). Körper lang gestreckt; beim erwachsenen Thier unter der Cuticula ein bräunliches Pigment, das 9 mehr oder minder deutlich gesonderte Quer-Streifen bildet (2 vor dem ersten, 2 hinter dem letzten Beinpaar; je einer über dem 1.—3. Beinpaar und je einer zwischen diesen). An jedem Bein ein doppelkralliger Haken und 2 isolirte, von denen der an der Spitze des Beines stehende sehr lang und dünn, der andere kürzer ist (Fig. 24). Die Zähne sind fast gerade, nur wenig gebogen, im Vergleich mit denen von *Macr. hufelandii* zart. Die Mundröhre ist in einem leichten Bogen der Ventralseite zugewendet. Der Schlundkopf ist klein, kugelig. Seine centralen Verdickungen, welche den Muskeln zum Ansatz dienen, sind ebenfalls klein und kugelförmig. Augenflecke fehlen; nur einmal fand ich bei einem chilenischen Individuum, das wohl eine besondere Varietät darstellt, sehr deutliche Pigmenthaufen. Die mittlere Länge schwankt zwischen 0,25—0,45 mm. — Eine weitere Tendenz zur Bildung von Varietäten spricht sich in dem verschiedenen Verhalten der Cuticula aus. Sie ist bald ganz glatt, bald mit kleinen Grübchen versehen, die in wechselnder Weite gruppiert sind. Bei einer anderen Varietät tragen die Hinterbeine an ihrer Aussenseite einen stark vorspringenden Höcker (Fig. 24). — Diese Art ist bei Marburg eines der häufigsten Bärthierchen.

2. *Macr. intermedius n. sp.* Eine Mittelform zwischen *Macr. hufelandii* und *oberhäuseri*. Sie gleicht dem ersteren in der Gestalt der zwei Doppelhaken jedes Fusses (2 Krallen, eine längere und eine kürzere, verwachsen in der Mitte zu einem Doppelhaken), dem letzteren in dem kleinen, runden Schlundkopf, in der Bildung des Gebisses und dem Mangel der Augen. In der kleinen Probe chilenischen Mooses, welche mir zur Verfügung stand, war diese Form weitaus am häufigsten. Ein Thier von 339,60  $\mu$  Länge fand ich auch bei Marburg, zusammen mit dem gewöhnlichen *Macrobotus*.

3. *Macr. hufelandii* C. SCH. (4, 13, 19), das gemeine Bärthierchen. Die gebogenen Zähne treten in die Mundröhre. Der Schlundkopf ist gross, kurz oval. Seine centralen Verdickungen kräftig, stabförmig. Unter der Cuticula kein bunt gefärbtes Pigment, höchstens zahllose kleine dunkle Granula oder schwarze, kohlenartige Körner. Zwei Doppelhaken an jedem Beine, dessen Krallen in der Mitte fest ver-

wachsen sind. Sehr häufig zeigt die eine Kralle noch einen zarten Nebenhaken, der parallel mit der Hauptkralle läuft. Zwei Augenflecke. Die Cuticula variirt ebenso wie bei *Macr. oberhäuseri*. Die Länge schwankt bei erwachsenen Thieren zwischen 0,35—0,70 mm. Die Eier werden einzeln oder zu zweien und dreien abgelegt. Die von mir beobachteten (Fig. 28) sehen etwas anders aus als die von GREEFF (19) abgebildeten. Sie haben grössere, aber nicht so zahlreiche Vorsprünge, und werden von einer inneren und einer äusseren Hülle umkleidet. Die letztere bildet allein jene hohlen conischen Höcker, an denen man ebenfalls 2 Membranen bemerkt, eine äussere zarte und eine innere etwas derbere, die leicht punktirt ist. Durchmesser der Eier ohne Höcker 73,58  $\mu$ , mit Höcker 96,22  $\mu$ . Fast überall gemein.

4. *Macr. tetradactylus* GREEFF (19). Zwei Augen. Kauapparat ähnlich wie bei *Macr. oberhäuseri*. An jedem Fuss 2 Haken, die jeder aus 2 gleich grossen, einzeln beweglichen, nur am Grunde zusammensitzenden Krallen bestehen. Grösse ca. 0,3 mm. Die Eier sind oval, glatt und werden zu mehreren in die abgeworfene Körperhaut gelegt.

5. *Macr. macronyx* DUJ. (7). Zwei Augen. An jedem Fuss 2 Doppelkrallen, deren verschieden grosse Haken für sich beweglich sind. Gebiss und Schlundkopf ähnlich wie bei *Macr. hufelandii*, aber die centralen Verdickungen sind dünne lange Stäbchen. Die glatten kugeligen Eier werden in grösserer Anzahl in die abgestreifte Cuticula gelegt. Grösse bis zu 1 mm. Einzige Süsswasserform.

6. *Macr. schultzei* GREEFF (19) unterscheidet sich von *Macr. hufelandii* nur durch den Mangel der Augen, da das zweite vom Entdecker angegebene Merkmal (6 conische Mundpapillen) in Wegfall kommt, denn diese finden sich auch bei dem gewöhnlichen Bärthierchen. Ob diese Form sich auf die Dauer wird aufrecht erhalten lassen, erscheint mir sehr zweifelhaft, da man öfters Individuen von *Macr. hufelandii* begegnet, die ein nur sehr schwach ausgebildetes Augenpigment haben. Sie ist daher wohl nur als eine Varietät dieser Art anzusehen, die ja auch sonst in der Skulptur der Cuticula, der Grösse der Schlundkopf-Verdickungen, dem Bau der Krallen etc. variirt.

7. *Macr. tuberculatus* n. sp. Die Rückenfläche und die Seiten des Thieres sind mit vielen kleinen Buckeln von runder warzenförmiger Gestalt bedeckt (Fig. 26). Dieselben bilden ca. 9 Querreihen. Jedes Bein mit 2 Doppelhaken, deren Krallen von sehr verschiedener Länge sind und stark divergiren, so dass sie nur am Grunde im rechten Winkel zusammenstossen. In der Reihe jeder Schlundkopf-Verdickungen nur 2 Stäbchen. 2 Augen. Im übrigen ähnelt es *Macr. oberhäuseri*. Bei einer Varietät dieser Art fehlen die Höcker des Rückens überhaupt

ganz oder sind nur sehr schwach angedeutet. Die Krallen behalten aber ihre charakteristische Gestalt. Fundort: Marburg, wenige Exemplare.

#### 4. Genus: *Doyeria*.

*Doyeria n. g.* Das Gebiss besteht aus 2 kleinen Stiften, welche in die Mundröhre treten, aber nicht durch einen queren Zahnträger mit dieser verbunden sind (Fig. 5). Die Mundröhre wird von einer dicken birnförmigen Zellenlage umgeben. Die Mundhöhle ist zu einem langen Rohr ausgezogen. Der ovale Schlundkopf mit langen dünnen Stäbchen. Die grossen Speicheldrüsen der *Macroboten* fehlen, dagegen finden sich vorn am Kopfe 2 schlauchförmige Epidermisanhänge. 2 Augenflecke. Die einzige Art: *Doyeria simplex n. sp.* von 424,50  $\mu$  Länge gleicht im Uebrigen ganz dem *Macr. hufelandii*, in dessen Gesellschaft sie nicht eben selten angetroffen wird. — Ich habe mir erlaubt, diese Form nach dem classischen Untersucher der Bärthierchen zu benennen, weil es mir scheint, als ob derselbe sie auch schon gesehen hat. Er erwähnt p. 323 seiner Monographie Thiere, deren Zähne zu kleinen Kalknadeln reducirt waren und die keinen S-förmigen Träger hatten. Die Mandibeln führten unregelmässige und zwecklose Bewegungen aus. DOYÈRE hält solche Individuen und andere, bei denen das Gebiss und der Schlundkopf gänzlich fehlen sollen, für Missbildungen. Dass derartige pathologische Erscheinungen vorkommen, will ich nicht bestreiten, obwohl ich denselben nur in sehr geringem Maasse (Thieren mit zerbrochenen Zähnen) begegnet bin. Dagegen treffe ich die hier beschriebene Art so häufig und stets wieder in so gleicher Ausbildung an, dass an einer generischen Verschiedenheit von *Macrobotus* nicht zu zweifeln ist.

#### 5. Genus: *Diphascon*.

*Diphascon n. g.* (Fig. 25). Diese Gattung hat grosse Aehnlichkeit mit *Macrobotus oberhäuseri*, aber der kleine, runde Schlundkopf sitzt in der Mitte des Oesophagus. Das Gebiss ist zart. Ob die körnige Masse *p*, welche dasselbe umgab, Speicheldrüsen oder eine andere Bildung vorstellte, war an den 4 Individuen, welche ich in chilenischem Moose fand, nicht zu entscheiden. Ebenso muss ich es unentschieden lassen, ob die grosse Dottermasse *o* wirklich, wie es schien, nur zu einem Ei gehörte. An jedem Bein 2 Doppelhaken, deren Krallen am Grunde verwachsen sind. Das in Fig. 25 abgebildete Individuum stand im Begriff, seine äussere Cuticula abzuwerfen. Eine



Species: *D. chilense* n. sp. Grösse der untersuchten Thiere ca. 164,14  $\mu$ .

### 6. Genus: *Milnesium*.

*Milnesium* DOY. Um den Mund stehen 6 kurze cylindrische Taster, etwas weiter nach hinten noch 2. Die Mundhöhle beginnt mit einem aus mehreren Stücken zusammengesetzten Ring zum Ansaugen. Die Zähne sind zart, haben einen queren Zahnträger und münden direct in die Mundhöhle. An die breite Mundröhre schliesst sich ein langgestreckter, hinten etwas verbreiteter querstreifiger Schlundkopf ohne Stäbchenreihen. 2 Augen, an denen häufig (ob immer?) eine hellere, nach aussen gerichtete Partie (Linse?) zu unterscheiden ist. Jedes Bein trägt 2 lange, dünne, terminale Krallen und dahinter 2 kurze Haken mit 2—3 Krallen.

#### 2 Species:

Von den Hinter-Haken jedes Fusses ist

der eine zwei-, der andere dreizackig *M. tardigradum* DOY. (13, 18).

Beide Hinter-Haken jedes Fusses sind

dreizackig . . . . . *M. alpigenum* EHR. (11, 12).

## IV. Capitel.

### Allgemeine Charakteristik der Tardigraden; ihre systematische Stellung.

Zum Schlusse möge hier für Diejenigen, welche sich schnell über die wichtigsten Thatsachen aus der Naturgeschichte der Bärthierchen orientiren wollen, eine kurze allgemeine Schilderung dieser Thiergruppe folgen, in die auch die Hauptergebnisse der vorliegenden Abhandlung aufgenommen werden sollen.

Die Tardigraden sind bilateral-symmetrische Thiere von cylindrischer oder länglich-ovaler Gestalt und durchschnittlich  $\frac{1}{3}$ —1 mm Grösse. Sie lassen eine äussere Segmentirung der Körperhaut in der Regel gar nicht oder undeutlich erkennen, nur die Gattung *Echiniscus* weist auf dem Rücken eine Anzahl erhärteter Schilder auf, welche den Anschein einer echten Segmentirung hervorrufen; dieselben dehnen sich jedoch nicht auf die Bauchseite aus und entsprechen auch durchaus nicht der durch die Anordnung der Muskeln und Nerven ausgesprochenen Ringelung. Das Vorderende des Körpers trägt an

seiner Spitze die Mundöffnung und verschmälert sich entweder rüssel-förmig (*Echiniscus*) oder setzt sich durch eine leichte Einschnürung als ein besonderer Kopf vom Rumpfe ab. Von der Ventralfläche entspringen 4 Paar ungegliederte Beine, welche kurze breite Ausstülpungen des Körpers sind und mit diesen sich nicht gelenkig verbinden. Nur das marine Genus *Lydella* weicht im Bau der Extremitäten erheblich von den übrigen Gattungen ab; sie sind hier lang und schmal und durch eine Einschnürung in 2 Glieder gesondert. Die beiden Hinterbeine der Tardigraden sitzen am aboralen Körperpole und einander und der Medianebene des Rumpfes stark genähert. Auch ist der Abstand des letzten Extremitätenpaares vom vorletzten fast noch einmal so gross wie zwischen den vorderen Paaren. Diese Lage macht auch ihre veränderte Funktion erklärlich: während die 3 ersten Beinpaare zum Gehen benutzt werden, dient das letzte Paar wie bei den Raupen als Nachschieber. — Die Haut der Bärthierchen besteht aus einer äusseren dicken Cuticula, welche glatt oder punktirt erscheint, und einer darunter liegenden dünnen Schicht 4-eckiger, sehr regelmässig angeordneter Zellen. Diese Epidermis verdickt sich an einzelnen Stellen des Körpers zu besonderen Polstern und Wülsten, und zwar findet man solche in der Umgebung des Mundes und der Afteröffnung und an der Spitze der Beine. Sie ist ausserdem die Trägerin des körnigen Pigments, welches den Bärthierchen meist nur in der Jugend gänzlich fehlt. Bei den Echiniscen ist dasselbe von ziegelrother Farbe und in so grossen Massen vorhanden, dass die Erkenntniss der inneren Organisation dadurch sehr erschwert wird. Bei andern Arten ist es bräunlich oder schwärzlich. An den Spitzen der Extremitäten erweitert sich die Cuticula zu einer zarten Membran von wechselnder Form, welcher die Krallen aufsitzen. Die Gestalt derselben ist an allen Füßen gleich. In der Regel trägt jedes Bein ein Paar Krallen, die selbst wieder mit je 2—3 Haken endigen. Bei einzelnen Species zerfällt die Kralle in diese Einzelhaken. Ganz abweichend läuft bei *Lydella* jedes Bein in einen Haken, bei *Echiniscoides* in 7—9 aus. Aeussere Anhänge der Cuticula in Gestalt von langen Fäden und Dornen finden sich bei fast allen Arten der Gattung *Echiniscus*, in geringer Ausbildung auch bei *Echiniscoides*. Die Cuticula der Bärthierchen wird von Zeit zu Zeit abgeworfen, nachdem vorher ein neue unter der alten von den Epidermiszellen ausgeschieden worden ist. Der Process der Häutung geht nur langsam von statten, so dass man häufig Individuen mit 2 Cuticular-Schichten antrifft. Einige Macrobioten haben die Gewohnheit, ihre Eier in die abgeworfene Körper-

haut zu legen. — Der von der Körperwandung umschlossene Hohlraum, die Leibeshöhle, wird von einer klaren, wahrscheinlich fast ausschliesslich aus Wasser bestehenden Flüssigkeit erfüllt und enthält ausser den grossen Blutkörpern den Tractus intestinalis, die Geschlechtsorgane, die MALPIGHI'schen Gefässe, die Muskeln und die Nerven. Besondere Circulations- und Respirationsorgane sind nicht vorhanden, und ebenso fehlt ein eigentliches Bindegewebe; einzelne zarte Fäden, die sich zwischen den Organen ausspannen oder diese an die Haut befestigen, können freilich so gedeutet werden, doch sind sie nicht sicher von den peripheren Nerven zu unterscheiden. — Die grossen runden Blutkörper fehlen nur bei *Echiniscus*. Sie zeigen nicht selten eine schwache amöboide Bewegung, sind nackt und haben einen Kern. In der Jugend sind sie weniger zahlreich vorhanden als im Alter, wo sie die Leibeshöhle oft dicht erfüllen. Ihre physiologische Bedeutung ist noch unklar, doch sprechen verschiedene Gründe dafür, dass sie zur Aufspeicherung von Assimilationsprodukten dienen. — Der Ernährungsapparat besteht aus Mundhöhle, Mundröhre, 2 Stosszähnen, Schlundkopf (= Saugmagen), Oesophagus, Magen und Enddarm. Der ganze Tractus zieht in gerader Linie vom vorderen Körperpole nach hinten, um kurz vor dem aboralen Leibesende auf der Bauchseite mit einer queren Afterspalte auszumünden. Die Mundöffnung liegt auf der Spitze einer kleinen Papille, welche beim Aussaugen der Nahrung fest angepresst wird. Um sie herum stehen bei *Milnesium* 6 kurze cylindrische Palpen, bei *Echiniscus* 4 Borsten und 2 Palpen. Der Mund führt in einen meist kleinen, von einem oder mehreren Chitiringen begrenzten Raum, die Mundhöhle, in welche bei *Milnesium*, *Echiniscus* und einigen *Macrobotus*-Arten die spitzen, zuweilen verkalkten Enden der Zähne hereinragen. An sie schliesst sich nach hinten die Mundröhre, ein gerader oder leicht gebogener Kanal mit derber Chitinwandung, welcher bei *Doyeria* und gewissen Macrobioten zur Aufnahme der Zähne bestimmt ist. Das Gebiss liegt nur bei *Doyeria* zum grössten Theile in einer Zellenmasse, bei den übrigen dagegen frei in der Leibeshöhle. Die Zähne stützen sich dann entweder auf einen quer gestellten, an der Mundröhre befestigten Zahnträger, oder sie legen sich mit ihrem Hinterende dem Schlundkopfe an. Ihre Beweglichkeit verdanken sie einigen Muskeln, von denen man bei *Macrobotus* einen langen Vorzieher und 2 kurze Retractoren jederseits beobachtet. Bei den meisten Gattungen finden sich 2 birn- oder schlauchförmige Speicheldrüsen, die bei *Macrobotus* besonders gross werden; sie dienen vielleicht auch als Giftdrüsen. — Der Schlund-

kopf wirkt durch seine quer oder radiär angeordnete Muskulatur als Saugpumpe, welche die flüssige Nahrung in den Magen befördert. Er wird in seiner ganzen Länge von einem Canale durchzogen, dessen Lumen während der Ruhe äusserst eng ist. Bei *Macrobiotus* finden sich im Pharynx 3 Längsreihen von kleinen Chitinstäbchen, welche den Muskeln zum Ansatz dienen. Jeder dieser Balken besteht aus 2 dicht neben einander liegenden Stücken; der Canal des Schlundkopfes zieht zwischen den Stäbchen der mittleren Reihe hindurch. Bei *Echiniscus* und *Doyeria* sind diese Gebilde zwar auch vorhanden, aber weniger deutlich ausgeprägt, bei *Milnesium* fehlen sie ganz. — Mundröhre und Schlundkopf folgen für gewöhnlich unmittelbar auf einander, ja bei *Macrobiotus* und *Echiniscus* dringt erstere sogar auf eine kleine Strecke in den letzteren ein. Nur die Gattung *Diphascoen* verhält sich in dieser Hinsicht abweichend, indem der Pharynx hier der Mitte des Oesophagus eingefügt ist. Schlund und Magen gehen ohne scharfe Grenze in einander über; charakteristisch für ersteren ist nur die derbe chitinige Cuticula, welche ihn von innen auskleidet, und welche im Magen durch eine viel zartere Membran ersetzt wird. Die Zellen des letzteren sind gross, polygonal, ohne innere Cilien-Auskleidung. Der Magen geht durch eine ringförmige Einschnürung in den kurzen Enddarm über, dessen Wandung stark verdickt ist und der durch Aufnahme des Geschlechtsapparates und der MALPIGHI'schen Gefässe zur Kloake wird. — Die Tardigraden sind getrennten Geschlechtes. Männchen und Weibchen gleichen sich in der Körpergestalt und in der äusseren Form der Sexualorgane vollständig. Man trifft überwiegend Weibchen an, da die Männchen viel seltener sind. Die Keimdrüse liegt in beiden Geschlechtern als ein länglich-ovaler Sack über dem Magen und mündet in den Anfangstheil des Rectums. Sie läuft am vorderen Ende in 2 symmetrische Zipfel aus, von denen je ein langes Ligament zum Rücken zieht. Im Ovar findet man bei jugendlichen Thieren eine grosse Anzahl kleiner, isolirter Zellen, von denen nur einige wenige — im Maximum 10 bis 12 — zu Eiern heranreifen, während die übrigen theils als Nahrung verwandt werden, theils sehr wahrscheinlich nach Ablage der ersten Eigeneration das Material zur Bildung einer zweiten liefern. Bei reifen Männchen ist der ganze Hoden dicht erfüllt von den kleinen Samen-Körperchen, die durch den Besitz eines langen und eines kurzen Fadens ausgezeichnet sind. Auch die Gestalt der Anhangsdrüse ist bei beiden Geschlechtern dieselbe; sie stellt einen kleinen rundlichen Sack dar, welcher dorsal von der Geschlechtsdrüse liegt und zugleich mit dieser in die Kloake ausmündet. Die Funktion

dieses Gebildes ist noch nicht sicher ermittelt. Ebenso ist bis jetzt die Begattung noch nicht beobachtet worden. Die Eier der Bärthierchen werden von einer zarten inneren und einer derben äusseren Schale bekleidet; die letztere trägt bei manchen Arten zahlreiche zierliche Vorsprünge. Sie werden bald einzeln, bald zu mehreren frei oder in die abgeworfene Cuticula gelegt. — In den Anfangstheil des Enddarms mündet der Secretionsapparat in Gestalt zweier lateraler MALPIGHI'scher Gefässe. Dieselben sind schlauchförmig und weisen in ganzer Länge ein enges Lumen auf, das von einer Zellenlage umgeben wird. — Die Muskulatur ist sehr reichlich entwickelt, dient aber fast ausschliesslich der Bewegung des Kopfes, des Rumpfes und der Beine. Die Muskeln liegen überwiegend direkt unter der Haut, nur wenige ziehen frei durch die Leibeshöhle. Man unterscheidet unter den Hautmuskeln 4 Längsbänder, welche unter dem Rücken entlang ziehen, 1 oder 2 Längsmuskeln auf jeder Körperseite, 2 ebensolche ventrale und ferner ein complicirtes System von Muskeln zur Bewegung der Beine, das theils ventral, theils lateral angeordnet ist. Alle Muskeln sind glatt und bestehen fast ganz aus contractiler Substanz, welcher nur hier und da von aussen kleine Mengen körnigen Protoplasmas anliegen. Bei Anwendung von Reagentien erkennt man in der contractilen Substanz zahlreiche zarte Fibrillen. — Das Nervensystem besteht aus einem grossen oberen und unteren Schlundganglion und einem Bauchmark mit weit aus einander liegenden Commissuren und 4 grossen Ganglien. Vom Gehirn ziehen einige Nerven nach vorn an die Haut des Kopfes, die von 2 breit-kegelförmigen Lappen ausgehen. Der hintere Rand des Gehirns trägt einen mittleren und jederseits 2 laterale Anhänge, von denen namentlich der äussere durch seine beträchtliche Länge auffällt. Er ist ausserdem der Träger des Augenpigmentes, wenn solches vorhanden ist. Das ganze Gehirn ist mit Ausnahme einer kleinen Stelle mit feinkörniger Substanz überall aus Ganglienzellen zusammengesetzt. Das untere Schlundganglion hat eine ganz ähnliche Gestalt wie das obere; beide gehen durch eine breite, aber dünne Schicht von Nervenzellen in einander über. Das erste Bauchganglion hängt mit dem infraösophagalen Ganglion des Kopfes durch die schräg nach aussen laufenden vorderen Enden der Bauchmarkcommissuren zusammen. Ausserdem sendet es jederseits einen Nerven zum Gehirn empor, der in den seitlichen Anhang desselben, an der Basis des Augenflecks einmündet. Die Bauchganglien enthalten eine äussere Lage grosser Zellen und eine H-förmige Fasersubstanz, welche sich in die Commissuren fortsetzt; diese selbst erscheinen

jedoch homogen. Die aus jedem Bauchganglion austretenden, einander entsprechenden Nerven haben so ziemlich denselben Verlauf und lassen dadurch eine segmentale Anordnung deutlich erkennen; sie sind dadurch ausgezeichnet, dass sie an ganz bestimmten Stellen zu grösseren oder kleineren Nebenganglien anschwellen. Sie versorgen fast ausschliesslich die Muskulatur des Körpers und zwar unter Bildung sternförmiger Endplatten, die sich entweder direkt an die contractile Substanz anlegen oder dem Protoplasma des Muskels eingebettet sind (DOYÈRE'scher Hügel). — Von Sinnesorganen kommen den Tardigraden ausser den Augen nur kurze cylindrische Taster zu, die bei den Echiniscen und Milnesien um die Mundöffnung herum angebracht sind. Bei den letzteren sitzen zwei solcher Gebilde auch noch etwas weiter nach hinten am Kopfe. Die Borsten, welche sich bei *Echiniscus* und *Lydella* in der Nähe der Mundöffnung befinden, dienen vielleicht denselben Zwecken. — Während sich die Segmentirung der Tardigraden äusserlich gar nicht oder nur in einer Weise ausspricht, die mit der inneren nicht übereinstimmt, tritt dieselbe in der Anordnung der Muskulatur und der Nerven sehr deutlich hervor, und zwar kann man danach ein Kopf-<sup>1)</sup> und vier Rumpfsegmente unterscheiden.

Die Bärthierchen leben zwischen Moosen und Flechten, im Sande der Dachrinnen, zwischen Pflanzen, die nur eine geringe Quantität Erde zu ihrem Fortkommen nöthig haben und an vielen anderen Localitäten mit ähnlichen Existenzbedingungen. Die einzigen Formen, welche dauernd im Wasser leben, sind *Macrobotus macronyx*, *Lydella dujardini* und *Echiniscoides sigismundi*; erstere Art findet sich im Süsswasser, die beiden letzteren sind marin. Die Tardigraden nähren sich vornehmlich von Moosen und andern niederen Pflanzen, indem sie dieselben mit ihren Zähnen anstechen und dann ihren Saft aufsaugen. Ausserdem scheinen sie ab und zu animalische Kost (namentlich Rotorien) nicht zu verschmähen. Da die meisten Bärthierchen sich auf dem Lande aufhalten, während sie doch andererseits ausgesprochene Wasserthiere sind, so können sie sich nur dann ihres Daseins freuen, wenn durch Regen oder andere Umstände eine Ueberfluthung ihres Wohngebietes eingetreten ist. Wenn das Wasser verdunstet, schrumpfen

---

1) DOYÈRE zählte zwei Kopfsegmente, vermuthlich weil er (mit Unrecht) annahm, dass im Kopfe zwei Paare von oberen Ganglien sich befänden. Obwohl es ja leicht möglich ist, dass im Kopfe mehrere Segmente verschmolzen sind, sehe ich in demselben nur ein einziges, weil eine solche Verschmelzung nicht mehr nachweisbar ist und ferner das obere und das untere Schlundganglion in gleicher Entfernung vom vorderen Körperpole liegen.

sie zu einem unscheinbaren Körnchen zusammen und können in diesem Zustande Jahre verbringen, ohne ihre Lebenskraft einzubüssen; doch scheint es, als ob die oben genannten ständigen Wasserbewohner die Fähigkeit des Wiederauflebens nach völliger Eintrocknung nicht besitzen. Merkwürdiger Weise tritt nach einer Austrocknung das active Leben auf Wasserzusatz nicht immer sofort ein, sondern es geht demselben eine scheinotdte asphyktische Periode voran, die je nach der Dauer des Trockenzustandes länger oder kürzer währt. Während derselben sind die Thiere ganz ausgestreckt und vollständig starr. Man kann diesen hypnotischen Zustand auch dadurch herbeiführen, dass man die Bärthierchen längere Zeit in ausgekochtem Wasser aufbewahrt. — Die Systematik der Tardigraden zählt bis jetzt 6 Gattungen mit 26 Species; ob die letzteren auch bei genauerem Studium sich alle als selbständige Formen erweisen werden, erscheint sehr zweifelhaft, da die Artverschiedenheit vieler sich nur auf geringfügige äussere Merkmale stützt.

Suchen wir zum Schlusse zu entscheiden, welche systematische Stellung den Tardigraden nach ihrem äusseren und inneren Bau zukommt. Dieselbe hat seit der ersten Entdeckung dieser Thierchen eine Streitfrage der Zoologen gebildet. O. FR. MÜLLER rechnete dieselben wegen ihrer vier Beinpaare zu den Milben, SCHULTZE, PERTY und EHRENBERG verwiesen sie in die Klasse der Krebse, DUJARDIN und DOYÈRE wollten sie mit den Rotatorien zu den „Systoliden“, einer Unterabtheilung der Würmer, vereinigen, und neuerdings hat L. V. GRAFF<sup>1)</sup> den Vorschlag gemacht, aus den Bärthierchen, den Myzostomiden und Linguatuliden die Ordnung der Stelehopoden oder Stummelfüssler zu bilden, welche zwischen Würmer und Arthropoden einzuschalten wäre. Daneben hat immer die alte Anschauung des grossen dänischen Zoologen zahlreiche Anhänger gefunden, und so sehen wir dann auch in fast allen Lehrbüchern die Tardigraden den Spinnenthieren beigeordnet, entweder als Unterabtheilung der Acarinen oder als besondere Gruppe der Pseudarachnae mit den Pycnogoniden von den echten Spinnen (Autarachnae) (HAECKEL, GEGENBAUR) gesondert.

Meiner Ueberzeugung nach haben die Tardigraden bis jetzt in keinem System diejenige Stellung gefunden, welche ihnen zukommt: Die Bärthierchen sind die niedrigsten von allen bis jetzt bekannten luftathmenden Arthropoden und sind

---

1) GRAFF, Das Genus Myzostoma. Leipzig, W. Engelmann, 1877.



an die Spitze der Tracheaten, noch vor den Onychophoren, zu setzen. Damit soll weder gesagt sein, dass sich in ihnen die Organisation der Urform der Tracheaten rein erhalten hat, noch dass sich *Peripatus* direkt von ihnen ableitet. Im Gegentheil, die Tardigraden bilden einen Seitenzweig des grossen Tracheatenstammes, welcher aber der Wurzel des letzteren näher liegt als irgend ein anderer Ast jenes Stammbaumes. Sie sind diejenige Thiergruppe, welche den Uebergang von den Gliederwürmern zu den luftathmenden Arthropoden am reinsten zum Ausdruck bringt und am deutlichsten erkennen lässt.

Die Arthropodennatur der Bärthierchen spricht sich aus:

1) in dem Besitz von 4 Paar mit Krallen versehenen Extremitäten, die zwar morphologisch keine echten Gliederfüsse sind, indem sie nicht gelenkig vom Körper sich absetzen, sondern einfache Ausstülpungen desselben bilden. Physiologisch entsprechen sie jenen aber schon vollständig, da sie senkrecht zur Ventralfläche stehen;

2) in dem Vorhandensein von 2 MALPIGHI'schen Gefässen, welche, wie bei allen Arthropoden, in den Anfangstheil des Rectums einmünden;

3) in dem Mangel jeglicher Flimmerung.

Dagegen weichen sie von dem Typus der Arthropoden darin ab, dass

1) die Segmentirung, welche in der inneren Organisation scharf ausgeprägt ist, äusserlich entweder gar nicht sichtbar ist oder nur in einer Weise angedeutet wird, die mit der inneren nicht übereinstimmt. Gewiss giebt es andere Arthropoden, z. B. die Milben, Phalangiden, für welche dieser Satz ebenfalls mehr oder weniger gilt, aber dann ist dieser Mangel einer äusseren Segmentirung als ein secundärer, durch Verschmelzen der ursprünglich getrennten Metameren entstandener anzusehen, der auch mit einer Reduction der inneren Gliederung verbunden ist;

2) am Kopfe keine paarigen Sinnes- oder Mundwerkzeuge vorhanden sind, welche als umgebildete Extremitäten gedeutet werden könnten. In der Bildung des Gebisses nähern sich die Tardigraden entschieden den Anneliden, unterscheiden sich aber erheblich von allen Arthropoden. Wir finden bei ihnen nichts, was sich mit den Antennen, der Oberlippe, den Mandibeln oder Maxillen der Gliederfüssler vergleichen liesse. Die zwei Zähne der Tardigraden umstehen nicht von aussen die Mundöffnung, wie die Mundwerkzeuge der Arthropoden dies der Art ihrer Entwicklung zufolge thun müssen, sondern sie liegen weit hinter derselben, im einfachsten Falle (*Doyeria*) in der Schlundwandung, und

sind daher, wie die Zähne der Chätopoden, als umgebildete Theile der letzteren anzusehen. Es lässt sich ja nicht leugnen, dass die Cheliceren einiger Milben, z. B. der Phytopten, eine gewisse Aehnlichkeit mit den Mundspiessen der Arctiscen haben; aber diese beruht auf Analogie, nicht auf Homologie, wie daraus hervorgeht, dass sich bei allen typischen Milben, deren Mundwerkzeuge nicht durch Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse umgeändert sind, sich stets eine Oberlippe, ein Kieferfühler- und ein Kiefertasterpaar vorfindet.

Ueberhaupt ist der Unterschied in der Organisation zwischen Milben und Tardigraden ein so erheblicher, dass man kaum begreift, wie beide Thiergruppen immer wieder im System haben neben einander gestellt werden können. Bei jenen finden wir: mehrere (mindestens zwei) Paare von Mundwerkzeugen, vier Paar echte Gliederfüsse, die so auf den Körper vertheilt sind, dass die Existenz eines hinter ihnen gelegenen Abdomens trotz der weitgehenden Verschmelzung der Segmente gar nicht in Frage gezogen werden kann, einen mit zwei oder mehreren Blindsäcken versehenen Magen, ein Nervensystem, dessen ventral vom Schlundrohr gelegene Partie zu einer, äusserlich nicht segmentalen Masse concentrirt ist, Geschlechtswerkzeuge mit paarigen Ausführgängen, quergestreifte Muskulatur und bei der Mehrzahl Tracheen; bei den Tardigraden hingegen treffen wir an: keine äusseren Gebiss-theile, vier Paar Stummelfüsse, von denen das letzte hinter der Afteröffnung gelegen ist, wodurch der Mangel eines dem Hinterleib der Arthropoden homologen Körperabschnittes bewiesen wird, scharf ausgeprägte innere Segmentirung, einen geraden Darm ohne Anhänge, ein Nervensystem mit fünf ventralen, weit aus einander liegenden Ganglien, einfache Sexualorgane ohne paarige Ausführgänge, glatte Muskulatur, vollständigen Mangel von Tracheen. Die Uebereinstimmung zwischen Milben und Tardigraden beschränkt sich demnach auf die gleiche Zahl der Beinpaare (nicht Extremitäten!) und MALPIGHI'schen Gefässe, Aehnlichkeiten, die gegenüber den vielen divergirenden Verhältnissen gar nicht in Betracht kommen können.

Wie zwischen Acarinen und Bärthierchen, so scheint mir auch die Uebereinstimmung zwischen diesen und den Myzostomiden eine rein äusserliche zu sein, die sich auf den Mangel einer äusseren Gliederung und den Besitz von Fusstummeln beschränkt, und der eine hohe Verschiedenheit in allen übrigen Organisationsverhältnissen gegenüber steht. Die Myzostomiden stimmen trotz der fehlenden oder vielleicht zu den „suckers“ umgebildeten Segmentalorgane in so vielen anderen Punkten mit den Chätopoden überein, dass sie als aberrante

Gruppe der letzteren anzusehen sind, deren ventrale Parapodien durch ihre Verwendung als Klammerorgane besonders stark sich entwickelt haben. Dadurch ist eine geringe Aehnlichkeit mit den Stummelbeinen der Bärthierchen entstanden. Zwischen beiden besteht jedoch der Unterschied, dass 1) letztere echte Arthropodenklauen haben, erstere dagegen die gewöhnlichen, tief in die Haut eingesenkten Borsten der Anneliden besitzen und 2) bei diesen vier, bei jenen fünf Paar Beine vorhanden sind. Weitere durchgreifende Differenzen ergeben sich bei einem Vergleich fast aller übrigen Organe. Die für die Myzostomiden charakteristischen morphologischen Verhältnisse: das stark concentrirte Bauchmark, der lange Schlundring und der Nervenring des Rüssels, der vorstülpbare Pharynx, der verästelte Darm, die Cilienauskleidung des Magens, die zwitterigen Geschlechtsorgane mit drei in das Rectum einmündenden Ovidukten und zwei lateralen getrennten männlichen Sexualöffnungen, der Mangel einer eigentlichen Leibeshöhle, die nur noch in kleinen von den Ovarien erfüllten Hohlräumen sich erhalten hat, im übrigen aber durch maschiges Bindegewebe verdrängt ist, die fingerförmigen Fortsätze der Haut, — diese und noch manche andere anatomischen Charaktere fehlen den Tardigraden vollständig und machen die Annahme einer phylogenetischen Verwandtschaft beider Thierklassen unmöglich. Sie dürfen daher auch nicht im System zu einer engeren Abtheilung vereinigt werden.

Ebenso weichen die Tardigraden von den Linguatuliden in ihrer ganzen Anatomie so erheblich ab, dass man sie höchstens deshalb zusammenstellen könnte, weil sich für beide Thiergruppen keine nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu einer anderen Classe nachweisen lassen.

Es giebt meiner Ansicht nach keine Abtheilung der Würmer oder Arthropoden, an die sich die Tardigraden direkt anschliessen lassen. Sie bilden eine isolirt dastehende kleine Gruppe, die sich schon ausserordentlich früh vom Stammbaum der Tracheaten abgespalten hat und daher der Urform der landbewohnenden Gliederfüssler näher steht als irgend eine andere Abtheilung. — Welche phylogenetische Stellung die Bärthierchen zu den Onychophoren einnehmen, ist schwer anzugeben. Obwohl diese durch den Besitz von Segmentalorganen sich in einer Hinsicht mehr an die Ringelwürmer anschliessen als die Macrobieten, sind sie doch im Allgemeinen weit höher organisirt als diese: ihre Füsse bestehen aus einzelnen Gliedern, sie besitzen am Kopfe zwei Antennen und zwei Paar Mundwerkzeuge, die sich in ihrer ersten Anlage wie die Beine verhalten, sie haben Circulations-

organe, einen sehr complicirten Geschlechtsapparat und zahlreiche zerstreut stehende Tracheenbüschel. Die Onychophoren lassen sich daher nicht direkt von den Tardigraden ableiten, der Abstand zwischen beiden ist zu gross, wohl aber dürfen beide als gesonderte Gruppen einer höheren Abtheilung, der Protracheaten, angesehen werden, welche den Uebergang von den Ringelwürmern zu den luftathmenden Gliederfüsslern vermitteln. In dieser Abtheilung haben die Bärthierchen die erste, die höher organisirten Onychophoren die zweite Stelle einzunehmen.

M a r b u r g , 17. Februar 1888.

---

## Erklärung der Tafeln.

---

Es bezeichnet in allen Figuren:

<p><i>cu</i> Cuticula  <i>v</i> Vestibulum oris  <i>tu</i> Mundröhre  <i>ph</i> Pharynx, Schlundkopf  <i>cl</i> Cloake  <i>gl</i> Drüse  <i>ce</i> Gehirn  <i>Ga</i> unteres Schlundganglion  <i>ga</i><sup>1</sup>, <i>ga</i><sup>2</sup> etc. die Bauchganglien  <i>ne</i> Bauchstrang  <i>pa</i> Mundpapille  <i>ep</i> Epidermis  <i>d</i> Zahn  <i>tr</i> Zahnträger  <i>oe</i> Oesophagus, Schlund  <i>ov</i> Ovar  <i>te</i> Hoden</p>	<p><i>an</i> Schlundring  <i>γα</i> Nebenganglion  <i>n</i> Nerv  <i>sal</i> Speicheldrüsen  <i>a. ep</i> Verdickung der Epidermis am After  <i>k</i> Verdickung der Epidermis am Munde  <i>ma</i> Verdickung der Epidermis im Fusse  <i>st</i> Magen  <i>o</i> Ei  <i>sa</i> Blutkörper  <i>oc</i> Augenfleck  <i>ap</i> Augenanhang des Gehirns  <i>n. pl</i> Nervenendplatte  <i>a</i> Afteröffnung.</p>
---	---

Die Abbildungen ohne Angabe der Vergrößerung sind in beliebiger Grösse entworfen worden.

### Tafel XX.

- Fig. 1. Stück aus der Rückenhaut von *Macr. hufelandii*, zwischen dem 2. und 3. Beinpaar. Rechts und links die Haut im optischen Schnitte bei tieferer Einstellung.
- Fig. 2. Schlundkopf von *Macr. hufelandii*. Ventralansicht.
- Fig. 3. Schlundkopf und Kopf von *Macr. oberhäuseri*. Seitenansicht 550/1.
- Fig. 4. Kopf von *Macr. hufelandii*. Dorsal-Seite. 550/1.
- Fig. 5. „ „ *Doyeria simplex*. Ventral-Seite. 305/1.
- Fig. 6. „ „ *Echiniscus granulatus*. Ventral-Seite. 460/1.

- Fig. 7. Rücken-Ansicht des Magens von *Macr. hufelandii*.  
 Fig. 8. Magen-zellen von *Macr. hufelandii*.  
 Fig. 9, 10. Eigenartige parasitäre Gebilde derselben.  
 Fig. 11. Hoden von *Macr. hufelandii*.  
 Fig. 12. Weibliche Geschlechtsorgane von *Macr. oberhäuseri*. 550/1.  
 Fig. 13. Männliche „ „ *Macr. hufelandii*. 550/1.

## Tafel XXI.

- Fig. 14. Oberes und unteres Schlundganglion von *Macr. hufelandii*. 550/1.  
 Seiten-Ansicht.  
 Fig. 15. Das Gehirn von *Macr. hufelandii* von oben gesehen. 690/1.  
 Fig. 16. Unteres Schlund- und erstes Bauchmark-Ganglion von *Macr. hufelandii*. Ventral-Ansicht. 460/1.  
 Fig. 17. Innervirung der dorsalen Längsmuskeln von *Macr. hufelandii*.  
 Fig. 18. Die peripheren Nerven des letzten Segmentes von *Macr. hufelandii*. Schiefe Ventral-Ansicht. 460/1.  
 Fig. 19. Die peripheren Nerven des 2. und 3. Bauchganglions von *Macr. hufelandii*. Ventral-Ansicht. 550/1.  
 Fig. 20. Muskeln und Nerven der Körperseiten von *Macr. hufelandii*. 235/1.

## Tafel XXII.

- Fig. 21. Muskeln und Nerven des Rückens von *Macr. hufelandii*. 150/1.  
 Das Gehirn ist nach einem Individuum von *Doyeria simplex* eingetragen worden.  
 Fig. 22. Muskeln und Ganglien der Bauchseite von *Macr. hufelandii*. 150/1.  
 Fig. 23. Körper aus der Leibeshöhle eines *Macr. hufelandii*.  
 Fig. 24. Hinterende einer Varietät von *Macr. oberhäuseri*. Rücken-Ansicht. 305/1.  
 Fig. 25. *Diphascon chilense n. sp.* 150/1.  
 Fig. 26. *Macrobiotus tuberculatus n. sp. c.* 100/1.  
 Fig. 27. 29. Die Cuticula eines *Macrobiotus* während der Häutung.  
 Fig. 28. Ei von *Macr. hufelandii*.

# Ueber das Jacobson'sche Organ des Menschen und der Säugethiere.

Von

Dr. P. Herzfeld in Rostock.

Hierzu Tafel XXIII u. XXIV.

---

## Einleitung.

Das ausgebildete JACOBSON'sche Organ der Säugethiere besteht in der Hauptsache aus einem in der Nasenhöhle gelegenen ziemlich langen und engen Schleimhautgange, dem JACOBSON'schen Gange, dessen Epithel zum Theil in hohem Grade dem der Regio olfactoria ähnlich ist und wie dieses Endigungen von Olfactoriusfasern enthält.

Als weitere Bestandtheile des Organs sind anzuführen: zahlreiche kleine, traubige Drüsen, welche in der nächsten Umgebung des JACOBSON'schen Ganges aufgehäuft sind, und deren Ausführungsgänge in ihn münden, ferner das Bindegewebe, welches den Gang und seine Drüsen einhüllt mitsammt den darin verlaufenden Gefäßen und Nerven des Organs, und endlich in den meisten Fällen eine knorpelige, bei einzelnen Thieren knöcherne Kapsel, welche alle die vorher genannten Theile umschliesst.

Zur Orientirung über die wichtigsten anatomischen Verhältnisse, mit denen wir es im Folgenden zu thun haben werden, gebe ich zunächst eine allgemein gehaltene Schilderung des JACOBSON'schen Ganges der Säuger, erläutert durch Abbildungen vom Schaf, bei dem er sehr vollständig ausgebildet ist und am meisten untersucht wurde, sowie eine kurze Beschreibung des sogenannten JACOBSON'schen Ganges des Menschen.



Der JACOBSON'sche Gang der Säuger (Taf. XXIII, Fig. 2 *Jg*) erstreckt sich beiderseits in sagittaler Richtung dicht neben der Scheidewand am Boden der Nasenhöhle entlang; sein hinteres Ende ist blindgeschlossen; vorn mündet er gewöhnlich in den Nasengaumengang (Taf. XXIII, Fig. 1 u. 2 *ng*).

Der Nasengaumengang durchsetzt bekanntlich beiderseits den vorderen Theil des harten Gaumens in schräg von lateral und hinten nach vorn und medial absteigender Richtung; er verbindet die Nasenhöhle mit der Mundhöhle, indem seine Schleimhaut oben ununterbrochen in die der Nasenhöhle, unten ebenso in die der Mundhöhle übergeht.

Zur Orientirung erlaube ich mir hier auf die Figuren 1 u. 2 der Taf. XXIII hinzuweisen. Sie stellen Präparate vom Schaf dar, welche in der gleich zu beschreibenden Weise angefertigt wurden: Um sich vom Zusammenhang des JACOBSON'schen Ganges mit dem Nasengaumengang zu überzeugen, entfernt man die Seitenwand der Nasenhöhle durch einen sagittalen Sägeschnitt, den man etwas seitlich von der Nasenscheidewand durch das Dach und den Boden der Nasenhöhle führt, und beseitigt — mit Meissel, Scheere u. s. w. — die laterale Wand des Nasengaumenganges, soweit sie nicht schon durch den Sägeschnitt abgetrennt ist; dann sieht man an der medialen Wand des Nasengaumenganges (Taf. XXIII, Fig. 1 *ng*) etwa in seiner halben Höhe und dicht am Uebergang der medialen Wand in die vordere eine feine, schlitzförmige Oeffnung (in der Abbildung sondirt); dieselbe liegt mit dem längsten Durchmesser in der Richtung des Nasengaumenganges und ist gerade weit genug, um einer mittelstarken Sonde Einlass zu gewähren. Diese Oeffnung ist die Mündung des JACOBSON'schen Ganges.

An dem Fig. 2, Taf. XXIII, abgebildeten Präparat ist der JACOBSON'sche Gang von der Mündung aus der Länge nach seitlich aufgeschlitzt, um seinen Verlauf und das blinde hintere Ende zur Anschauung zu bringen.

---

An die Schleimhaut des JACOBSON'schen Ganges verzweigen sich mehrere starke Olfactoriusäste (Taf. XXIII, Fig. 3 *o*), welche nach ihrem Durchtritt durch die Lamina cribrosa des Siebbeins über die ganze Höhe der Nasenscheidewand weg schräg nach vorn und unten zum JACOBSON'schen Gange hinziehen; ihren Verlauf erkennt man schon bei Betrachtung der unverletzten Nasenscheidewand an schwachen Längswülsten, zu denen sie die über ihnen liegende Schleimhaut hervorwölben.

Am besten übersieht man die Nerven des JACOBSON'schen Ganges, wenn man von einem Medianschnitt des Kopfes aus den Knochen und Knorpel der Nasenscheidewand mitsammt der Knochen- und Knorpelhaut vorsichtig entfernt, ohne die übrigen Weichtheile zu verletzen; man hat dann die innere Fläche der Schleimhaut der Nasenscheidewand vor sich (Taf. XXIII, Fig. 3 ss), und von dem durch sie gebildeten Hintergrunde heben sich die Nerven sehr deutlich ab.

Die zum JACOBSON'schen Gang gehörigen Olfactoriusäste (*o*) lassen nach ihrem graulich-durchscheinenden Aussehen vermuthen, dass sie aus marklosen Fasern bestehen; ausser ihnen sieht man hellweisse, undurchsichtige Trigeminezweige sich vom hinteren Rand der Scheidewand nach vorn theils zum JACOBSON'schen Gang (*tJ*), theils zur Schleimhaut der Nasenscheidewand (*ts*) begeben; die letzteren Zweige kreuzen sich mit den zum JACOBSON'schen Gange verlaufenden Olfactoriusästen, ohne Anastomosen mit ihnen einzugehen.

---

Da das JACOBSON'sche Organ ein Sinnesepithel besitzt, an oder in welchem Fasern des *N. olfactorius* endigen, so dient es vermuthlich zur Wahrnehmung irgend einer besonderen Art von Gerüchen. Welcher Art diese sind, darüber ist man bis jetzt noch nicht ins Klare gekommen. Der hauptsächlichste Grund dieser Unkenntniss ist wohl, dass dem Menschen mit dem Fehlen eines ausgebildeten und functionsfähigen JACOBSON'schen Organes natürlich auch die durch dasselbe vermittelten Empfindungen abgehen.

Sehr verbreitet ist die Ansicht, dass das Organ dazu diene, giftige Nahrungsmittel von ungiftigen zu unterscheiden, und zwar wird theils angenommen, dass die Stoffe, deren Beschaffenheit durch das JACOBSON'sche Organ geprüft wird, von der in den Mund eingeführten Nahrung herkommen, und von der Mundhöhle aus durch den Nasengaumengang in den JACOBSON'schen Gang gelangen, theils dass sie, vom Strome der Athemluft mitgerissen, durch die Nasenhöhle in den JACOBSON'schen Gang eingeführt werden.

In jedem dieser beiden Fälle bleibt es dunkel, welche mechanische Ursache die zu prüfenden Stoffe durch die so versteckt liegende und enge Mündung des JACOBSON'schen Ganges in diesen hinein gelangen lässt, zumal diese Mündung wahrscheinlich meist durch den von den Drüsen des Organs abgesonderten Schleim verstopft ist.

Vermuthlich durch diese Schwierigkeit, das Eindringen Empfindung erregender Stoffe in den JACOBSON'schen Gang von aussen her zu

erklären, ist KÖLLIKER zu der Ansicht gedrängt worden, das JACOBSON'sche Organ diene dazu, dem Individuum Wahrnehmungen zu ermöglichen, welche durch die Beschaffenheit der Säfte des eigenen Körpers hervorgerufen würden.

---

Es lässt sich nun denken, dass eine vergleichend-anatomische Betrachtung des JACOBSON'schen Organs irgend welche Aufschlüsse über seine Wirkungsweise liefern kann; ferner hat eine solche Betrachtung auch für die Anatomie des Menschen ein Interesse.

Beim Menschen nämlich findet sich am Boden der Nasenhöhle kein JACOBSON'scher Gang; dagegen liegt höher oben an der Nasenscheidewand ein kurzer, sagittal verlaufender Schleimhautgang, der hinten blind endet, vorn sich in die Nasenhöhle öffnet. Da dieser Gang von RUYSCH<sup>1)</sup> zuerst beschrieben ist, nenne ich ihn RUYSCH'schen Gang (auf Vorschlag des Herrn Prof. STIEDA).

Der RUYSCH'sche Gang liegt am vorderen Abschnitt der Nasenscheidewand unmittelbar oberhalb eines Längswulstes, welcher sich daselbst am unteren Rande des Septums hinzieht; er ist meist 3—5 mm lang und gerade weit genug, um die Einführung einer Borste zu gestatten; er erstreckt sich von der Mündung an zunächst gerade nach hinten und wendet sich dann gegen das hintere blinde Ende hin etwas in einem nach oben concaven Bogen aufwärts (Taf. XXIII, Fig. 4 u. 15).

Die Schleimhaut des RUYSCH'schen Ganges gleicht derjenigen der Regio respiratoria der Nasenhöhle; eine Innervation durch Olfactoriusendigungen ist nicht nachgewiesen; ich habe den Gang ebenso wie KÖLLIKER<sup>2)</sup> bei Kindern regelmässig, bei Erwachsenen in den meisten Fällen gefunden; ich nehme an, dass der Gang, wo er fehlte, durch abgelaufene Entzündungen verödet war, da in diesen Fällen noch andere Spuren solcher Entzündungen an der Nasenschleimhaut zu erkennen waren.

Der RUYSCH'sche Gang wird von verschiedenen Forschern (MECKEL<sup>3)</sup>,

---

1) RUYSCH, Thesaurus anat. tertius, Amstelod. 1744, 4<sup>o</sup>, p. 26, N. LXI 5, cf. Tab. IV, Fig. 5, und Thesaur. anat. II, asser. VI, N. VII, Not. p. 34.

2) KÖLLIKER, Festschrift für RINECKER, Leipzig 1877. Daselbst findet man die ältere Literatur des JACOBSON'schen Ganges, soweit ich sehen kann, vollständig citirt.

3) MECKEL, Der menschl. Anatomie Bd. 4, 1820, p. 141, vergl. dazu KÖLLIKER l. c.

DURSY<sup>1)</sup>, KÖLLIKER<sup>2)</sup> als der JACOBSON'sche Gang des Menschen und als Ueberbleibsel eines JACOBSON'schen Organs angesehen.

Anderer Ansicht ist GEGENBAUR<sup>3)</sup>, welcher glaubt, dass ein JACOBSON'scher Gang beim Menschen noch nicht gefunden ist. Den RUYSCH'schen Gang hält er für ein Ueberbleibsel einer Drüse, weil er an der Nasenscheidewand eines Prosimiers (*Stenops*) eine sehr ausgebildete Drüse gefunden hat, deren Ausführungsgang etwa in derselben Gegend wie der RUYSCH'sche Gang in die Nasenhöhle mündet.

Die eben dargelegte Meinungsverschiedenheit unter den Forschern war für mich Veranlassung, nach Möglichkeit Thiere der ersten Ordnungen zu untersuchen, in der Hoffnung, durch Auffinden irgend welcher Uebergangsstadien die Bedeutung des RUYSCH'schen Ganges klar zu stellen.

---

### Specielle Untersuchungen.

Die Punkte, auf welche ich bei meinen Untersuchungen das Hauptaugenmerk gerichtet habe, sind folgende:

1) Das Vorhandensein oder Fehlen des JACOBSON'schen Ganges und des Nasengaumenganges, sowie das Verhältniss, in dem beide zu einander stehen.

2) Der specielle Bau des JACOBSON'schen Organs, und zwar:

- a) Die Verhältnisse der Knochen in der Umgebung.
- b) Die Knorpel.
- c) Die Weichtheile (Epithel, Drüsen etc.).

#### 1. Jacobson'scher Gang und Nasengaumengang.

Nach den sub 1 aufgestellten Gesichtspunkten lassen sich die von mir untersuchten Thiere in folgende Gruppen ordnen (vergl. Taf. XXIII, Fig. 10—15).

I. Der JACOBSON'sche Gang mündet in einen durchgängigen Nasengaumengang bei

---

1) DURSY, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869, p. 132.

2) l. c.

3) GEGENBAUR, Ueber das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen, in: Morph. Jahrbuch, Bd. 11, 1886, p. 486.

den Wiederkäuern: Schaf, Reh, Rind;  
 einem Vielhufer: dem Schwein \*;  
 den Fleischfressern: Hund, Katze;  
 einem Insectivoren: dem Maulwurf \*;  
 einem Halbaffen: *Lemur macaco* \*;  
 einem Affen der neuen Welt: *Hapale penicillata* \*;

II. Ein durchgängiger Nasengaumengang ist nicht vorhanden; als Ueberrest davon findet sich eine Einsenkung des Nasenhöhlenbodens; in diese Einsenkung mündet an ihrer tiefsten Stelle der JACOBSON'sche Gang. So verhält es sich bei den beiden untersuchten Einhufern, dem Pferd und Esel.

III. Es ist ein Nasengaumengang und ein JACOBSON'scher Gang vorhanden. Der JACOBSON'sche Gang mündet weit vor der Nasenöffnung des Nasengaumenganges am Boden der Nasenhöhle. Zu dieser Gruppe gehören die untersuchten Nager:

Kaninchen, Hase, Ratte \*.

IV. Die Nasenhöhle ist mit der Mundhöhle durch einen offenen Nasengaumengang verbunden; der JACOBSON'sche Gang fehlt. Ein solcher Befund bot sich mir dar bei:  
 einer einheimischen Fledermaus \* (die Species wurde nicht festgestellt),  
 dem Flughund (*Pteropus edwardsi* \*<sup>1</sup>)  
 und 2 Affen der alten Welt: *Cercopithecus fuliginosus* \* und  
*Inuus radiatus* \*.

V. Beim Seehund, *Phoca vitulina*, giebt es keinen JACOBSON'schen Gang und keinen Nasengaumengang; an Stelle des letzteren findet sich eine Einsenkung des Nasenhöhlenbodens, welche sich etwa durch die Hälfte der Dicke des harten Gaumens nach abwärts erstreckt.

Eine besondere Gruppe bildet der Mensch \*. Ihm fehlt der Nasengaumengang; auch ist, wie erwähnt, am Boden der Nasenhöhle kein JACOBSON'scher Gang vorhanden; höher oben an der Nasenscheidewand liegt der oben beschriebene RUYSCHE'sche Gang.

1) Von diesem Thier steht mir nur eine etwas lückenhafte Schnittserie zur Verfügung, doch geht seine Zugehörigkeit zu dieser IV. Gruppe aus den vorhandenen Schnitten mit genügender Sicherheit hervor.

Bei keinem der untersuchten Thiere habe ich etwas sicher dem RUYSCH'schen Gange des Menschen Entsprechendes oder ein Uebergangsstadium zwischen diesem Gange und dem JACOBSON'schen Gange der Säuger gefunden. Sagittal verlaufende Schleimhautgänge am vorderen Theil der Nasenscheidewand sind allerdings bei mehreren, so *Inuus radiatus*, *Cercopithecus fuliginosus*, *Hapale penicillata*, *Pteropus edwardsi*, vorhanden; es sind dies die Ausführungsgänge an der Nasenscheidewand gelegener Drüsen; sie finden sich zu mehreren über und hinter einander und liegen verhältnissmässig viel höher als der RUYSCH'sche Gang beim Menschen, so dass es durchaus fraglich erscheinen muss, ob sie demselben entsprechen.

Die eben dargelegten Befunde habe ich theils mittelst macroscopischer Präparation, so wie oben für's Schaf angegeben wurde, theils aus Serien von Frontalschnitten gewonnen. Die auf letztere Art untersuchten Thiere sind in obiger Aufzählung mit einem \* bezeichnet.

---

Wie man sieht, fehlt bei den Thieren der II. und III. Gruppe die Verbindung des JACOBSON'schen Ganges mit der Mundhöhle durch den Nasengaumengang. Gerade bei diesen Thieren sind die Olfactorius-äste und das Sinnesepithel des JACOBSON'schen Organs besonders stark ausgebildet, also das Organ jedenfalls functionirend; daher muss die Annahme fallen, das JACOBSON'sche Organ diene dazu, vermöge der erwähnten Verbindung, die in den Mund eingeführten Speisen zu „beriechen“.

Der JACOBSON'sche Gang fehlt bei den untersuchten Affen der alten Welt, dem Flughund, der Fledermaus und dem Seehund; er findet sich bei dem Affen der neuen Welt, dem Halbaffen und in der ganzen Reihe der übrigen untersuchten Thiere. Es fehlt also der JACOBSON'sche Gang keineswegs nur solchen Thieren, welche dem Menschen besonders nahe stehen, sondern auch solchen, deren Organisation von der des Menschen weit verschieden ist; es ist demnach auch aus der übrigen Organisation kein Schluss zu ziehen betreffend die Bedeutung des Organs.

Es könnte vielleicht das Fehlen des JACOBSON'schen Ganges beim Seehund mit dem Aufenthalt dieses Thieres im Wasser und der dadurch bedingten Lebensweise, speciell der Art der Ernährung in irgend welchem, bis jetzt allerdings völlig dunklen Zusammenhang stehen; es würde damit auch ganz gut übereinstimmen, dass bei den Fischen keine Andeutung eines JACOBSON'schen Organs zu finden ist,

während die Reptilien ein sehr ausgebildetes derartiges Organ besitzen<sup>1)</sup>. Weiterer Vermuthungen auf diesem Gebiete möchte ich mich enthalten, da dieselben ganz in der Luft stehen würden; speciell dafür, dass die Fledermaus und der Flughund in dem Fehlen des JACOBSON'schen Ganges eine Aehnlichkeit mit den Affen der alten Welt besitzen, die dem Affen der neuen Welt und dem Halbaffen abgeht, habe ich nicht die geringste Erklärung.

---

Meine Angaben über den JACOBSON'schen Gang und den Nasengaumengang stellen im Wesentlichen eine Bestätigung, in einzelnen Punkten eine Vervollständigung des bisher darüber Veröffentlichten dar. Die umfassendsten Untersuchungen über die beiden genannten Gänge sowie überhaupt über das JACOBSON'sche Organ der Säuger hat wohl GRATIOLET gemacht<sup>2)</sup>. Er ist der Einzige, der über Affen der alten Welt und Halbaffen Bestimmtes aussagt; ich konnte bestätigen, dass einer der letzteren einen JACOBSON'schen Gang besitzt, zwei der ersteren nicht. GRATIOLET hatte keine Gelegenheit, einen Affen der neuen Welt zu untersuchen; mir ist es gelungen, nachzuweisen, dass bei einem solchen (*Hapale penicillata*) ein JACOBSON'scher Gang vorhanden ist, der in den Nasengaumengang mündet.

Unbekannt war ferner bisher, soweit ich sehen kann, dass einer einheimischen Fledermausart und dem Flughund der JACOBSON'sche Gang fehlt, während der Nasengaumengang vorhanden ist, dass sich also diese „Luftsäugethiere“ hinsichtlich des Verhaltens der beiden Gänge nicht den Halbaffen (und Affen der neuen Welt), sondern den Affen der alten Welt anschliessen.

Zu denjenigen Thieren, bei welchen der JACOBSON'sche Gang statt in einen durchgängigen Nasengaumengang in eine Einsenkung des Nasenhöhlenbodens mündet (II. Gruppe), gehören nach GRATIOLET ausser dem Pferd und Esel auch das Kamel und die Giraffe. Es wird von ihm bereits hervorgehoben, dass bei den Nagern (III. Gruppe) der JACOBSON'sche Gang abgesondert vom Nasengaumengang sich in die Nasenhöhle öffnet. Bestätigt wird dies durch die Untersuchungen von

---

1) FLEISCHER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Jacobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase, in: Sitzungsber. phys.-med. Societät Erlangen, Sitzung vom 12. Nov. 1877, u. a.

2) GRATIOLET, Recherches sur l'organe de Jacobson. Paris, Rignoux 1845. Thèse.



PIANA<sup>1)</sup> (mir stand nur das in der Anmerkung angeführte Referat zu Gebote), ferner von KLEIN<sup>2)</sup> für das Meerschweinchen und das Kaninchen, von REUBEN HARVEY<sup>3)</sup> für die Maus. Mein Befund am Seehund stimmt mit dem überein, was JACOBSON resp. CUVIER<sup>4)</sup> von den Cetaceen aussagt, dass ihnen nämlich der JACOBSON'sche Gang ganz fehle (sowie mit der weiteren Angabe GRATIOLET's, dass bei ihnen der Nasengaumengang obliterirt sei). Auffällig erscheint es hiernach, dass von STANNIUS<sup>5)</sup> *Manatus* unter den Thieren mit besonders gut entwickeltem JACOBSON'schen Organ aufgeführt wird.

## 2. Specieller Bau des Jacobson'schen Organs.

### a) Knochen.

Der vordere Abschnitt des knöchernen Gaumens ist bei sämtlichen untersuchten Thieren ausser der Fledermaus beiderseits von einem Loch, dem Foramen incisivum, durchbrochen (Taf. XXIII, Fig. 7 *fi*). Durch dasselbe treten von der Nasenhöhle zur Mundhöhle ausser einigen Blutgefässen der *N. nasopalat. Scarpae*, der Nasengaumengang, wo ein solcher vorhanden ist, und der JACOBSON'sche Gang, falls derselbe in den Nasengaumengang mündet.

Das For. incis. (Taf. XXIII, Fig. 7 *fi*) liegt an der Grenze des Zwischenkiefers gegen den Oberkiefer; es wird hinten und am hinteren Abschnitt des lateralen Umfangs, vom Oberkiefer, am vorderen Abschnitt des lateralen Umfangs, vorn und medial vom Zwischenkiefer umrahmt.

1) Dr. GIOV. PIETR. PIANA, Contribuzione alla conoscenza della struttura e della funzione dell' organo di Jacobson, Bologna 1880. Referat in: Deutsche Zeitschrift für Thiermedizin, 1882, p. 325.

2) KLEIN, Contributions to the minute anatomy of the nasal mucous membrane, in: Quarterly Journal Microsc. Science, 1881, p. 97—112, und A further contribution to the minute anatomy of the organ of Jacobson in the Guinea pig, ebendasselbst, p. 219—230; ferner: The organ of Jacobson in the rabbit, ebendasselbst, p. 549—570. Derselbe veröffentlichte: The organ of Jacobson in the dog, ebendasselbst, 1882, p. 299—310.

3) REUBEN HARVEY, Note on the organ of Jacobson, ebendasselbst, 1882, p. 50—52.

4) Rapport de M. CUVIER sur un mémoire de M. JACOBSON, in: Annales Muséum d'Histoire Naturelle, Tom. 18, 1811, p. 412.

JACOBSON's Mémoire über seine Untersuchungen ist leider nicht erschienen, sondern nur dieser etwas kurz gefasste Rapport, welcher von CUVIER an die Acad. franç. in deren Auftrage erstattet wurde.

5) STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Berlin 1846, p. 399.

Der lateral vom For. incis. gelegene Theil des Zwischenkiefers (Taf. XXIII, Fig. 7 *zo*) wird von BALOGH<sup>1)</sup> als „Oberkieferfortsatz“, der medial davon gelegene (Taf. XXIII, Fig. 7 *zg*) als „Gaumenfortsatz“ des Zwischenkiefers bezeichnet. Ich werde von denselben Benennungen Gebrauch machen.

Beim Pferd, bei welchem die Foramina incis. keinen Nasengaumengängen den Durchtritt zu gewähren brauchen, sind es sehr enge Spalten. Beim Menschen sind es keine Foramina, sondern zwei ziemlich enge und lange Canales incisivi, welche in ihrem untersten Abschnitt zu einem unpaaren medianen Canal vereinigt sind. Bei den Nagern sind die Foram. incis. weite Schlitze, welche sich durch den grössten Theil des knöchernen Gaumens von vorn nach hinten erstrecken. Beim Maulwurf nimmt der N. nasopalat. seinen Weg abgesondert vom Nasengaumengang und JACOBSON'schen Gang durch einen besonderen Canal im Zwischenkiefer (Taf. XXIV, Fig. 24—26). Bei der von mir untersuchten Fledermaus ist kein eigentliches For. incis. vorhanden. Bei ihr sind die beiden Zwischenkiefer vorn durch einen tiefen ausgerundeten Einschnitt von einander getrennt (Taf. XXIII, Fig. 5). Da dieser Einschnitt vom Nasengaumengang und vom N. nasopalat. durchzogen wird, so kann er füglich als ein For. incis. angesehen werden, welchem medial und vorn die knöcherne Umrahmung fehlt. Beim Flughund findet sich nur ein median gelegenes For. incis. (Taf. XXIII, Fig. 6); es scheint mir hier ein Uebergangsstadium zwischen dem Verhalten bei der Fledermaus und dem bei den übrigen Säugethieren vorzuliegen, indem beim Flughund die mediale Umrahmung des einzelnen For. incis., aber nicht die vordere in Wegfall gekommen ist.

Bei denjenigen Thieren, bei welchen der JACOBSON'sche Gang in den Nasengaumengang mündet, zieht sich an der lateralen Seite des Gaumenfortsatzes des Zwischenkiefers eine Furche entlang (Taf. XXIII, Fig. 7 *fu*), welche zur Aufnahme des JACOBSON'schen Organs dient. Sie ist am vorderen Ende am schmalsten und tiefsten, nach hinten zu verbreitert und verflacht sie sich; sie setzt sich eine kurze Strecke weit auf den Vomer fort.

Bei den Nagern bildet der Zwischenkiefer eine fast oder ganz vollständige knöcherne Röhre um das JACOBSON'sche Organ.

Bei der Ratte z. B. wird diese Röhre, wie man am besten aus Frontalschnitten ersieht (Taf. XXIV, Fig. 19), aus einem lateralen und

---

1) BALOGH, Das Jacobson'sche Organ des Schafes, in: Sitzungsber. Wiener Acad. 1860, Bd. 42, p. 280.

einem medialen dünnen Plättchen von compacter Substanz gebildet, welche sich von der oberen Fläche des Zwischenkiefers erheben und oben einen freien Rand besitzen.

Die medialen Plättchen der beiderseitigen Röhren (Taf. XXIV, Fig. 19 *mp*) steigen von den medialen oberen Kanten der Zwischenkiefer senkrecht auf; sie liegen unten unmittelbar neben einander, oben fassen sie den unteren Theil des Scheidewandknorpels zwischen sich. Die lateralen Plättchen (Taf. XXIV, Fig. 19 *lp*) sind den oberen Flächen der Zwischenkiefer unweit von den medialen angefügt; sie erstrecken sich zunächst fast wagerecht lateralwärts und biegen dann aufwärts und medialwärts um, so dass ihre oberen freien Ränder die lateralen Flächen der medialen Plättchen fast berühren.

Beide Plättchen reichen nach vorn hin ziemlich weit auf den vor dem For. incis. gelegenen Theil des Zwischenkiefers (Taf. XXIV, Fig. 19). Nach hinten erstreckt sich die laterale Platte ungefähr so weit wie der Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers; die mediale endet früher in einer schräg von vorn oben nach hinten unten abfallenden Linie. Der Vomer (Taf. XXIV, Fig. 20 *vo*) schliesst sich ihr unmittelbar an; er bildet natürlich eine unpaare mediane Scheidewand zwischen den beiderseitigen JACOBSON'schen Organen, so dass in seinem Bereiche die vorn von einander gesonderten medialen Wände der beiden Knochenröhren, welche die JACOBSON'schen Organe umgeben, mit einander verschmolzen erscheinen (vergl. Fig. 20 mit 19 der Taf. XXIV).

---

In vorstehenden Angaben über die Foramina incis. und die Verhältnisse der Knochen in der Umgebung des JACOBSON'schen Organs sind neue Thatsachen, welche besonders hervorzuheben wären, nicht enthalten. Vollständigere Mittheilungen über das Verhalten der genannten Löcher bei den verschiedenen Säugethieren findet man bei GRATIOLET<sup>1)</sup>. Nach diesem Autor ist unter Anderem beim Chimpanse ebenso, wie ich es für den Flughund geschildert habe, ein medianes unpaares For. incis. vorhanden. Bei einer Chiropterenart (*Noctilio leporina*) ist nach GRATIOLET weder ein die Zwischenkiefer trennender Einschnitt noch ein eigentliches For. incis. vorhanden, sondern der Gaumen ganz und gar geschlossen. Diese Angabe wird durch eine Abbildung in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thier-

---

1) l. c., p. 11—15.

reichs<sup>1)</sup> bestätigt; es kann demnach bei diesen Thieren ein Nasengaumengang ebensowenig wie ein N. nasopalat. existiren.

### b) Knorpel.

Bei der Mehrzahl derjenigen von mir untersuchten Thiere, bei welchen der JACOBSON'sche Gang in den Nasengaumengang mündet (I. Gruppe), liegt im vordersten Abschnitt des For. incis. eine Knorpelmasse (Taf. XXIV, Fig. 17 *vo + vu*), von der aus zwei Knorpelstreifen nach vorn und zwei nach hinten verlaufen. Von den beiden sich nach vorn erstreckenden (Taf. XXIV, Fig. 16 *vo* u. *vu*) liegt der eine über dem anderen; zwischen ihnen liegt der vor dem For. incis. befindliche Theil des Zwischenkiefers (*z*), an welchen sie mit den einander zugekehrten Seiten fest angeheftet sind; mit ihren von einander abgekehrten Seiten grenzen sie unmittelbar an Schleimhäute, und zwar der obere Streifen an die der Nasenhöhle (*nh*), der untere an die des Nasengaumenganges (*ng*) und des JACOBSON'schen Ganges (*Jg*).

Die beiden vom Knotenpunkt nach hinten abgehenden Streifen (Taf. XXIV, Fig. 18 *hl* u. *hm*) verlaufen neben einander; sie fassen zwischen sich die Nasenhöhle, an deren Schleimhaut ihre einander zugekehrten Seiten grenzen; mit den einander abgewandten Seiten sind sie innig an Knochen angeheftet, und zwar der laterale Streifen (*hl*) an den Knochen der Seitenwand der Nasenhöhle, der mediale (*hm*) an den Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers (*zg*) und mit dem hinteren Ende an den Vomer. Dieser mediale hintere Knorpelstreif ist der eigentliche JACOBSON'sche Knorpel. Sämmtliche erwähnten Knorpeltheile sind hyalin.

Die Fig. 16—18 der Taf. XXIV sind Abbildungen von Frontalschnitten des Kopfes von *Lemur macaco*, Fig. 16 vor dem For. incis., Fig. 17 durch den Kreuzungs- oder Knotenpunkt der Knorpelplatten und Fig. 18 dahinter. Man ersieht aus der Vergleichung dieser Schnitte noch Genaueres über die Art und Weise, in welcher sich die beiden vorderen Knorpelstreifen in die beiden hinteren fortsetzen. Die beiden vorderen Streifen nämlich vereinigen sich im For. incis. mit einem kleinen mittleren Theil ihrer einander zugekehrten Flächen (Taf. XXIV, Fig. 17 *vo + vu*). Da lateral und medial von der Vereinigungsstelle grössere Abschnitte getrennt bleiben, so wird die Gestalt eines jeden Streifens durch die Vereinigung nicht verwischt (vergl. Fig. 17 mit

1) BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, fortgesetzt von GIEBEL. Leipzig und Heidelberg 1874, Bd. 6, Abtheilung 5.

Fig. 16 der Taf. XXIV). Es entsteht durch dies Verhalten eine im Querschnitt kreuzförmige Masse. Dieselbe zerfällt weiter hinten durch senkrechte Spaltung in einen lateralen und einen medialen Streifen (Taf. XXIV, Fig. 18 *hl* u. *hm*). In jeden von diesen setzt sich ein Theil sowohl des vorderen oberen wie des vorderen unteren Streifens unmittelbar fort.

Fig. 8 der Taf. XXIII ist die Abbildung der Seitenansicht eines Präparates der ganzen Knorpelmasse vom Schaf im Zusammenhang, welches durch vorsichtiges Ausbrechen des anliegenden Knochens hergestellt wurde. Fig. 9 der Taf. XXIII zeigt ein ebensolches Präparat von unten betrachtet.

Der obere vordere Streif (Taf. XXIII, Fig. 8 u. 9 *vo*) ist eine einfache horizontale Platte, etwa so lang wie breit; sein medialer Rand liegt dem unteren Rande des Scheidewandknorpels seitlich an und ist vorn mit ihm verschmolzen.

Der vordere untere Streif (*vu*) legt sich halbrinnenförmig von oben her um den Nasengaumengang und den JACOBSON'schen Gang.

Der hintere laterale Streif (*hl*) ist eine im Ganzen senkrecht stehende dünne Platte, deren unterer Rand in sanfter Krümmung medialwärts umgebogen ist, so dass der untere Theil an den Boden der Nasenhöhle zu liegen kommt, während dieser Knorpelabschnitt in der Hauptsache, wie erwähnt, an der Seitenwand der Nasenhöhle liegt. Nach hinten zu verbreitert sich die Knorpelplatte etwas und endet bald mit zwei abgerundeten Zacken, einer kürzeren am Boden, einer längeren an der Seitenwand der Nasenhöhle.

Derjenige der Knorpelstreifen, welcher für diese Untersuchung das grösste Interesse hat, weil er der eigentliche JACOBSON'sche Knorpel ist, nämlich der hintere mediale (*hm* in Fig. 8 u. 9, Taf. XXIII, und Fig. 23, Taf. XXIV), ist eine in sagittaler Richtung langgestreckte, ungefähr senkrechte Platte, deren unterer Rand fast der ganzen Länge nach stark lateral-aufwärts umgerollt ist; es entsteht auf diese Weise eine nach oben offene Rinne oder vielmehr eine Röhre, längs deren oberer Wand ein Spalt verläuft (Taf. XXIII, Fig. 3 *hm*). Die laterale Wand dieser Röhre ist niedriger als die mediale und legt sich mit ihrem freien oberen Rande fast an die laterale Fläche der medialen Wand an; am grössten Theil der Länge des JACOBSON'schen Knorpels bleibt zwischen dem freien oberen Rande der lateralen Wand und der lateralen Fläche der medialen Wand der erwähnte schmale Spalt bestehen; nur an einer kurzen Strecke unweit vom vorderen Ende tritt vollständige Verschmelzung zwischen ihnen ein, so dass hier eine ringsum

geschlossene knorplige Röhre um den JACOBSON'schen Gang gebildet wird.

Durch den beschriebenen Spalt treten die Olfactoriusäste des JACOBSON'schen Organes in die Knorpelkapsel ein und stehen die Drüsen des Ganges mit denen der Schleimhaut der Nasenscheidewand in Zusammenhang. Fig. 23, Taf. XXIV, zeigt den JACOBSON'schen Knorpel mit seinem Inhalt und seiner Umgebung auf dem Frontalschnitt. Man ersieht daraus, dass die laterale Wand des Knorpelrohres von der Schleimhaut der Nasenhöhle überzogen wird, die mediale sich grösstentheils an den Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers (*zg*) mit dem oberen Rande von der Seite her an den unteren Rand des Nasenscheidewandknorpels (*s*) dicht anlegt.

Diejenigen Thiere, bei welchen ich die Knorpel annähernd in der geschilderten Form und Ausdehnung gefunden habe, gehören sämtlich der ersten der von mir oben aufgestellten Gruppen an. Genauer darauf untersucht habe ich von Thieren dieser Gruppe ausser dem Schaf das Schwein, den *Lemur*, das Löwenäffchen und den Maulwurf.

Bei dem *Lemur* ist der JACOBSON'sche Knorpel nirgends zur vollständigen Röhre geschlossen, sondern bildet durchweg eine tiefe, nach oben offene Rinne.

Beim Maulwurf (Fig. 24—26 der Taf. XXIV) sind die Knorpel im Vergleich zu den anderen genannten Thieren stark verkümmert. Beide hinteren Streifen fehlen vollständig; die beiden vorderen sind vorhanden, haben aber den Zusammenhang mit einander verloren; der vordere obere erreicht mit seinem hinteren Ende lange nicht den vorderen Rand des For. incis.; er hängt auch nicht an seinem vorderen Ende mit dem Scheidewandknorpel zusammen.

Der vordere untere Knorpelstreif liegt dem JACOBSON'schen Gange an, soweit derselbe im For. incis. steht; und zwar liegt er zunächst der Mündung des JACOBSON'schen Ganges an dessen medialer Seite und wendet sich im Verlauf nach hinten an die untere; mit seinem hinteren Ende liegt er horizontal unter dem JACOBSON'schen Gange im hinteren Abschnitt des For. incis. (Taf. XXIV, Fig. 26 *kn*).

Da beim Maulwurf der eigentliche JACOBSON'sche Knorpel fehlt, und auch von Seiten des knöchernen Skelets keine Kapsel wie bei den Nagern zum Ersatz dieses Knorpels geliefert wird, so ist bei diesem Thier der JACOBSON'sche Gang an seinem oberen und lateralen Umfange, abgesehen vom vorderen Ende, das im For. incis. steckt, ohne jede feste Bedeckung. Vorn liegt es mit der medialen Seite dem Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers an (Taf. XXIV, Fig. 26); weiter hinten

liegt er in dem Winkel zwischen knöcherner Nasenscheidewand und knöchernem Gaumen (Fig. 24, Taf. XXIV). (Welchem Knochen des Kopfskelets die einzelnen Partien angehören, lässt sich wegen der weit vorgeschrittenen Verknöcherung der Nähte beim erwachsenen Thier nicht entscheiden). Oben und lateralwärts zieht die Nasenhöhlenschleimhaut in ihrem Verlauf von der Scheidewand zum Boden der Nasenhöhle derart über den JACOBSON'schen Gang hinweg, dass sie eine gemeinschaftliche Submucosa mit der Schleimhaut des Ganges zu haben scheint.

Bei den Einhufern habe ich die Knorpel nicht näher untersucht.

Bei den Altweltsaffen, der Fledermaus und dem Flughund (IV. Gruppe), denen ja der JACOBSON'sche Gang fehlt, ist der JACOBSON'sche Knorpel nicht zur Röhre gebogen, sondern liegt als einfacher, plattlänglicher, bei der Fledermaus mehr rundlicher Streif dem Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers an. Hiervon abgesehen, verhalten sich bei diesen Thieren die Knorpel ebenso wie beim Schaf. Nur ist bei den beiden Altweltsaffen der vordere obere Streif an seinem vorderen Ende nicht mit dem Scheidewandknorpel verschmolzen, während bei der Fledermaus und dem Flughund ein solcher Zusammenhang stattfindet.

Von Nagern habe ich nur bei der Ratte die Knorpel genauer untersucht; sie sind bei ihr noch mehr verkümmert als beim Maulwurf; nur der vordere obere Knorpelstreif (Taf. 24, Fig. 22 *kn*) ist vorhanden; derselbe erreicht mit seinem hinteren Ende nicht den vorderen Rand des For. incis.; er hat die Gestalt einer rinnenförmig, mit der Höhlung nach oben, gebogenen Platte; die mediale Wand der Rinne ist hinten bedeutend höher als die laterale; nach vorn zu nimmt sie allmählich an Höhe ab bis zum Verschwinden; die laterale Wand bleibt sich von hinten nach vorn an Höhe ziemlich gleich; am vorderen Ende hängt der Knorpel mit dem Scheidewandknorpel zusammen; hinten läuft er in zwei Zacken aus, welche gerade bis an die Mündung des JACOBSON'schen Ganges oder etwas darüber hinaus und bis zu der vom Zwischenkiefer gebildeten Knochenkapsel des JACOBSON'schen Ganges reichen (Taf. XXIV, Fig. 21 *kn*).

Beim Menschen giebt es wie bei der Ratte nur den vorderen oberen Knorpelstreifen. In einer Serie von Frontalschnitten durch den Kopf eines 4monatlichen Embryos stellte er sich mir dar als eine ziemlich senkrecht gestellte, in sagittaler Richtung längliche Platte mit schwach lateralwärts umgebogenem unteren Rande; er läuft nach hinten in ein spitzes Ende, nach vorn in mehrere Zacken aus. Mit



dem Scheidewandknorpel hängt er vorn nicht zusammen. — Man findet ihn (auch beim Erwachsenen) eine Strecke weit vor der Nasenöffnung des Canalis incis. gerade unterhalb des RUYSCH'schen Ganges, den er nach vorn und hinten etwas überragt, der Crista incisiva seitlich anliegend.

In Vorstehendem sind zwar keine wichtigen neuen Thatsachen, sondern nur insofern bisher unbekannte Dinge mitgetheilt, als bei einzelnen Thieren (Affen, Fledermaus, Maulwurf etc.) zufällig die Knorpel noch nicht so genau beschrieben waren; doch unterscheidet sich meine Gesamtdarstellung dadurch wesentlich von den früheren, dass sie von einer anderen Auffassung des JACOBSON'schen Knorpels und seines Verhältnisses zu den anderen Knorpeltheilen beherrscht wird, wie dies aus den folgenden Ausführungen noch des näheren ersichtlich ist.

CUVIER<sup>1)</sup> beschreibt nur die röhrenförmig gebogene Knorpelplatte, welche den JACOBSON'schen Gang umhüllt. GRATIOLET<sup>2)</sup> bemerkt, dass dieselbe einen Fortsatz ins For. incis. zur theilweisen Umhüllung des Nasengaumenganges entsendet. BALOGH<sup>3)</sup> giebt eine genaue und im Wesentlichen richtige Schilderung der Knorpel des Schafes; er bedient sich dabei leider, wie auch KLEIN bemerkt, einer wenig handlichen Terminologie; ich hoffe, dass es mir gelungen ist, diesen Fehler zu vermeiden und zugleich durch den Plan meiner Darlegungen eine Uebersicht über die verschiedenen Formen resp. Grade der Ausbildung der Knorpel bei den einzelnen Thieren zu ermöglichen.

Von BALOGH weiche ich bezüglich der thatsächlichen Angaben nur insofern ab, als ich auch beim Schaf die Knorpelkapsel eine Strecke weit ringsum geschlossen gefunden habe, während er die Spalte an der oberen Wand sich vom vorderen zum hinteren Ende erstrecken lässt.

REUBEN HARVEY<sup>4)</sup> hat bei der Maus wie ich bei der Ratte gefunden, dass der JACOBSON'sche Gang lediglich von Knochen umhüllt ist, während nach KLEIN<sup>5)</sup> beim Meerschweinchen und Kaninchen

---

1) l. c.

2) l. c.

3) l. c.

4) l. c.

5) l. c.

in die gleichfalls vorhandene knöcherne Kapsel sich von vorn her eine knorplige mehr oder weniger weit hineinerstreckt.

Da u. A. bei der Ratte der vorhandene Knorpel gar nichts mit dem JACOBSON'schen Organ zu thun hat, obgleich letzteres sehr ausgebildet ist, und andererseits bei verschiedenen Thieren, welche nicht einmal einen JACOBSON'schen Gang besitzen, der Knorpel recht entwickelt ist und nur anstatt einer Rinne oder Röhre eine einfache Platte darstellt (Altweltsaffen, Fledermaus), so kann ich in dem Knorpel einen wesentlichen und typischen Bestandtheil des JACOBSON'schen Organs nicht erblicken; ich sehe in allen den beschriebenen Knorpeln weiter nichts als Reste des knorpligen Nasenskelets, deren Ausdehnung bei den einzelnen Thieren lediglich davon abhängt, wie weit gerade die Verknöcherung vorgeschritten ist.

Der JACOBSON'sche Gang kann sich sowohl diesem Knorpelrest als ganz knöchernen Theilen anlagern und formt sich meist eine Hülle aus dem betreffenden Skeletgebilde; es kann aber diese Kapselbildung auch ausbleiben (vergl. den Befund beim Maulwurf).

Ich habe, zum Theil um der hier dargelegten Anschauungsweise gerecht zu werden, nicht wie die früheren Untersucher vom JACOBSON'schen Knorpel ausgehend die übrigen Knorpelstreifen als seine Anhängsel geschildert, sondern ihn nur als einen unter Umständen besonders ausgebildeten Theil der gesammten Knorpelmasse dargestellt.

Dem Gesagten zufolge kann ich die kleine, beim Menschen vorhandene Knorpelplatte nicht wie CUVIER<sup>1)</sup> als „eine letzte Spur des JACOBSON'schen Organs“ ansehen.

Die einzige constante, bei allen Säugern wiederkehrende Beziehung zwischen JACOBSON'schem Gang und Skelet ist die Anlagerung des ersteren an den Zwischenkiefer und Vomer; nirgends erhebt sich der Gang über das Niveau des unteren Randes des Nasenscheidewandknorpels.

Der RUYSCH'sche Gang hingegen liegt, wie erwähnt, höher oben zur Seite des letztgenannten Knorpels. Wie dies die Vertreter der Ansicht, dass der RUYSCH'sche Gang der JACOBSON'sche Gang des Menschen sei, erklären, siehe am Schluss dieser Abhandlung.

---

### c) Weichtheile.

Bei Betrachtung der Weichtheile beschränke ich mich auf eine eingehendere Schilderung ihrer Bestandtheile und Lagerung bei der

---

1) l. c.

Ratte, weil sie bei diesem Thiere gewissermaassen typisch sind für ein gut ausgebildetes JACOBSON'sches Organ, und führe dann die Abweichungen bei einigen Thieren mit im Vergleich zur Ratte mangelhaft ausgebildetem Organ an, nämlich beim Maulwurf, dem Maki und dem Löwenäffchen. Auf microscopische Einzelheiten, die nur mit starken Vergrößerungen zu erkennen sind, gehe ich nicht ein, da mir dies für den Zweck der vorliegenden Arbeit unfruchtbar erscheint.

Bei der Ratte wird die Knochenkapsel des JACOBSON'schen Organs in der Hauptsache von dem Schleimhautrohr des JACOBSON'schen Ganges, seinen Drüsen und einem sehr weiten venösen Sinus ausgefüllt.

Das Schleimhautrohr (Taf. XXIV, Fig. 19 *Jg* u. *Je*) liegt zunächst der medialen Wand und nimmt ungefähr die mediale Hälfte des Innenraums der Kapsel ein, in der lateralen Hälfte dieses Raumes liegt oben und unten je ein Längsstreifen von Drüsen; dazwischen zieht sich der venöse Sinus (*v*) an der lateralen Seite des JACOBSON'schen Ganges entlang. Nach hinten zu verschmelzen die beiden Drüsenstreifen seitlich von dem Sinus in eine zusammenhängende Schicht, welche den Sinus von der lateralen Wand der Knochenkapsel trennt (*dr*). Am hinteren Ende des JACOBSON'schen Ganges ist die Anordnung der Theile etwas anders als die geschilderte (Taf. XXIV, Fig. 20). Das Schleimhautrohr (*Jg*) liegt hier am Boden der Knochenkapsel; der venöse Sinus, viel weiter als vorn, liegt rings von Drüsen umgeben darüber; eine Strecke hinter dem JACOBSON'schen Gange nimmt der venöse Sinus fast allein den ganzen Innenraum der Knochenkapsel ein.

Der JACOBSON'sche Gang reicht nach hinten nicht ganz so weit wie die Knochenkapsel (Taf. XXIV, Fig. 20); das vordere Ende beider Gebilde liegt fast in einer Frontalebene (Taf. XXIV, Fig. 21).

Das Schleimhautrohr gleicht einem seitlich plattgedrückten Schlauche, hat daher ein spaltförmiges Lumen, welches in einer sagittalen Ebene liegt. An der oberen und unteren Umbiegungsstelle der medialen Wand des Spaltes in die laterale münden in ihn die Ausführungsgänge der Drüsen des JACOBSON'schen Organs. Nach dem vorderen und hinteren Ende zu nimmt die Höhe des Spaltes allmählich ab. Nach hinten zu erfährt der ganze Schlauch eine schraubenförmige Drehung um seine Längsachse, und zwar auf der rechten Seite rechts-, auf der linken Seite links-schraubig; die Drehung beträgt etwa  $\frac{1}{4}$  einer ganzen Windung, so dass am hinteren Ende die Lumenspalte horizontal steht (Taf. XXIV, Fig. 20). Nach dem vorderen Ende zu findet ebenfalls eine leichte Drehung des platten Stranges statt, und zwar

mit dem oberen Rande medialwärts (Taf. XXVI, Fig. 21). Ganz vorn öffnet sich das spaltförmige Lumen mittelst eines sagittalen Schlitzes nach unten und lateralwärts hin in die Nasenhöhle dicht an deren Boden.

Die Schleimhaut des JACOBSON'schen Ganges besteht lediglich aus Epithel, wenigstens habe ich eine deutlich abgegrenzte Tunica propria nicht entdecken können. Von der Mündung aus setzt sich geschichtetes Plattenepithel, welches den vorderen Abschnitt des Nasenhöhlenbodens auskleidet, noch eine kurze Strecke weit in den JACOBSON'schen Gang, am weitesten an seinem oberen Umfange, fort; es endet scharf begrenzt (Taf. XXIV, Fig. 21 *pe*). Dahinter gleicht das Epithel der lateralen Wand dem der Regio respiratoria, das der medialen Wand, welches fast viermal so dick ist, dem der Regio olfactoria der Nasenhöhle (Taf. XXIV, Fig. 19 u. 20 *Je*).

Fast in jedem Schnitt der von mir untersuchten Serien sah ich einige Capillargefäße senkrecht in das Epithel der medialen Wand bis dicht unter die Oberfläche aufsteigen; wahrscheinlich gehören diese Capillargefäße sehr schlanken Papillen an.

Die Schleimhaut der medialen Wand liegt mit ihrer Aussenseite nicht unmittelbar der Knochenkapsel an, sondern dazwischen schiebt sich eine Schicht, die fast ganz von der Ausbreitung der Olfactorius-äste gebildet wird, welche von oben und hinten her durch den Spalt der Knochenkapsel in dieselbe eintreten und sich an die Schleimhaut der medialen Wand des JACOBSON'schen Ganges verästeln. Die Wandung des venösen Sinus besteht hauptsächlich aus einer starken Schicht ringförmig angeordneter glatter Muskelfasern; ebensolche Fasern sind überall zerstreut in dem Bindegewebe, welches den Sinus umgiebt; Zusammenziehung derselben wird eine Verkleinerung des Volumens des Sinus, also Verkleinerung des Inhalts der Knochenkapsel bewirken; hierdurch wird, da die Wandung dieser Kapsel unnachgiebig ist, der Druck in ihrem Innern verringert, und man kann sich vorstellen, dass auf diese Weise Luft in den JACOBSON'schen Gang ausgesogen wird. Es diene demnach das Blut in diesem venösen Sinus, ganz ähnlich wie im eigentlichen cavernösen Gewebe, als blosse Füllungsmasse eines Hohlraumes, welche zeitweilig ausgepresst werden kann und dadurch eine Volumverminderung des betreffenden Theils zulässt. Die Kraft, durch welche diese Auspressung bewirkt wird, ist nicht in allen Fällen gleichartig. Während sie in unserem Falle auf activer Zusammenziehung der musculösen Wandung des Sinus beruht, wird bekanntlich das Schwellgewebe der Harnröhre, welches im blutgefüllten

Zustande das Lumen derselben vollständig verlegt, beim Uriniren ganz passiv durch den Druck des Harnstrahls entleert.

Beim Maulwurf, dem Maki und dem Löwenäffchen ist das Lumen des JACOBSON'schen Ganges nicht spaltförmig, sondern im Allgemeinen cylindrisch, stellenweise auch prismatisch. Der scharfe Gegensatz zwischen dem Sinnesepithel der medialen und dem respiratorischen Epithel der lateralen Wand, der bei der Ratte so augenfällig ist, fehlt bei diesen Thieren; bei ihnen wird der Canal ringsum von einem Epithel ausgekleidet, welches an Dicke in der Mitte steht zwischen den beiden Epithelarten bei der Ratte (Taf. XXIV, Fig. 24 u. 26 *Je*). Der Gang ist zwar von einigen Venen begleitet; doch sind dieselben unbedeutend im Vergleich zu dem venösen Sinus bei der Ratte. Die Drüsen sind beim Maulwurf fast längs des ganzen Ganges spärlich, am hinteren Ende jedoch in collossaler Menge angehäuft (Taf. XXIV, Fig. 25 *dr*); sie bilden einen dicken Wulst, der sich in der fortgesetzten Richtung des JACOBSON'schen Ganges am hinteren freien Rande der Nasenscheidewand hinzieht. Das hintere Ende des genannten Ganges, welches in dieser Drüsenmasse steckt, stellt den Hauptausführungsgang derselben dar (Taf. XXIV, Fig. 25 *Jg*).

Vorstehende Schilderung der Weichtheile des JACOBSON'schen Organs stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem überein, was von früheren Untersuchern bei anderen Thieren gefunden worden ist. Eine eingehendere Vergleichung der verschiedenen Befunde scheint mir wenig versprechend, und ich verweise daher wegen aller Einzelheiten auf die oben citirten Originalarbeiten.

### Schlussbemerkungen.

Meine Untersuchungen haben nicht zu einer Beantwortung der Fragen geführt, in Hinsicht auf welche sie unternommen waren, nämlich der Frage nach der Function des JACOBSON'schen Organs und derjenigen nach der Bedeutung des RUYSCH'schen Ganges; dass ich dieselben trotzdem zur Veröffentlichung bringe, geschieht theils, weil ich in der Lage war, einzelne, wie ich glaube, wissenswerthe neue Thatsachen mitzuthemen (wie z. B. das Fehlen des JACOBSON'schen Ganges bei einer Fledermaus, das Vorhandensein desselben bei *Hapale*), theils weil mir eine Anregung zur Beschäftigung mit dem JACOBSON'schen Organ in Form einer möglichst verschiedenartige Säugethiere umfassenden, auf eigenen Untersuchungen beruhenden, übersichtlichen

Behandlung des in Rede stehenden Themas keineswegs überflüssig erschien.

Was die erste der obigen Fragen betrifft, so bin ich nicht einmal in der Lage, zur Ermittlung der Function des JACOBSON'schen Organs irgend welchen Vorschlag machen zu können, dessen Zweckmässigkeit und Ausführbarkeit einleuchtend wäre.

Anders indessen scheint mir die Sache bei der Frage nach der Bedeutung des RUYSCH'schen Ganges zu liegen; hier, glaube ich, muss und wird die vergleichende Entwicklungsgeschichte vollständige Aufklärung bringen. Da ich selbst bisher nur vereinzelte Beobachtungen auf diesem Gebiete gemacht habe, so will ich der Vollständigkeit halber das Wichtigste davon an der Hand früherer Arbeiten darzulegen versuchen.

DURSY<sup>1)</sup> und KÖLLIKER<sup>2)</sup> suchen es wahrscheinlich zu machen, dass der Gang an der Nasenscheidewand des Menschen, welchen ich RUYSCH'schen Gang genannt habe, dem JACOBSON'schen Gang der Säuger entspreche. Beide haben u. A. menschliche Embryonen untersucht, DURSY von 8—20 cm Länge, KÖLLIKER vom 4. Monat an aufwärts. Zwischen ihren Befunden und den meinigen herrscht vollkommene Uebereinstimmung; es sind demnach bei älteren menschlichen Embryonen dieselben Unterschiede des RUYSCH'schen Ganges vom JACOBSON'schen Gange der Säuger vorhanden wie beim Erwachsenen; so vor allem liegt der RUYSCH'sche Gang auch bei diesen Embryonen höher an der Nasenscheidewand zur Seite des Scheidewandknorpels, während bei allen Säugethieren der JACOBSON'sche Gang sich eng an den Zwischenkiefer anschmiegt und in keinem Falle sich über den unteren Rand des Scheidewandknorpels erhebt.

Nach FLEISCHER<sup>3)</sup> findet sich bei sehr jungen menschlichen Embryonen in der Mitte des Stirnfortsatzes ein vom Epithel der Nasenhöhle ausgekleidetes Divertikel von derselben Gestalt und Grösse, wie es von DURSY und FLEISCHER bei Rinds- und Schweinsembryonen beobachtet worden ist.

Beim Menschen sowohl wie bei den Thieren soll sich dies Divertikel zu einem sagittal verlaufenden Gange, dem JACOBSON'schen Gange, abschliessen; bei den Thieren soll derselbe später an den Boden der

---

1) l. c.

2) l. c.

3) l. c.

Nasenhöhle gelangen, beim Menschen seine höhere Lage am Septum beibehalten.

Falls der RUYSCH'sche Gang des Menschen in der That aus dem von FLEISCHER beobachteten Divertikel hervorgeht, so scheint mir der Beweis erbracht, dass der genannte Gang der JACOBSON'sche Gang des Menschen ist. Wünschenswerth ist es freilich, dass zur Sicherung dieses Beweises noch Zwischenstufen zu unserer Kenntniss gelangen.

Auch wäre noch genauer festzustellen, ob der JACOBSON'sche Gang der Säugethiere nach Art einer Drüse als blindsackige Einstülpung von der Stelle der Mündung aus wächst, oder ob er aus einer Furche entsteht, die sich nach Art der Rückenrinne zur Röhre schliesst — FLEISCHER's Darstellung (l. c., p. 3 u. 4) spricht wohl für letzteres — und es wäre zu untersuchen, ob der RUYSCH'sche Gang in der Art und Weise der Entstehung mit dem JACOBSON'schen Gang der Säuger übereinstimmt.

Für die Deutung des RUYSCH'schen Ganges als Ueberbleibsel einer Drüse scheinen mir die vorliegenden Beobachtungen nur geringe Anhaltspunkte zu gewähren.

---

### Figurenerklärung.

---

In vielen Figuren wiederkehrende Bezeichnungen:

- nh* = Nasenhöhle
- Jg* = JACOBSON'scher Gang
- ng* = Nasengaumengang
- s* = Nasenscheidewandknorpel
- z* = Zwischenkiefer
- zg* = Gaumenfortsatz des Zwischenkiefers.

### Tafel XXIII.

Fig. 1 u. 2. Sagittalschnitte der Nasenhöhle eines Schafes, Fig. 1 links, Fig. 2 rechts neben der Scheidewand. Der Nasengaumengang seitlich eröffnet.

Fig. 1.  $\times$  = Sonde in der Mündung des JACOBSON'schen Ganges.

Fig. 2. Der JACOBSON'sche Gang seitlich aufgeschlitzt.



- Fig. 3. Medianschnitt der Nasenscheidewand, rechte Hälfte. Knochen und Knorpel der Scheidewand sind entfernt.  
*ss* = Schleimhaut der Nasenscheidewand von ihrer inneren Seite aus gesehen.  
*o* = Olfactoriusäste zum JACOBSON'schen Organe  
*tJ* = Trigemini-äste „ „ „  
*ts* = „ „ zur Schleimhaut der Nasenscheidewand  
*Jk* = JACOBSON'schen Knorpel.
- Fig. 4. RUYSCHE'scher Gang des Menschen.  
 X = Sonde in der Mündung desselben.
- Fig. 5. Untere Fläche des harten Gaumens der Fledermaus.  
*fi* = Spalte zwischen den Zwischenkiefern.
- Fig. 6. Desgl. von *Pteropus edwardsi*  
*fi* = For. incis.
- Fig. 7. Vorderer Theil des harten Gaumens vom Schaf. Untere Fläche.  
*fi* = For. incis.  
*fu* = Furche für das JACOBSON'sche Organ  
*ok* = Oberkiefer  
*zo* = Oberkieferfortsatz des Zwischenkiefers.
- Fig. 8 u. 9. Knorpel des vorderen Gaumens vom Schaf mit einem Stück (*s*) des Nasenscheidewandknorpels.
- Fig. 8. Ansicht von der rechten Seite.
- Fig. 9. „ „ unten her.  
*vo* = vorderer oberer Knorpelstreif  
*vu* = „ unterer „  
*hl* = hinterer lateraler „  
*hm* = „ medialer „ = JACOBSON'scher Knorpel.
- In Fig. 9 ist rechts (in der Abbildung unten) der hintere laterale Streifen etwas zur Seite gebogen, um den sonst durch ihn z. Th. verdeckten Uebergang des vorderen unteren in den hinteren medialen Streifen zu zeigen.
- Fig. 10—15. Uebersicht des Verhaltens des JACOBSON'schen Ganges und Nasengaumenganges bei den von mir untersuchten Thieren. Der Verlauf des JACOBSON'schen Ganges ist durch die punktirten Linien angedeutet.

## Tafel XXIV.

- Fig. 16—18. Gaumenknorpel von *Lemur macaco* auf Frontalschnitten des Kopfes. Rechte Hälfte von vorn gesehen.
- Fig. 16. Vor dem For. incis.
- Fig. 17. Durch den Kreuzungspunkt der Knorpelstreifen im For. incis.
- Fig. 18. Hinter dem Kreuzungspunkt.  
*vo* = vorderer oberer Knorpelstreif  
*vu* = „ unterer „  
*hl* = hinterer lateraler „  
*hm* = „ medialer „

Fig. 19 u. 20. Aus Frontalschnitten des Kopfes der Ratte.

Fig. 19. Mittlerer Theil des JACOBSON'schen Ganges.

Fig. 20. Hinteres Ende „ „ „  
*mp* = mediales Plättchen der Knochenkapsel des JACOBSON'schen  
 Organs  
*lp* = laterales „ „ „ „ „ „  
 Organs  
*dr* = Drüsen  
*v-vv* = Venen  
*Je* = Epithel des JACOBSON'schen Ganges.  
*vo* = Vomer  
*o* = Olfactoriusäste des JACOBSON'schen Organs.

Fig. 21 u. 22. Aus Frontalschnitten der Kopfes der Ratte.

*Kn* = vor dem JACOBSON'schen Gang gelegener Knorpel des  
 Gaumens.

Fig. 21. Vorderes Ende des JACOBSON'schen Ganges.

*pe* = Pflasterepithel zunächst der Mündung desselben  
*vv* = Venen.

Fig. 22. Schnitt vor dem JACOBSON'schen Gange.

Fig. 23. Aus einem Frontalschnitt durch den Kopf eines Schweinsembryos  
 von ungefähr 10 cm Länge; mittlerer Theil des JACOBSON'schen  
 Ganges.

*Je* = Reste des Epithels des JACOBSON'schen Ganges  
*hl* = hinterer lateraler  
*hm* = „ medialer Knorpelstreif = JACOBSON'scher Knorpel.

Fig. 24—26. Aus Frontalschnitten eines Maulwurfskopfes.

Fig. 24. Mittlerer Theil des JACOBSON'schen Ganges.

Fig. 25. Hinteres Ende „ „ „

Fig. 26. Hinteres Ende des For. incisiv.  
*Je* = Epithel des JACOBSON'schen Ganges  
*np* = Nervus nasopalatinus  
*dr* = Drüsen in Fig. 25  
*Kn* = hinteres Ende des im For. incis. steckenden Gaumen-  
 knorpels in Fig. 26.

# Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.

Von

**Weismann und Ischikawa, Freiburg i. Br.**

---

Hierzu Tafel **XXV—XXVIII.**

## **Einleitung.**

Vorliegende Untersuchungen bilden die Fortsetzung der von uns im Jahr 1887 veröffentlichten Arbeit „Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern“<sup>1)</sup>. Während dort der Schwerpunkt der Untersuchung auf die Feststellung der Thatsache gerichtet war, dass bei parthenogenetischen Eiern nur ein Richtungskörper gebildet, also die Kernsubstanz des Eies nur einmal halbiert wird, ist er hier im Gegentheil hauptsächlich darauf gerichtet, nachzuweisen, dass bei befruchtungsbedürftigen Eiern stets eine zweimalige Halbierung der Kernsubstanz stattfindet und zwei Richtungskörper gebildet werden.

In unserer eben citirten ersten Schrift konnte zwar schon nach den Untersuchungen Anderer eine ansehnliche Liste von Arten ausgeführt werden, deren befruchtungsbedürftige Eier zwei Richtungskörper bilden, und zwar aus zahlreichen niedern und höheren Gruppen des Thierreichs, aber es mussten doch noch grosse Lücken gelassen werden in dem Nachweis, dass es sich hier um eine gesetzmässige Erscheinung von allgemeiner Gültigkeit handle. Diese Lücken nach Möglichkeit auszufüllen, ist die Aufgabe der vorliegenden Schrift, in welcher

---

1) Sonder-Abdruck aus den „Berichten der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. Br.“ Bd. 3. Freiburg i. Br. 1887.

übrigens ausser eignen Untersuchungen auch alles zusammengetragen worden ist, was uns an neuen Thatsachen von Seiten andrer Beobachter inzwischen bekannt geworden ist.

Wir selbst waren vor allem bemüht, die Reifungserscheinungen des Eies auf dem Gebiet der Crustaceen-Klasse klar zu legen. Eines-theils deshalb, weil hier ausser unsern früheren Beobachtungen über die parthenogenetischen Eier der Daphniden und Ostracoden nur äusserst wenig bekannt war, und andererseits, weil wir hier in der Lage waren, bei denselben, oder doch bei nahe verwandten Arten die Richtungskörperbildung an parthenogenetischen und an befruchtungsbedürftigen Eiern einander gegenüberzustellen.

Wir sind nicht mit der Ueberzeugung an die Untersuchung gegangen, dass das von dem Einen von uns aufgestellte „Zahlgengesetz der Richtungskörper“<sup>1)</sup> ausnahmslose Gültigkeit haben müsse, dass überall parthenogenetische Eier nur einen, befruchtungsbedürftige aber zwei Richtungskörper bilden müssen, es schien uns vielmehr denkbar, dass Ausnahmen davon vorkommen könnten, d. h. dass das Wesentliche des Vorgangs, die Regelung der Kernsubstanz des Eies nach Masse und Beschaffenheit, auch einmal unter einer andern Form vor sich gehen könne als der der Richtungskörperbildung. Wir waren gefasst darauf, auch einmal bei befruchtungsbedürftigen Eiern nur ein primäres Richtungskörperchen sich bilden zu sehen, allein bis jetzt sind wir einer Ausnahme vom Gesetz nicht begegnet. Von unsern theoretischen Vorstellungen aus wären nach zwei Richtungen hin solche Ausnahmen von der Regel denkbar gewesen. Es hätte bei befruchtungsbedürftigen Eiern nur ein Richtungskörper vorkommen können, und zwar entweder nur der zweite, oder nur der erste. Niemand kann voraussagen, ob es nicht irgendwo Eier von so einfachem Bau und so wenig specifisch histologischer Ausprägung giebt, dass sie ein besonderes histogenes Idioplasma nicht bedürfen und deshalb auch den Kerntheil nicht auszustossen brauchen, der dieses Idioplasma enthält: den Kern des ersten Richtungskörpers. Aber auch das Unterbleiben der Bildung des zweiten Richtungskörpers wäre denkbar gewesen, sobald die Reductionstheilung des Kerns, auf welche nach unsrer Vorstellung die zweite Theilung des Eikerns abzielt, nicht mit einer ungleichen, sondern ausnahmsweise einmal mit einer gleichen Theilung des Zellkörpers einhergegangen

---

1) WEISMANN, „Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung.“ Jena 1887.

wäre. Bei Cirripeden (*Lepas* und *Peltogaster*) glaubten wir in der That eine Zeit lang, einen solchen Fall vor uns zu haben, da es uns zuerst nicht gelingen wollte, ein zweites Richtungskörperchen nachzuweisen, und da die Kleinheit der Eier und ihre eigenthümliche Entstehungs- und Vermehrungsweise einen solchen Sachverhalt als möglich erscheinen liess. Allein es zeigte sich dann doch, dass auch hier ein zweiter primärer Richtungskörper gebildet wird, so dass wir bis jetzt irgend eine Ausnahme vom Zahlengesetz der Richtungskörper anzuführen ausser Stand sind.

Die Embryogenese im eigentlichen Sinn konnte natürlich in diese Untersuchungen nicht hereingezogen werden, dagegen haben wir, wenn möglich, die Copulation der beiden Geschlechtskerne noch zu beobachten gesucht und können darüber einige neue Angaben machen.

Was die Methoden betrifft, deren wir uns zur Untersuchung bedienten, so konnte die Beobachtung an ganzen Eiern, die in Sublimat-Alkohol getödtet und dann mit Methylgrün gefärbt worden waren, hier nur selten Anwendung finden. So vortreffliche Dienste uns diese Methode auch bei den Sommereiern mancher Daphniden und Rädertiere geleistet hat, so reicht sie doch bei grösseren und undurchsichtigen Eiern nicht aus. Wir griffen hier zu derselben Methode, die wir schon früher bei den parthenogenetischen Eiern der Ostracoden angewandt hatten: Tödteten in heissem Alkohol, dem etwas Sublimat beigesetzt ist, Härten und Zerlegen in Schnittserien. Die Färbung wurde dann entweder mit Picrocarmin und Hämatoxylin, oder nur mit Hämatoxylin bewerkstelligt. Die achromatischen Elemente der Kernspindeln treten dabei allerdings nicht oder nur schwach hervor, um so deutlicher und schärfer aber die chromatischen. Da es bei unserer Untersuchung nicht auf ein Studium der Karyokinese als solcher ankam, sondern in erster Linie nur auf die Durchführung des Zahlengesetzes der Richtungskörper, so genügte diese Färbungsmethode vollkommen. Die meisten der untersuchten Arten würden auch für den ersteren Zweck wenig geeignet gewesen sein, theils der Kleinheit der Chromatin-Elemente, theils der Masse und Beschaffenheit der Dotter-Elemente halber.

Wir werden nun in Folgendem eine ausführliche Darstellung der Richtungskörper-Bildung bei befruchtungsbedürftigen Eiern verschiedener Crustaceen-Ordnungen und einer Gallwespe geben, sowie auch den Vorgang bei den parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina* beschreiben. Unsere zahlreichen Beobachtungen über die Dauereier der Daphniden dagegen sollen hier nur in kurzer Zusammenfassung

so weit mitgetheilt werden, als es nöthig ist, um zu einem Ueberblick über alle bis heute gefundenen Thatsachen über die Richtungskörper-Bildung gelangen zu können. Wir verschieben eine eingehende Darstellung der Reifungs- und Befruchtungs-Vorgänge bei den Daphniden aus dem Grund auf eine weitere, später nachfolgende Abhandlung, weil sich in dieser Thiergruppe dabei auffallende Vorgänge gezeigt haben, die mit dem Zahlengesetz der Richtungskörper nicht direct zusammenhängen und die wir gern zu gesonderter Darstellung bringen möchten. Es sind dies die Vorgänge, welche wir zuerst als „partielle Befruchtung“ gedeutet haben, für welche aber besser eine andere Bezeichnung zu wählen sein wird, wie die auch jetzt noch nicht ganz abgeschlossene Weiterführung der Untersuchungen gelehrt hat.

## I. Specieller Theil.

### 1. Die Dauereier der Daphniden.

Unsere Untersuchungen beziehen sich auf sechs Arten, zwei Polyphemiden und vier Daphninen, nämlich auf *Bythotrephes longimanus*, *Polyphemus oculus*, *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina*, *Moina rectirostris* und *Moina paradoxa*. Bei allen diesen Arten sind die Dauereier undurchsichtig und wurden deshalb auf Schnittserien untersucht, bei allen verläuft der Reifungsprocess des Eies ganz ähnlich. Im Ovarium bereits wandelt sich das Keimbläschen zur ersten Richtungsspindel um, aber erst im Brutraum, und nachdem bereits die Samenzelle eingedrungen und die Bildung der Dotterhaut begonnen hat, schnürt sich die erste Richtungszelle an der Oberfläche des Eies ab. Es folgt dann die Bildung der zweiten Richtungsspindel und die Abtrennung des zweiten Richtungskörpers, der nahe dem ersten dicht unter die Eischale sich lagert, eingesenkt in den Eikörper. Eine secundäre Theilung des ersten Richtungskörpers, wie sie bei den parthenogenetischen Eiern regelmässig erfolgt, haben wir hier nicht beobachtet.

### 2. Die parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*.

Schlamm aus den Salzsümpfen bei Marseille, den wir der Güte des Herrn MARION verdanken, lieferte uns das Material zu diesem Theil unsrer Untersuchung. Derselbe wurde am 14. Juni 1887 mit süßem Wasser übergossen, und es entwickelten sich schon bald einige Artemien aus ihm, obwohl derselbe 9 Jahre lang völlig trocken aufbewahrt worden war. Schon am 11. Juli waren sechs Weibchen nahe-

zu erwachsen und trugen Eier im Uterus. Es ist schon seit den Untersuchungen JOLY'S bekannt <sup>1)</sup>, dass die Marseiller Colonie von *Artemia*, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend aus Weibchen besteht. JOLY konnte unter 3000 untersuchten Thieren kein Männchen entdecken und schloss daraus, dass entweder die Thiere Zwitter seien, oder dass, wenn Männchen dennoch existiren sollten, eine einzige Befruchtung für mehrere aufeinanderfolgende Generationen ausreiche (1840). Im Jahre 1873 beobachteten dann CARL VOGT und v. SIEBOLD <sup>2)</sup> Artemien aus Salzlachen derselben Küste, und auch sie konnten nur Weibchen auffinden, so dass der letztgenannte Forscher mit vollem Recht ihre Fortpflanzungsweise als Parthenogenese in Anspruch nahm. Auch wir erhielten aus dem Marseiller Schlamm fast ausschliesslich Weibchen, welche sich parthenogenetisch fortpflanzten, und zwar zuerst durch Subitaneier, d. h. durch Eier, welche sich sofort und noch im Uterus der Mutter zu Embryonen entwickeln und dann als Nauplius-Larven von dort ausschwärmen. An diesen Eiern sind die nachfolgenden Untersuchungen angestellt. Dass sie sich parthenogenetisch entwickelten, wurden dadurch gesichert, dass die Thiere, die zur Untersuchung benutzt werden sollten, schon vor ihrer Reife in besondern Behältern isolirt wurden. Am 14. Juni war der trockene Schlamm mit Wasser angesetzt worden, am 20. Juli gebar zum ersten Mal eines der Weibchen Junge, und zur selben Zeit fand sich unter den Weibchen ein halbwüchsiges Männchen von 7 mm Körperlänge mit grossen Greifzangen am Kopf vor. Es blieb indessen das einzige, und auch in den späteren Generationen trat keines wieder auf. Immerhin beweist es, dass in der Marseiller *Artemia*-Colonie die Fähigkeit, Männchen hervorzubringen, nicht gänzlich erloschen, wenn auch vielleicht auf die erste Generation des Jahres beschränkt ist. Es wäre nicht ohne Interesse, wenn darüber an Ort und Stelle genauere Beobachtungen angestellt werden könnten.

Unser einziges Männchen machte zuerst am 24. Juli Begattungsversuche an einem Weibchen, welches rothbraune Dauereier im Uterus trug; doch vergeblich, das Weibchen suchte es abzuschütteln und liess sich nicht zur Begattung herbei. Auch später kam es — soweit unsre Beobachtung es controliren konnte — niemals zur Begattung, obwohl

---

1) JOLY, „Histoire d'un petit Crustacé (l'*Artemia salina*)“ etc., in: *Annales des Sciences Nat.*, T. 13, 1840, p. 251.

2) SIEBOLD, „Ueber Parthenogenesis der *Artemia salina*“, in: *Sitz.-Ber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss.* v. 7. Juni 1873,



das Männchen bis zum 20. October, also vier Monate lebte, und auch dann, als wir es tödteten, noch munter umherschwamm. In der letzten Zeit machte es keine Begattungsversuche mehr.

Die Eier, auf welche sich unsere Beobachtungen über Bildung des Richtungskörpers beziehen, stammten alle von isolirten Weibchen her und waren Subitan-Eier. Solche Eier sind ziemlich gross und bestehen fast ganz aus einem feinkörnigen Dotter von grünlichblauer Farbe. Eine sehr dünne Schicht von Protoplasma überzieht die Dotterkugel auf der Oberfläche, und im reifenden Eierstocks-Ei steigt das grosse Keimbläschen an die Oberfläche (Fig. 1) und liegt unmittelbar unter dieser Rindenschicht. Um diese Zeit erkennt man eine grosse Zahl von Chromatin-Körnern, zwischen 30 und 40 etwa, die an einem nicht färbbaren hellen Faden zu einer mehrfach verschlungenen Schnur aufgereiht zu sein scheinen (Taf. XXV, Fig. 1 A). Etwas später, unmittelbar nachdem das Ei in den Uterus übergetreten ist, findet man sie dann ganz regelmässig angeordnet in der Aequatorial-Ebene der Richtungsspindel liegen, deren achromatische Fasern bereits zu erkennen sind (Fig. 2). Die Spindel bildet sich innerhalb des Contours des Keimbläschens und liegt zuerst tangential zur Eioberfläche, während schon die zu Stäbchen ausgewachsenen Chromatinkörner anfangen sich der Quere nach zu theilen. Die ganze Spindel macht dann eine Drehung um  $90^{\circ}$ , so dass jetzt die Spindelachse senkrecht zur Eioberfläche steht, und die äussere Hälfte der Spindel wird dabei ganz kurz, gewissermaassen niedergedrückt (Fig. 3). Sodann erfolgt die Lostrennung des einen Richtungskörpers, der hier, wie bei allen bisher darauf untersuchten parthenogenetischen Eiern, auch der einzige bleibt. Der Vorgang der Abtrennung selbst lässt sich natürlich auf Schnitten nicht verfolgen, aber wohl gelang es uns, den ziemlich grossen und zuerst fast kugeligen Richtungskörper unmittelbar nach vollendeter Abschnürung nachzuweisen (Fig. 4 *Rk*). Derselbe verhält sich etwas anders als bei den Daphniden, insofern er ganz aus dem Eikörper heraustritt, so also wie bei den meisten andern Thieren, und nun frei zwischen dem Ei und der gleichzeitig gebildeten zarten Dotterhaut liegt. An demselben Ei, welches in einem Schnitt das Richtungskörperchen aufwies, erkannte man an einem der folgenden Schnitte die zum Eikern umgewandelte innere Hälfte der Richtungsspindel, auch kugelig von Gestalt und schon etwas in die Tiefe der Dotterkugel eingesunken, ohne sichtbaren Protoplasmahof (Fig. 4 *Eik*). Dieser Kern spielt nun die Rolle des Furchungskerns, bildet sich zur Furchungsspindel um, und in Fig. 5 sehen wir bereits die durch Theilung aus

ihm entstandenen zwei ersten Furchungskerne, mit deren Trennung sich das ganze Ei gleichzeitig in die zwei ersten Furchungskugeln gespalten hat. Das Richtungskörperchen liegt etwas abgeflacht in der Nähe des einen — vermuthlich des animalen — Eipols (*Rk*).

Weiter haben wir die Entwicklung nicht verfolgt; das Beobachtete genügt, um sicher zu stellen, dass bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Artemia* nur ein primärer Richtungskörper gebildet wird. Ob derselbe sich später etwa in zwei secundäre Körper spaltet, ist uns unbekannt geblieben.

### 3. *Branchipus*.

GRUBE war es, der die Gattung *Branchipus* in zwei Gattungen spaltete, in *Artemia* und *Branchipus* sensu strictiore. Diese Unterscheidung mag in systematischer Hinsicht ganz gerechtfertigt sein, insofern trotz der geringfügigen Unterschiede zwischen beiden Formkreisen doch jeder wieder aus einer Anzahl verschiedener Arten besteht. Dass aber diese Gattungs-Unterschiede — hauptsächlich Vorhandensein oder mehr oder weniger vollständige Verkümmern der Schwanzgabel und Zusammenziehung des 8. und 9. Abdominalsegmentes in eines — sehr geringe und schwankende sind, geht schon aus den vielbesprochenen Beobachtungen und Versuchen von SCHMANKEWICH<sup>1)</sup> hervor, der bekanntlich durch Veränderung des Salzgehaltes des Wassers die *Artemia*-Form nahezu in eine *Branchipus*-Form umwandeln konnte.

Wir heben dies deshalb hier hervor, weil unsere hier folgenden Beobachtungen über die Zahl der Richtungskörper bei *Branchipus* dadurch insofern eine erhöhte Bedeutung erlangen, als sie, mit denen von *Artemia* zusammengehalten, gewissermaassen die beiderlei Eier einer und derselben Gattung darstellen, *Branchipus* die befruchtungsbedürftigen, *Artemia* aber die parthenogenetischen. Gern hätten wir die befruchtungsbedürftigen Eier von *Artemia* untersucht, allein es war uns nicht möglich, derselben habhaft zu werden, da der ungewöhnlich kalte Winter von 1887 auf 88 unsern Plan, die von LEYDIG seiner Zeit entdeckte geschlechtliche Colonie von *Artemia* bei Cagliari auf Sardinien in den Kreis unserer Untersuchungen zu ziehen, vereitelte. Die Thiere erschienen nicht in diesem Winter.

---

1) „Ueber das Verhältniss der *Artemia salina* etc.“, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl. zu Bd. 25, 1875.

Die Eier von *Branchipus* sind bekanntlich kugelig und werden bei ihrem Eintritt in den Uterus befruchtet, worauf sich dann sofort die Dotterhaut um sie bildet, und bald auch die dicke und harte Schale, deren Substanz von den Uterindrüsen geliefert wird. Wenn man deshalb ein Thier tödtet, unmittelbar nachdem Eier in den Uterus übergetreten sind, kann man sicher sein, die Bildung der Richtungskörper und Einiges vom Befruchtungsvorgang zu sehen. Wir haben den ersteren Vorgang hier nicht so ausführlich verfolgt wie bei andern Arten, die gegebenen Abbildungen einiger Schnitte werden indessen genügen, um zu beweisen, dass hier zwei primäre Richtungskörper gebildet werden. Fig. 13, Taf. XXV stellt einen Schnitt durch ein Ei vor, welches in der ersten Theilung begriffen ist; die beiden Furchungskerne hängen noch zusammen, aber die Furche zwischen den Zellkörpern hat bereits einzuschneiden begonnen, und in ihr liegen drei Richtungskörper (*Rk* 1 und 2), welche also die Bildung von zwei primären Körpern beweisen, deren erster sich nachträglich, und zwar sehr früh schon getheilt hat (Fig. 13 A).

Fig. 12 zeigt die Copulation der Geschlechtskerne im Centrum des Eies. Die Verschmelzung derselben hat noch nicht stattgefunden, beide Kerne besitzen noch Bläschenform, liegen aber dicht an einander, in ihrem Innern unregelmässig vertheilt eine grössere Zahl von Chromatin-Körnchen.

#### 4. *Estheria*.

Die Eier von *Estheria cycladoides* sind für unsere Studien weniger geeignet, als man erwarten konnte. Sie sind relativ sehr klein, und ihr feinkörniger Dotter überwiegt so sehr gegen das Protoplasma und gegen die ungemein kleinen Kerngebilde, dass es recht schwer hält, die letzteren überhaupt aufzufinden. Wir haben es daher trotz der Leichtigkeit, mit der man die Thiere züchten, die Reifung der Eier verfolgen und den Moment ihres Austritts in den Brutraum, sowie die Begattung beobachten kann, doch wieder aufgegeben, an diesem Objecte die Vorgänge der Eireifung und Copulation ausführlich und im Einzelnen zu verfolgen. Doch haben wir wenigstens das Hauptsächliche davon gesehen und feststellen können, dass zwei primäre Richtungskörper auch hier gebildet werden.

Fig. 27 u. 27 A, Taf. XXVII zeigten dieselben dicht neben einander auf der Oberfläche des Eies liegend und scheinbar nur aus je einem Kern bestehend. Die geringe Menge von Protoplasma, welche dieselben ohne

Zweifel auch hier umgiebt, ist nur als dunkler Contour sichtbar. Ebenso schien sie auch bei den beiden Geschlechtskernen sehr gering zu sein, welche in diesem Falle ihre Vereinigung nicht im Mittelpunkte des Eies, sondern ziemlich nahe unter den Richtungskörpern vollzogen (Fig. 27 *Eik* + *Spk* und Fig. 27 *B*).

### 5. *Eupagurus prideauxii*.

Das Material zu unseren Untersuchungen erhielten wir auf der Zoologischen Station zu Neapel in reichlicher Menge und in frischem Zustand. Die Krebse wurden sofort nach Empfang auf junge Stadien ihrer Eier durchgesehen, und wo sich solche fanden, wurden dieselben vom Thier abgelöst und nach der oben angegebenen Methode mit heissem Sublimatalkohol getödtet, gehärtet und in Schnittserien zerlegt. Die Thiere in Gefangenschaft legen zu lassen, glückte nur selten und ist auch entbehrlich, da man auf die beschriebene Weise eine grosse Zahl Eier der jüngsten Stadien erhalten kann, zumal die Hunderte von Eiern, welche das einzelne Thier mit sich herumträgt, nahezu auf dem gleichen Stadium sich befinden. Wir konnten sowohl die Erscheinungen der Eireifung, als die der Befruchtung auf zahlreichen Schnitten studiren.

Die jüngsten der bereits abgelegten Eier zeigten an einem Punkt der Oberfläche das zur ersten Richtungsspindel umgewandelte Keimbläschen, noch tangential gelagert (Taf. XXVI, Fig. 14), wie die Stellung der Aequatorialplatte erkennen lässt. Bei etwas älteren Eiern hat sich dann die Spindel gedreht und steht nun in radialer Richtung (Taf. XXVI, Fig. 15 *Rsp* 1).

Die Aequatorialplatte scheint 12 Chromatin-Elemente zu enthalten, deren Spaltung in der Querrichtung<sup>1)</sup> in Fig. 15 deutlich zu sehen ist, wie in Fig. 16 ihr Auseinanderrücken an die Pole der Spindel. Auf letzterer Figur ist die Zahl der Elemente geringer angegeben, was indessen wohl kaum der Wirklichkeit entspricht und auf Zufälligkeiten des Präparates beruhen mag. Auf Fig. 18 ist die

1) Wenn in dieser Abhandlung wiederholt von einer „Quer“-Theilung der Chromatin-Elemente der Aequatorialplatte gesprochen wird, so steht dies nur scheinbar in Widerspruch mit der sonst allgemein angenommenen „Längsspaltung“ dieser Elemente. Die Spaltung erfolgt eben in der Aequatorialebene, und es hängt von der Form der Elemente selbst ab, ob man sie als Quer- oder als Längstheilung bezeichnen muss. Hier z. B. wachsen die sphäroidalen Körner zu Stäbchen aus, welche die Aequatorialebene in ihrer Längsmittle schneidet.

Trennung des ersten Richtungskörpers beinahe vollendet, welche sodann in Fig. 19 A und B von der Fläche gesehen dargestellt ist. In demselben Ei war bereits die zweite Richtungsspindel völlig ausgebildet (Fig. 19 C und D), und auch diese scheint wieder 12 Chromatin-Elemente zu enthalten, die sich der Quere nach theilen. Von Längsspaltung zu reden, wäre hier nicht zutreffend, da die Elemente runde Körnchen sind, die sich vor der Theilung zu Stäbchen strecken und senkrecht auf der Aequatorialebene stehen, in der auch ihre Theilung erfolgt.

Das Eindringen der Spermazelle in's Ei erfolgt schon etwas früher. In Fig. 20 liegt bereits der Eikern im Mittelpunkt des Eies, umgeben von einem sternförmigen Protoplasma-Körper, dessen Ausläufer zwischen die Dotterkugeln eindringen und mit dem feinen Netz von Protoplasma-Fäden und -Platten zusammenhängen, welches alle Dotterelemente umspinnt und bis an die Oberfläche des Eies reicht. Dort bildet es dann wieder eine compacte, wenn auch dünne Schicht, die Rindenschicht des Eies.

Eikern und Protoplasma-Mantel desselben kann man trotz dieses Zusammenhangs mit dem erwähnten Protoplasma-Netz doch auch hier als Binnen-Eizelle bezeichnen. Nicht weit von ihr liegt tief im Innern des Dotters der Sperma-Kern (Fig. 20 *Spz*), ebenfalls von einem Protoplasma-Mantel umhüllt (Fig. 20 A, *Spz*).

Etwas später findet man dann die beiden Kerne im Mittelpunkt des Eies inmitten einer gemeinsamen, sternförmigen Protoplasma-Masse (Fig. 21 *Fk*), und auf der Oberfläche des Eies erkennt man die beiden Richtungskörper (*Rk* 1 und 2). Die Geschlechtskerne befinden sich wohl im sog. Knäuelstadium; eine grosse Zahl sphäroider Chromatin-Elemente liegen unregelmässig zerstreut im Innern der bläschenförmigen Kerne, theilweise jedenfalls unter einander verbunden durch blasse Fäden. Eine Verschmelzung der Kerne ist noch nicht eingetreten. Sie erfolgt aber bald, wie aus Taf. XXVII, Fig. 22 und 23 zu ersehen ist. In Fig. 22 hat die Verlöthung der Kerne an einer Stelle bereits begonnen, und die Chromatinkörner mit ihren Verbindungsfäden beginnen schon sich gegen diese Stelle hin zu sammeln. In Fig. 23 ist bereits Verschmelzung in grösserer Ausdehnung eingetreten, und die Concentrirung der Chromatin-Elemente gegen die Verschmelzungsfläche hin ist noch auffallender. Etwas später findet man dann nur einen grossen Kern im Mittelpunkt des Eies.

Auch die Umwandlung des Furchungskernes zur ersten Furchungsspindel haben wir gesehen und das Auseinanderrücken der Chromatin-

Stäbchen beobachtet. Die Fig. 23 A und 23 B geben davon eine Anschauung und zeigen, dass die Kernelemente hier sehr zahlreich sind, scheinbar viel zahlreicher als in den Richtungsspindeln. Doch ist eine genaue Zählung nicht ausführbar gewesen.

### 6. *Mysis*.

Die Untersuchung mariner Crustaceen hatten wir mit einer kleinen *Mysis* begonnen, die in Schaaren in einigen der Schau-Aquarien der neapolitanischen Station lebt, in der Hoffnung, an ihr ein besonders günstiges, weil stets zu habendes Material zu finden. Diese Hoffnung wurde jedoch dadurch getäuscht, dass die Kern-Elemente bei dieser Art sehr klein sind. Wir vertauschten deshalb diesen Podophthalmen bald gegen den viel günstigeren *Eupagurus*. Doch wurde immerhin so viel festgestellt, wie auf den beiden Schnitten Taf. XXVII, Fig. 25 und 26 zu sehen ist. Der erstere zeigt ein Ei, auf dessen Oberfläche am einen Pol eine Richtungskörper-Masse liegt, in der zwei Kerne deutlich (bei stärkerer Vergrößerung) zu erkennen waren. Dies müssen also die beiden primären Richtungskörper sein, da ein einziger primärer Körper sich niemals so früh schon in secundäre Zellen theilt. Der Eikern (*Eik*), oder vielmehr die sternförmige Binnen-Eizelle befindet sich auf dem Weg nach dem Mittelpunkt des Eies, um dort mit der Spermazelle (*Spz*) zusammenzutreffen, welche von dem den Richtungskörpern entgegengesetzten Pol her ins Ei eingedrungen ist. Man erkennt ihre Bahn und die strahlenförmigen Ausläufer ihres Zellkörpers. Fig. 26 zeigt die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen im Mittelpunkt des Eies; die beiden Kerne liegen noch unverschmolzen neben einander.

### 7. *Orchestia*.

An dem ovalen, recht grossen und dotterreichen Ei einer neapolitanischen *Orchestia*-Art fanden wir die Richtungskörper schon fertig auf der Oberfläche des Eies in der Nähe des einen Poles liegen, während im Mittelpunkt des Eies die Copulation der Geschlechtskerne gerade begonnen hatte. Taf. XXVII, Fig. 24 zeigte die Lage der Richtungskörper; Fig. 24 A lässt bei stärkerer Vergrößerung erkennen, dass es deren drei sind, von denen der eine etwas grösser ist und gesondert liegt, die andern beiden kleiner und dicht beisammen. Die letzteren entsprechen zusammen dem ersten primären Richtungskörper, der einzeln liegende dem zweiten primären.

Die copulirenden Kerne im Centrum des Eies zeigt Fig. 24 B

bei stärkerer Vergrößerung, die farblosen Verbindungsfäden der Chromatin-Körner, welche bei *Eupagurus* so deutlich waren, konnten hier vermuthlich wegen der Kleinheit des Objectes nicht erkannt werden.

### 8. *Lepas anatina* und *Balanus*.

Die Umwandlung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel geht schon im Eierstock vor sich, wie Taf. XXV, Fig. 6 zeigt, auf welchem die Richtungsspindel bereits gebildet ist, wenn sie auch noch tangential liegt. Später stellt sie sich auch hier radial, wie Fig. 7 zeigt, und der erste Richtungskörper schnürt sich ab, während sich unter ihm die zweite Richtungsspindel bildet (Fig. 8). Das Präparat ist kein Schnitt, sondern es zeigt ein Stückchen der Eioberfläche, auf welcher, eingesenkt in die Eisubstanz, der Richtungskörper liegt, während die zweite Spindel etwas darunter zu denken ist (*Rsp* 2). Die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers haben wir nicht beobachtet, dass sie aber erfolgt, kann keinem Zweifel unterliegen, da in Fig. 8 die im Ei zurückgebliebenen Kernelemente bereits wieder zur Aequatorialplatte einer Spindel angeordnet sind.

Bei *Balanus* hat schon HOEK vor längerer Zeit einen Richtungskörper gesehen, und zwar an den dem Mantelraum entnommenen jungen Eiern. An solchen sieht man in der That stets einen solchen Körper dem einen Eipol aufliegen, aber nur einen, der zweite ist wie bei *Lepas* nicht ohne Weiteres nachzuweisen, und wir mussten darauf verzichten, dies zu thun, da es uns an einer hinreichenden Menge von Material fehlte. In Ovarial-Eiern konnten wir die erste Richtungsspindel nachweisen, in deren Aequatorialplatte vier Doppel-Chromatin-elemente von Körnerform enthalten sind.

### 9. *Peltogaster paguri*.

Auch bei diesem Schmarotzer des *Eupagurus prideauxii* lassen sich die Richtungskörper nur schwer auffinden und es bedurfte vieler vergeblicher Untersuchungen, ehe es uns glückte den Nachweis zweier primärer Richtungskörper hier zu erbringen.

Die Umwandlung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel geht schon im Ovarium vor sich. Färbt man ein reifes Ei mit Methylgrün, so tritt das umgewandelte Keimbläschen an der Oberfläche des Dotters, eingesenkt in denselben, sehr gut hervor, und man erkennt ausser dem noch persistirenden Nucleolus etwa ein Dutzend ziemlich grosse Chromatin-Körner in der gleichmässig feinkörnigen Masse der Kernsubstanz, von denen häufig — ob i m m e r, können wir nicht bestimmt



sagen — je zwei durch einen weniger stark gefärbten Faden verbunden sind (Taf. XXV, Fig. 9).

Fig. 10 zeigt ein Ei aus dem Mantelraum, an welchem beide Richtungskörper bereits abgetrennt sind (*Rk* 1 und 2), während gerade unter ihnen eine Anzahl Chromatin-Körner den Eikern anzeigen. Noch im Stadium der Zweitheilung des Eies finden sich diese beiden primären Richtungskörper am Pol des Eies, ohne dass eine secundäre Theilung des einen von ihnen stattgefunden hätte.

### 10. *Spathegaster tricolor*.

Die Eier dieser Gallwespe werden im Juli gelegt, und zwar in die Unterfläche zarter Eichenblätter. Man kann die Ablage derselben gut beobachten, wenn man die Thiere in einem hellen Zwinger ausschlüpfen lässt und ihnen frisches Eichenlaub darbietet. Bald nach dem Ausschlüpfen erfolgt die Begattung, und meist noch am selben Tag beginnen die Weibchen in die Blattflächen einzustechen. Die Eier werden einzeln in das Parenchym des Blattes gelegt, aber oft viele ziemlich nahe beisammen, wie man ja auch die daraus erwachsenden linsenförmigen *Neuroterus*-Gallen in grösserer Zahl, manchmal bis zu über einem Dutzend auf einem und demselben Blatt findet. Wie ADLER zuerst gezeigt hat, stehen die früher als Arten besonderer Gattungen beschriebenen Gallwespen: *Spathegaster tricolor* und *Neuroterus fumipennis* in einem und demselben Generationskreis, die erstere tritt im Sommer auf und ist die Geschlechtsform, die letztere erscheint im Frühjahr und ist die parthenogenetische Generation. Es wäre interessant gewesen, die Eier beider Generationen auf ihre Reifungserscheinungen zu prüfen; da wir indessen im Frühjahr des nöthigen Materials ermangelten, mussten wir uns zunächst auf die Geschlechts-Generation beschränken.

Trotz der bedeutenden Kleinheit der Eier, deren Durchmesser nur 0,008 Mn. beträgt, eignen sich dieselben doch ganz wohl zur Untersuchung, indem sie sich mit dem Blattstück, in dem sie liegen, härten und in Schnitte zerlegen lassen. Bei durchfallendem Lichte kann man die frisch gelegten Eier zwar nicht mit blossem Auge, wohl aber mit der Lupe wahrnehmen und mit ihrer unmittelbaren Umgebung heraus-schneiden. Wir konnten dabei die Angabe ADLER'S und BEYERINCK'S vollkommen bestätigen, dass nämlich das Ei selbst noch keinen Reiz auf das umgebende Blattgewebe ausübt, dass somit nicht ein Gift bei der Ablage des Eies in das Pflanzengewebe gelangt, welches die Ursache der Gallenwucherung ist, wie man früher annahm.

Die Eier von *Spathogaster tricolor* enthalten nur wenig Dotter, der in Gestalt grösserer und kleinerer kugeliger Körner ziemlich gleichmässig im Zellkörper des Eies vertheilt ist. Die jüngsten Eier, welche wir erhielten, zeigten bereits zwei primäre Richtungskörper in der Oberflächenschicht des Eies (Taf. XXVIII, Fig. 28, *Rk* 1 und 2). Beide bestanden aus einem ovalen Kern, in dem mehrere sehr kleine Chromatinkörnchen lagen, und waren eingebettet in das Eiprotoplasma, ohne dass man einen eigentlichen, zu ihnen selbst gehörigen Zellkörper bemerken konnte. Darunter lag ein zweites Kerngebilde, offenbar der Eikern (*Eik*), und etwas seitlich davon, auch noch in der Rinde des Eies, ein stärker gefärbter Fleck, den man vielleicht als Spermakern deuten darf (*Spk*?).

In etwas älteren Eiern beobachteten wir wiederholt die Copulation der beiden Geschlechtskerne (Fig. 29). Sie geht in der Tiefe des Eikörpers vor sich, und zwar — soweit unsere Beobachtungen reichen — ganz so wie bei Crustaceen. Wir fanden die Kerne theils so, wie in Fig. 28 dargestellt, zur Hälfte sich deckend und dicht aufeinanderliegend, theils auch länger gestreckt und mit ihrem einen Ende sich kreuzend. Die Verschmelzung derselben haben wir nicht gesehen, die Chromatinkörnchen sind kleiner als in den Richtungskörpern, und ihre Zahl lässt sich nicht mit Bestimmtheit angeben, wenn es auch den Anschein hat, als lägen ihrer vier in jedem Kern.

Noch etwas später fanden wir die Copulation schon vollzogen und die erste Furchungsspindel gebildet. In Fig. 30 sieht man dieselbe etwas schräg von oben, so dass nur die eine der beiden Tochter-Kernplatten zu sehen ist; die andere lag tiefer und hätte, ohne das Bild zu verwirren, nicht wohl eingezeichnet werden können. In diesem Stadium befinden sich die beiden Richtungskörper noch wie vorher dicht beisammen in der Rinde des Eies und zeigen noch keine Vorbereitungen zu weiterer Theilung. Ob dieselbe später eintritt, haben wir bisher nicht beobachten können.

Zum Schluss dieser Angaben über Gallwespen-Eier sprechen wir Herrn Dr. ADLER unsern herzlichsten Dank aus für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit welcher er uns seine reiche Erfahrung in Bezug auf die Wahl des richtigen Untersuchungsobjectes zur Verfügung stellte und uns mit Material versorgte. Ohne seinen Rath würden wir jedenfalls nicht ohne Umwege die für diese Untersuchung am besten passende Art herausgefunden haben.

## Zusammenstellung der bis jetzt bekannten Belege zum „Zahlengesetz der Richtungskörper“ und Vertheidigung seiner Deutung.

Wir verstehen unter dem „Zahlengesetz der Richtungskörper“ die empirische Thatsache, dass bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur ein Richtungskörper gebildet wird, bei befruchtungsbedürftigen aber deren zwei. Inwiefern es berechtigt ist, dieses Beobachtungsergebnis als ein biologisches „Gesetz“ zu bezeichnen, soll in der Folge besprochen werden, nachdem zuerst das empirische Material, welches zur Begründung desselben bis heute vorliegt, in systematischer Gruppierung hier vorgeführt worden ist. Als das betr. Gesetz zuerst von dem Einem von uns aufgestellt wurde <sup>1)</sup>, gebrauchte derselbe die hier gewählte Bezeichnung dafür noch nicht; es hat sich aber inzwischen als recht wünschenswerth herausgestellt, irgend eine kurze Bezeichnung dafür zu haben.

Wir geben zuerst eine Zusammenstellung der wenigen Beobachtungen von parthenogenetischen Eiern, lassen dann die weit zahlreicheren an befruchtungsbedürftigen Eiern folgen, um sodann aus dem vorgelegten Material Schlüsse auf die Gesetzmässigkeit der Erscheinung zu ziehen. Schliesslich sollen noch einige Bemerkungen zu Gunsten der von dem Einem von uns früher schon versuchten Deutung des Gesetzes Platz finden, sowie einige weitere Erwägungen.

### I.

Die Eireifung bei parthenogenetischen Eiern wurde bisher untersucht und dabei die Abschnürung von nur einem Richtungskörper festgestellt bei folgenden Arten:

- |                                   |                               |
|-----------------------------------|-------------------------------|
| 1) <i>Polyphemus oculus</i>       | durch WEISMANN.               |
| 2) <i>Leptodora hyalina</i>       | durch WEISMANN und ISCHIKAWA. |
| 3) <i>Bythotrephes longimanus</i> | „ „ „                         |
| 4) <i>Moina rectirostris</i>      | „ „ „                         |
| 5) <i>Moina paradoxa</i>          | „ „ „                         |
| 6) <i>Daphnia longispina</i>      | „ „ „                         |

1) WEISMANN, „Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung.“ Jena 1887.

- |     |  |                               |
|-----|--|-------------------------------|
| 7)  | <i>Daphnella brachyura</i>                   | durch WEISMANN und ISCHIKAWA. |
| 8)  | <i>Sida crystallina</i>                      | „ „ „ „                       |
| 9)  | <i>Artemia salina</i>                        | „ „ „ „                       |
| 10) | <i>Cypris reptans</i>                        | „ „ „ „                       |
| 11) | <i>Cypris fuscata</i>                        | „ „ „ „                       |
| 12) | <i>Callidina bidens</i> (Räderthier)         | „ „ „ „                       |
| 13) | <i>Conochilus volvox</i>                     | „ „ „ „                       |
| 14) | Eine nicht bestimmte Aphide durch BLOCHMANN. |                               |
| 15) | <i>Forda formicaria</i> (Aphide)             | „ „                           |

## II.

Verzeichniss der Arten, bei welchen zwei primäre Richtungskörper nachgewiesen sind<sup>1)</sup>.

### I. Coelenteraten.

#### 1. Spongien.

*Spongilla* nach FIEDLER<sup>2)</sup>.

#### 2. Hydromedusen.

*Aeginopsis* nach O. HERTWIG.

*Nausithoe* „ „ „

*Pelagia* „ „ „

*Lucernaria* nach KOWALEWSKY.

*Millepora plicata* nach SIDNEY HICKSON<sup>3)</sup>.

1) Den Literatur-Nachweis geben wir nur, bei solchen Arten, bei denen wir ihn nicht schon in unserer ersten gemeinsamen Abhandlung in den „Berichten der Freiburger naturforschenden Gesellschaft“, Bd. 3, Heft 1, 1887 (auch als Separatum erschienen bei J. C. B. Mohr, Freiburg i. Br. 1887) gegeben haben.

2) In: Zool. Anzeiger vom 28. November 1887, p. 634.

3) In: Proceed. Royal Soc. Vol. 43, No. 261. 8. Dec. 1887, und Phil. Transact. of the Royal Soc. Vol. 179 (1888), p. 193. Der Verfasser beschreibt den Vorgang folgendermaassen: „before maturation the germinal vesicle disappears and a spindle-shaped body with longitudinal striae appears, which throws out the first polar globule. A second and larger spindle appears after the first polar globule is thrown out, which in its turn discharges the second polarglobule“. Diese Beobachtung ist um so wichtiger, als es die einzige Hydroidpolypen-Art ist, bei welcher der Vorgang bisher eingehend studirt wurde, und als sie die ältere Angabe R. BERGH's entkräftet, welcher — wie in unserer früher erschienenen Abhandlung „Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern“

2. Siphonophoren.

*Hippopodius* nach P. E. MÜLLER.

3. Ctenophoren.

*Gegenbauria cordata* nach O. HERTWIG.

II. Würmer.

1. Plathelminthen.

*Leptoplana tremellaris* nach SELENKA.

*Euryleptus* „ „

*Thysanozoon* „ „

*Stylochopsis* nach GÖTTE.

*Malacobdella* und andere Nemertinen nach HOFMANN.

2. Nemathelminthen.

*Ascaris megalocéphala* nach NUSSBAUM, E. VAN BENEDEN,  
CARNOY u. A.

*Ascaris lumbricoides* nach CARNOY, BOVERI.

*Coronilla robusta* nach CARNOY.

*Filaroides mustelarum* „

*Spiroptera strumosa* „

*Sagitta* nach HERTWIG und FOL.

3. Gephyreen.

*Thalassema* nach CONN.

4. Annulaten.

*Eupomatus uncinatus* nach HATSCHEK.

*Hermella alveolata* nach HORST.

*Chaetopterus pergamentaceus* nach WILSON.

*Pomatoceros (Serpula)* nach VON DRASCHE.

*Nephelis* nach BÜTSCHLI und O. HERTWIG.

*Haemopsis* nach O. HERTWIG.

*Myzostoma* nach BEARD.

*Clepsine* nach HOFMANN und WHITMAN.

*Dinophilus* nach KORSCHULT.

*Rhynchelmis* nach VEJDOVSKY<sup>1)</sup>.

III. Echinodermen.

*Echinus lividus* nach HERTWIG und FOL.

*Echinus brevispinosus* „ „ „

besprochen wurde — nur einen Richtungskörper bei *Gonothyraea* beobachtet hatte. Es ist jetzt wohl nicht mehr daran zu zweifeln, dass der zweite nur nicht zur Beobachtung gelangt war.

1) „Zrani Oplozeni Ryhovani Vaicka. V. Praze 1888.

*Toxopneustes variegatus* nach SELENKA.

*Asteracanthion* nach HERTWIG.

*Asterias glacialis* nach FOL.

#### IV. Mollusca.

##### 1. Lamellibranchiata.

*Ostrea* nach BROOKS.

*Tellina* nach O. HERTWIG.

*Unio pictorum* nach RABL.

##### 2. Gasteropoden.

*Amphorina coerulea* nach TRINCHESE.

*Amphorina siottii* „ „

*Neritina fluviatilis* nach BLOCHMANN.

*Helix pomatia* und *nemoralis* nach JHERING.

*Helix aspersa* nach PEREZ.

*Aplysia* nach MANFREDI.

*Chromodoris* nach FILIPPO RHO.

*Limax* nach MARK.

*Arion* nach PLATNER.

*Limnaeus* nach RABL, BÜTSCHLI und WOLFSOHN.

*Pterotrachea* nach FOL und HERTWIG.

*Phyllirhoë* nach HERTWIG.

*Berghia coerulescens* nach TRINCHESE.

*Succinea pfeifferi* nach BÜTSCHLI.

##### 3. Pteropoden.

*Cymbulia peronii* nach HERTWIG.

*Cavolinia tridentata* nach HERTWIG.

##### 4. Cephalopoden.

*Sepia officinalis* nach VIALLETON<sup>1)</sup>.

*Loligo* nach USSOW.

*Argonauta* nach USSOW.

##### 5. Tunicaten.

*Phallusia mammillata* nach HENKING<sup>2)</sup>.

1) In: Zool. Anzeiger, 1887, p. 384.

2) Nach gütiger mündlicher Mittheilung von Herrn Dr. HENKING bilden sich während und kurz nach dem Eindringen des Spermatozoons zwei primäre Richtungkörper. Ich habe an einem seiner Präparate das erste Richtungkörperchen bereits abgeschnürt gesehen, während die zweite

*Ciona intestinalis* nach HENKING <sup>1)</sup>.

*Salpa pinnata* nach SALENSKY <sup>2)</sup> und TODARO <sup>3)</sup>.

„ *maxima* „ „ „ „  
 „ *mucronata* „ „ „ „  
 „ *fusiformis* „ „ „ „

6. Bryozoen.

*Pedicellina echinata* nach HATSCHEK <sup>4)</sup>.

V. Arthropoden.

1. Crustaceen.

*Lepas anatina* nach WEISMANN und ISCHIKAWA.

*Peltogaster paguri* „ „ „

*Cetochilus septentrionalis* nach GROBBEN.

*Branchipus* nach WEISMANN und ISCHIKAWA.

*Estheria cycladoides* „ „ „

*Bythotrephes longimanus* „ „

*Polyphemus oculus* „ „ „

*Daphnia pulex* „ „ „

*Daphnia longispina* „ „ „

*Moina rectirostris* „ „ „

*Moina paradoxa* „ „ „

*Asellus aquaticus* nach LEICHMANN <sup>5)</sup>.

*Orchestia* nach WEISMANN und ISCHIKAWA.

*Mysis* „ „ „ „

*Eupagurus prideauxii* nach „

2. Insecten.

*Musca vomitoria* nach BLOCHMANN.

*Blatta germanica* „ „

*Aphis aceris* „ „

Richtungsspindel gerade darunter bereits gebildet war und die Spermazelle als ein strahlenförmiger Körper am entgegengesetzten Pol des Eies lag. W.

1) Bei frischen Eiern von *Ciona*, die sich im Stadium von zwei Furchungskugeln befanden, zeigte mir Herr Dr. HENKING zwei Richtungskörper, die nur primäre gewesen sein können. W.

2) In: Mittheil. d. zool. Stat. Neapel., Bd. 4, 1882.

3) Studj ulteriori sullo sviluppo delle Salpe, in: Atti Reale Accademia dei Lincei, (4.) vol. 1. Roma 1886.

4) Embryonalentwicklung und Knospung von *Pedicellina echinata*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29, p. 502.

5) In: Zool. Anzeiger, No. 262, 10. Oct. 1887.



*Pyrrhocoris apterus* nach HENKING <sup>1)</sup>.

*Donacia sericea* „ „

*Spathogaster tricolor* (Cynipide) nach WEISMANN und ISCHIKAWA.

## VI. Vertebraten.

### 1. Fische.

*Scyllium canicula* nach KASTSCHENKO <sup>2)</sup>.

*Scyllium catulus* „ „

*Pristiurus melanostomus* „ „

*Raja* sp. „ „

*Petromyzon* nach SCOTT und KUPFFER und BENEKE.

### 2. Amphibien.

*Rana fusca* nach O. SCHULTZE.

*Siredon pisciformis* „ „

### 3. Säuger.

Fledermäuse nach E. VAN BENEDEN und JULIN.

Kaninchen nach E. VAN BENEDEN und REIN.

Meerschweinchen nach REIN und BELLONCI.

*Talpa europaea* nach BELLONCI.

---

Wenn man diese Liste II mit derjenigen vergleicht, welche wir im Jahre 1887 veröffentlicht haben, so wird man manche, damals sehr bemerkliche Lücke ausgefüllt finden. Aus der grossen Klasse der Kruster war damals nur von einer Art die Eireifung des befruchtungsbedürftigen Eies bekannt, jetzt ist sie bei Vertretern von sieben Ordnungen untersucht. Auch die Zahl der Insecten hat sich vermehrt, so dass wir jetzt Vertreter von vier Ordnungen aufführen konnten, und bei den Fischen, von denen bisher nur *Petromyzon* untersucht war, ist die Eireifung jetzt noch für drei Arten von Haien und eine Art von Rochen bekannt geworden. Dass die Richtungskörper bei allen thierischen Eiern ohne Ausnahme vorkommen, ist damit freilich immer noch nicht erwiesen, denn in der Gruppe der Sauropsiden ist noch nichts von ihnen gesehen worden; freilich hat auch noch keine Unter-

---

1) Diese Beobachtungen an Insecten sind noch nicht veröffentlicht, sondern uns durch die Güte des Herrn Dr. HENKING brieflich mitgetheilt worden.

2) „Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos“, in: Anat. Anzeiger, Jg. 3 (1888), No. 16.

suchung sich speciell auf diesen Punkt gerichtet, und bei den grossen, schwierig zu untersuchenden Eiern der Vögel und Reptilien ist ein mehr zufälliger Fund der Richtungskörper kaum zu erwarten.

Wenn aber auch vielleicht ein Zweifel an dem allgemeinen und ausnahmslosen Vorkommen von Richtungskörpern immer noch möglich scheint, so darf doch wohl das Zahlengesetz der Richtungskörper als endgültig erwiesen betrachtet werden für alle diejenigen Thiere, bei denen Richtungskörper überhaupt vorkommen, und wir werden in Bezug auf die Sauropsiden mindestens so viel mit Bestimmtheit voraussagen dürfen, dass, wenn überhaupt bei ihnen Richtungskörper gebildet werden, sie auch dort in der Zweizahl auftreten werden. Uebrigens ist es durch den von KASTSCHENKO erbrachten Nachweis der Richtungskörper bei den Plagiostomen wohl recht wahrscheinlich geworden, dass dieselben auch bei den in vieler Beziehung ähnlichen Eiern der Sauropsiden ebenfalls nicht fehlen werden. Der Nachweis wird in beiden Fällen dadurch erschwert, dass die Beschaffung der richtigen Entwicklungsstadien der Eier nur selten gelingt. Jedenfalls ist die Wahrscheinlichkeit, dass man die Richtungskörper bei den Sauropsiden bisher übersehen oder nicht gesehen hat, grösser als die, dass das sonst allgemeine Gesetz hier eine Ausnahme erleide.

Dass es sich aber bei der Bildung der Richtungskörper in der That um ein Gesetz handle, kann wohl nicht mehr bestritten werden. Allerdings können wir dasselbe nicht von innen heraus oder a priori construiren, sondern wir können nur vermuthen und zu errathen suchen, inwiefern sich ein Gesetz an die Zahl der Richtungskörper knüpfen muss, allein diesen Mangel theilt das Zahlengesetz mit allen andern Gesetzen auf dem Gebiete des Lebens, bei welchen allen wir die innern Nothwendigkeiten, welche der gesetzmässigen Erscheinung zu Grunde liegen, nicht nachweisen können; es ist immer nur die Regelmässigkeit, mit welcher die Erscheinung unter bestimmten Bedingungen eintritt, welche uns auf solche darunter verborgene Nothwendigkeiten hinweist. Wir vermuthen ein Gesetz, wo wir nur eine Regel beobachten können, und wir sind zu einer solchen Vermuthung berechtigt, da es unsinnig wäre, anzunehmen, dass auf biologischem Gebiete Gesetze nicht bestünden. In jedem einzelnen Falle dürfen wir den Schluss auf ein Gesetz mit um so grösserer Sicherheit thun, je vollständiger der Inductionsbeweis für die Regelmässigkeit der Erscheinung ist. Beim Zahlengesetz der Richtungskörper nun liegt keine Ausnahme vor von der Regel; bei allen bisher untersuchten parthenogenetischen Eiern wurde nur ein Richtungskörper gebildet, und bei allen

bisher untersuchten befruchtungsbedürftigen Eiern deren zwei. Wenn man aber trotzdem noch an die Möglichkeit denken wollte, dass die Ein- oder Zweizahl der Richtungskörper eine mehr nebensächliche, gewissermaassen zufällige Begleiterscheinung bei der Reifung der Eier bestimmter Arten oder bestimmter grösserer Thiergruppen sein könnte, so wird diese Vermuthung dadurch widerlegt, dass in derselben Thiergruppe Eier mit einem und Eier mit zwei Richtungskörpern vorkommen, dass aber ausnahmslos diese Verschiedenheit zusammenfällt mit der parthenogenetischen oder durch Befruchtung eingeleiteten Entwicklung des Eies. Der Zufall wird schliesslich dadurch vollständig ausgeschlossen, dass auch bei einer und derselben Art, wenn sie sich abwechselnd durch parthenogenetische und befruchtungsbedürftige Eier fortpflanzt, ausnahmslos bei ersteren nur ein, bei letzteren aber zwei Richtungskörper gebildet werden. Dieser Nachweis ist bis jetzt von uns an fünf Arten so geführt worden, dass jeder einzelne Fall in sich selbst, ohne Zuhülfenahme irgend welcher Analogie, beweiskräftig ist, nämlich an *Bythotrephes longimanus*, *Polyphemus oculus*, *Daphnia longispina*, *Moina rectirostris* und *Moina paradoxa*. Dazu kommen dann noch einige Fälle, in denen nicht dieselben, wenn auch verwandte Arten oder Gattungen einander gegenübergestellt werden können. Dahin gehört unsere Beobachtung an den Sexual-Eiern von *Daphnia pulex*, welche ihre Ergänzung in den parthenogenetischen Eiern von *Daphnia longispina* findet, und die Beobachtung an den parthenogenetischen Eiern von *Artemia salina*, welche durch diejenigen an den Sexual-Eiern von *Branchipus grubei* ergänzt wird. Dahin gehören auch die Beobachtungen von BLOCHMANN an den parthenogenetischen Eiern zweier Aphiden-Arten, denen die befruchtungsbedürftigen Eier einer andern Aphiden-Art gegenüberstehen. Wenn auch in diesen letzten Fällen der Beweis der Einzahl des Richtungskörpers bei den parthenogenetischen Eiern nicht ganz unangreifbar erbracht werden konnte, des schwierigen Untersuchungsobjectes halber, so wird man doch billigerweise nach dem, was an den parthenogenetischen Eiern der Crustaceen von uns festgestellt wurde, nicht zweifeln dürfen, dass das bei den Aphiden allein beobachtete eine Richtungskörperchen auch wirklich das einzige ist, welches dort vorkommt.

Das „Zahlengesetz der Richtungskörper“ darf sonach wohl als ein durch die Erfahrung hinlänglich gestütztes biologisches Gesetz angesehen werden, und bei der Bedeutung, welche wir der Substanz heute zuschreiben müssen, deren Entfernung aus dem Ei durch die Richtungskörper - Abschnürung bewirkt wird, können

wir auch kaum umhin, dieses Gesetz für ein bedeutungsvolles zu halten.

Der Eine von uns hat bereits früher gezeigt, in welcher Weise sich die einmalige oder zweimalige Halbierung der Kernsubstanz des Eies deuten und in Beziehung setzen lässt zu der im ersten Fall eintretenden Fähigkeit parthenogenetischer Entwicklung, sowie zu dem im zweiten Fall resultirenden Unvermögen, ohne Hinzutreten eines Spermakerns in die Embryogenese einzutreten. Derselbe nahm an, es handle sich bei der ersten Halbierung um die Trennung zweier der Qualität nach verschiedener Idioplasmen, von welchen das im ersten Richtungskörper ausgestossene kein Keimplasma mehr sei, sondern ein aus Keimplasma zwar hervorgegangenes, aber bereits histogenetisch specialisirtes Idioplasma. Es wurde als ovogenes Plasma bezeichnet und damit die Vorstellung angedeutet, dass es der specifischen histologischen Ausprägung der wachsenden Eizelle vorzustehen, dieselbe gewissermassen zu leiten habe, während das Keimplasma selbst, von Anfang an noch neben ihm in der Eizelle vorhanden, später zur Trennung von ihm gelangt und nach Entfernung des ersten Richtungskörpers allein im Ei zurückbleibt. Die zweite Halbierung der Kernsubstanz des Eies hat nach dieser Auffassung eine ganz andere Bedeutung, welche indessen jetzt hier nicht würde erwähnt werden sein, wenn nicht in jüngster Zeit eine Beobachtung bekannt geworden wäre, welche sie zu widerlegen scheint.

Wir meinen die Beobachtung von BOVERI, nach welcher nicht ganz selten eine abnorme Theilung der ersten Richtungsspindel im Ei von *Ascaris megalocephala* vorkommt<sup>1)</sup>. Nach diesem Beobachter beharrt die erste Richtungsspindel dieser Eier zuweilen in einer falschen Lagerung (tangentialer), und dann theilt sich zwar die Kernsubstanz dennoch, es bildet sich aber kein erster Richtungskörper, vielmehr bleibt die Kernsubstanz beider Theilungshälften im Ei liegen. Wenn es nun dann zur Bildung der zweiten Richtungsspindel kommt, so nimmt daran wieder das gesammte Kernmaterial des Eies Theil und bildet eine Aequatorialplatte, durch deren Halbierung nur so viel Kernsubstanz aus dem Ei herausgeschafft wird, wie durch den ersten Theilungsprocess hätte herausgeschafft werden sollen. Nun soll — nach BOVERI'S Deutung — die im Ei zurückbleibende Kernsubstanz zum Theil gerade diejenige sein, welche eigentlich durch den ersten Richtungskörper hätte entfernt werden sollen, welche jetzt aber einen

---

1) BOVERI, Zellenstudien, Heft 1, Jena 1887, p. 57 u. f., p. 74.

Theil des Eikerns bildet, die Copulation mit dem Samenkern eingeht und schliesslich als ein Theil des Furchungskerns functionirt. Verhielte sich dies wirklich so, so läge darin in der That eine Widerlegung der oben angeführten theoretischen Deutung, denn dann wäre bewiesen, dass die Kernsubstanz des ersten Richtungskörpers Keimplasma ist.

Wenn man aber diesen Fall genauer prüft, so zeigt es sich, dass dieser Schluss nicht auf festen Füßen steht, dass dabei nämlich eine Voraussetzung mit unterläuft, welche weder bewiesen ist, noch beweisbar, ja gegen welche sich schwerwiegende Gründe geltend machen lassen. Natürlich stellen wir uns in Bezug auf die Thatsachen hier ganz auf den Standpunkt BOVERI's, welcher überzeugt ist, dass seine Untersuchungs-Methode natürliche, unverzerrte und nicht krankhaft veränderte Bilder geliefert hat, und nehmen seine Angaben auch dafür vollkommen genau und richtig, wo sie mit denjenigen anderer Forscher nicht zusammenstimmen.

Nach BOVERI enthält das in den Reifungsvorgang eintretende Ei in seinem Keimbläschen nicht 4, wie man bisher glaubte, sondern nur 2 Kern-Elemente, jedes derselben ist stäbchenförmig und der Länge nach zweifach gespalten, so dass es also einem Bündel von 4 Stäbchen entspricht. Von diesen 8 Viertel-Stäbchen werden mit dem ersten Richtungskörper 2 mal 2, mit dem zweiten noch 1 mal 2 aus dem Ei entfernt, so dass also zuletzt nur noch 2 Viertelstäbchen den Eikern bilden. Abnormerweise kommt es nun also vor, dass die 4 Viertelstäbchen, welche für den ersten Richtungskörper bestimmt waren, im Ei zurückgehalten werden; ihre Abspaltung findet zwar doch statt, aber, da die Kernspindel sich in abnormer Lage befindet, geschieht dies derart, dass beide Tochterkerne im Ei liegen bleiben, vereinigt noch immer durch das Netzwerk der Spindelfasern. Nun ordnet sich die Spindel um; was vorher der Äquator war, wird zu den Polen, und alle 4 Chromatin-Doppelstäbchen ordnen sich zur Äquatorialplatte, bis dann zuletzt das nach aussen zu gelegene Stäbchen jedes Doppelstabs im Richtungskörper nach aussen befördert wird.

Wenn nun BOVERI aus diesem Vorgang schliesst, dass die Kernsubstanz der zwei ursprünglichen Elemente sowie die ihrer Viertelstäbchen identisch sein müsse, so ist dieser Schluss nur dann richtig, wenn vorausgesetzt wird, dass die viertheiligen Stäbchen sich in normaler Lagerung zu den Spindelpolen befunden haben. Sollten sie gelegentlich auch einmal um 90° gedreht

sich lagern können, so würde der Schluss hinfällig, und die Annahme, dass die Kernsubstanz des ersten Richtungkörpers kein Keimplasma sei, sondern ovogenes Idioplasma, könnte unbeanstandet bleiben. Die unten stehenden Abbildungen I—III werden dies veranschaulichen. Die Stäbchen sind hier in der Verkürzung gesehen als Kreise gezeichnet, d. h. also im optischen Querschnitt, wie sie auch BOVERI häufig darstellt, die erste Reihe giebt den normalen Hergang der Richtungkörper-Bildung, die zweite den abnormen Verlauf derselben unter Voraussetzung normaler Lagerung der Chromatin-Elemente, die dritte

Fig. I.

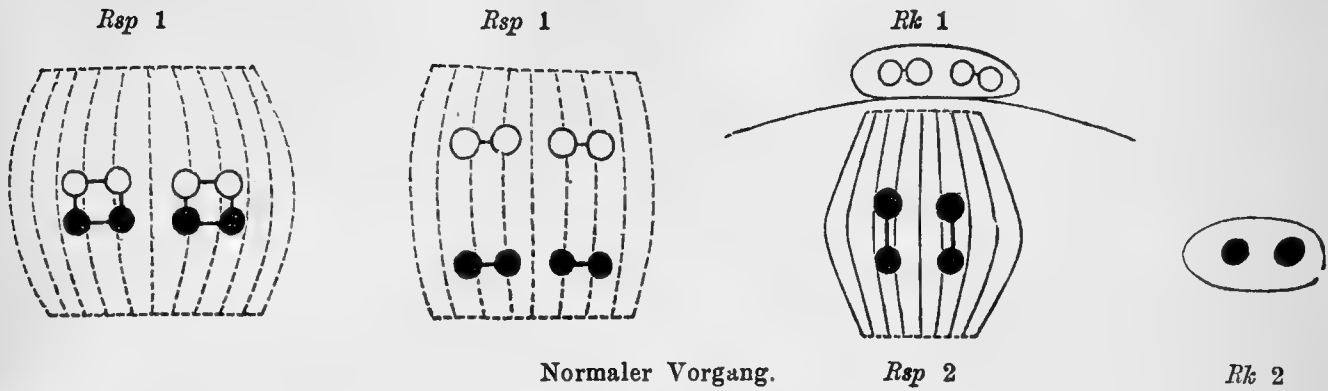


Fig. II.

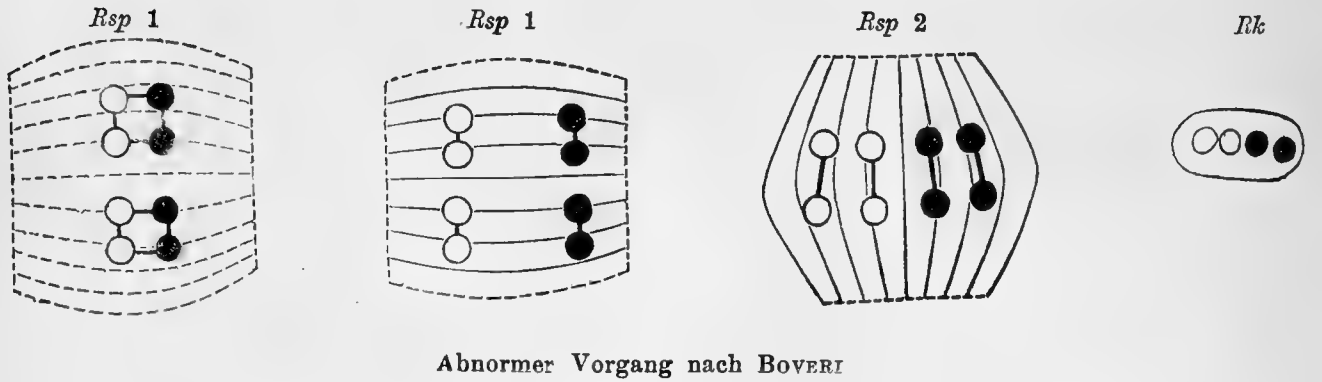
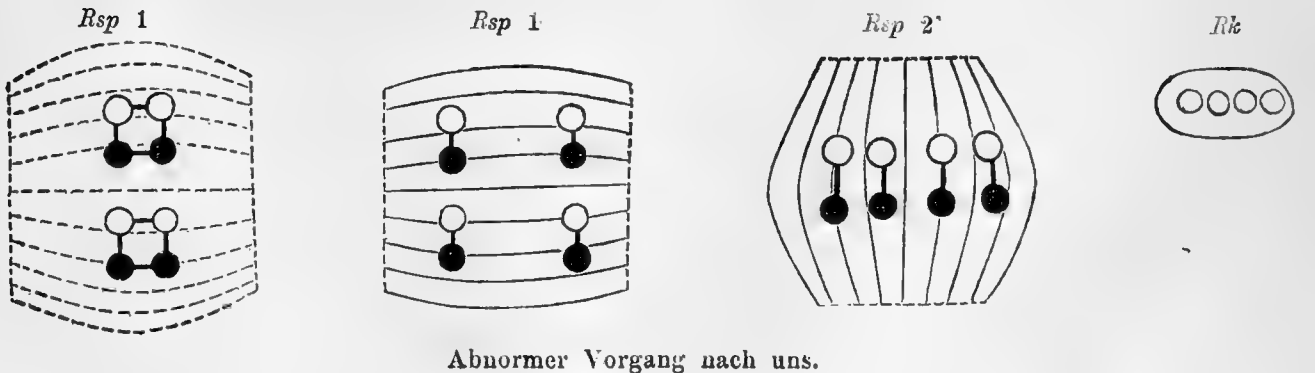


Fig. III.



denselben abnormen Verlauf unter Voraussetzung abnormer Lagerung der Chromatin-Stäbchen. Ueberall ist durch Weiss und Schwarz die vorausgesetzte Verschiedenheit der einen Hälfte der Viertelstäbchen von der andern ausgedrückt; das Schwarz bedeutet Keimplasma, das Weiss ovogenes Plasma.

Man sieht, dass bei abnormer Lagerung nicht nur der Spindel, sondern auch der Chromatin-Vierstäbchen die einzelnen Viertelstäbchen sehr wohl so zu liegen kommen können, dass die 4 weissen, die normalerweise mit dem ersten Richtungskörper hätten entfernt werden sollen, jetzt mit dem zweiten entfernt werden.

Dies setzt allerdings voraus, dass die Lagerung der Chromatin-Elemente in der Spindel keine willkürliche, zufällige, sondern eine wohl regulirte ist. Man wird aber diese Annahme kaum zurückweisen wollen und können. Zunächst erscheint sie schon dadurch gerechtfertigt, dass die mitotische Kerntheilung offenbar ein Vorgang ist, bei dem Alles bis in die kleinsten Einzelheiten hinein geregelt ist; wie wäre es sonst zu begreifen, dass aus dem versprengten Chromatin-Material des sog. „ruhenden Kerns“ sich immer wieder die nämlichen Stäbchen oder Schleifen in der nämlichen Zahl, in der rosettenförmigen Anordnung und in der bestimmten Beziehung zu der Spindelfigur zusammenfinden. Nun lässt es sich freilich durch directe Beobachtung nicht nachweisen, dass auch die Lagerung der beiden Spaltheilungen eines Elementes in Beziehung zu den Spindelpolen eine normirte ist, so wenig, als wir im Stande sind, das Material, aus dem die Stäbchen eines Kerns bestehen, als identisch oder als von verschiedener Qualität direct zu erkennen. Allein — wie STRASBURGER kürzlich sehr richtig gesagt hat — wir sind auch nicht im Stande, die Kernelemente verschiedener Arten „von einander dem Bau und der chemischen Zusammensetzung nach zu unterscheiden, während wir doch nothgedrungen eine stoffliche Verschiedenheit, ein verschiedenes Idioplasma in denselben annehmen müssen“. Sie können also trotz ihres gleichen Aussehens dennoch verschieden sein und sie müssen es in vielen Fällen sein, das lässt sich geradz u erweisen, wie der Eine von uns <sup>1)</sup> schon vor längerer Zeit geltend gemacht hat. Wenn man einmal die „Kernsubstanz“ als das bestimmende Idioplasma auffasst, dann kann kein Zweifel darüber sein, dass sehr häufig bei der Kerntheilung differente Idioplasmen sich von einander trennen, d. h.

---

1) WEISMANN, „Ueber die Zahl der Richtungskörper etc.“ Jena 1887, pag. 9.



daß in einem Kern eine Differenzirung der Kernsubstanz in zwei verschiedene Arten stattfindet und dass diese beiden Arten von Idioplasma sich in zwei Lager sammeln, um bei der Längsspaltung der Kernelemente sich zu trennen. Wenn z. B. eine der Furchungszellen von *Moina*, wie GROBBEN es darstellt, sich derart theilt, dass die eine Tochterzelle dem gesammten Entoderm den Ursprung giebt, die andere aber (die sog. Genitalzelle) den Keimzellen des neuen Organismus, so muss in diesen beiden Tochterzellen nach unserer Anschauung ein verschiedenes Idioplasma enthalten sein, und diese Differenzirung des Idioplasmas kann nicht durch äussere Einflüsse nachträglich zufällig erst hervorgerufen werden, sondern sie ist ein mit Nothwendigkeit aus der Zusammensetzung jener Furchungszelle resultirendes Entwicklungsphänomen. Man kann deshalb die Ansicht STRASBURGER's, dass die Theilungshälften der Chromatinfäden immer gleichartig sein müssten, gewiss nicht aufrecht halten. Erkennt man überhaupt einmal an, wie dieser hervorragende Botaniker neuerdings thut, dass die Ungleichheit der Theilungsproducte (der Tochterkerne) eine Folge ihrer fortschreitenden Entwicklung ist<sup>1)</sup>, so giebt man damit die primäre Verschiedenheit der beiden Theilungshälften der Kernelemente zu. Denn wären sie bei ihrer Trennung identisch gewesen, so könnten nur verschiedenartige äussere Einflüsse sie später verschieden machen, solche Einflüsse fehlen aber bei der Embryonalentwicklung häufig ganz, die Theilungshälften müssen also von vornherein verschieden gewesen sein. Wenn in dem obigen Beispiel die eine Kernhälfte (der eine Tochterkern) sich im weiteren Verlauf der Entwicklung als Keimplasma ausweist, da die Keimzellen aus ihr entstehen, die andere aber als Entoderm-Idioplasma, da das Entoderm des Embryos aus ihr hervorgeht, so kann dies nicht auf äusseren Einwirkungen, sondern muss auf einer inneren Verschiedenheit der Kernsubstanz beruhen, die mindestens schon von dem Augenblick an vorhanden war, in dem die Spaltung der Kernfäden erfolgte.

Wenn es nun aber unzweifelhaft ist, dass die Spaltung der Chromatinelemente häufig ungleiche Producte liefert, so liegt darin zugleich das weitere Zugeständniss, auf welches es uns hier vor allem ankommt, dass diese Elemente eine normirte, bestimmte Lagerung zu den Spindelpolen einnehmen. Denn offenbar

---

1) STRASBURGER, „Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche“. Jena 1888.

kann es nicht gleichgültig sein, welche der beiden sich trennenden Hälften dem äussern und welche dem innern Pol zugewandt ist; die gleichartigen Hälften müssen vielmehr alle demselben Pol zugewandt sein, sonst könnten keine reinen, ungleichartigen Zellen mit verschiedener Entwicklungsanlage daraus hervorgehen. Lagerten sich z. B. die Spaltungsproducte der Stäbchen und der Aequatorialplatte so, wie im Holzschnitt IV A angedeutet, so würden daraus — trotz der ungleichen Theilung der Stäbchen — wieder gleiche Tochterkerne hervorgehen. Nur wenn sie sich so wie in IV B lagern, geht ein weisser und ein schwarzer Tochterkern daraus hervor.

Fig. IV A.

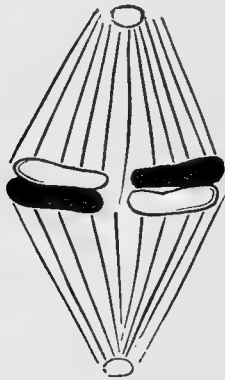
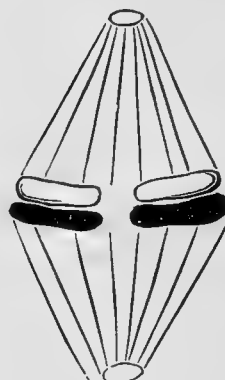


Fig. IV B.



Wenn nun gefragt wird, welche Kräfte die Differenzirung und richtige Lagerung des Idioplasmas sichern, so wird wenigstens so viel darauf geantwortet werden können, dass das Erstere, die Differenzirung, nur auf Kräften, die innerhalb des Idioplasmas selbst thätig sind, beruhen kann, dass aber auch das Zweite, die gleichsinnige Lagerung der Spaltheilungen in Beziehung zu den Polen, kaum auf ausserhalb gelegene Kräfte bezogen werden kann. Denn es ist kaum anzunehmen, dass die Spindelfasern die Tendenz haben, eine bestimmte Spaltheilung zu ergreifen und ihrem Pol zuzuführen. Vollends könnte dies dann nicht der Fall sein, wenn diese Fasern ein langmaschiges Netz darstellen, wie es nach BOVERI's neuen Beobachtungen der Fall zu sein scheint. Vielmehr werden die Spindelfasern sich denjenigen Chromatin-Elementen anheften, welchen sie gerade begegnen, und es wird somit von der Lagerung dieser Elemente selbst abhängen, welche Lage ihre Spaltheilungen am Aequator einnehmen werden. Mag auch noch Anderes dabei mitspielen, etwa ein Einfluss der verschiedenen neben einander lagernden Chromatin-Elemente auf einander — immerhin wird es keine unwahrscheinliche Annahme sein, dass gelegentlich auch einmal eine abnorme Lagerung der Stäbchen vorkommen kann,

ja es wäre sehr wunderbar, wenn ein so complicirter Mechanismus nicht auch einmal fehlgehen sollte. Wissen wir doch durch BOVERI, dass die Spindel selbst eine falsche Lage einnehmen kann, warum sollte nicht auch einmal die richtige Orientirung der Stäbchen gegen die Pole verfehlt werden? Sobald man aber diese Möglichkeit zugiebt, so ist damit die Erklärung für den oben besprochenen abnormen Entwicklungsgang gegeben, ohne dass man die Auffassung der Kernsubstanz des ersten Richtungskörpers als ovogenes, allgemeiner gesprochen als vom Keimplasma differentes Idioplasma aufzugeben braucht. Die Gründe aber, welche für eine solche Auffassung sprechen, sind wohl heute noch gerade so stark wie damals, als sie der Eine von uns zuerst geltend machte. Die erste Halbierung der Kernsubstanz des Eies lässt sich unmöglich bloss als Massenverminderung auffassen, da sie bei parthenogenetischen Eiern ebensogut erfolgt, wie bei befruchtungsbedürftigen, wo es sich doch nicht darum handeln kann, eine Ausgleichung der Masse zwischen dem Eikern und irgend einem anderen Kern zu bewirken. Wenn aber das im ersten Richtungskörper ausgestossene Idioplasma Keimplasma wäre, weshalb müsste es da zuerst entfernt werden, damit die Embryogenese beginnen könnte? Man sollte doch denken, dass ein grösserer Vorrath von Keimplasma, als er durchaus nothwendig zum Beginn der Furchung ist, für die nachfolgenden Stadien der Entwicklung nur vortheilhaft sein könnte, da ja bekanntlich die Kernsubstanz sehr erheblich an Masse zunimmt gerade während der Furchung. Man könnte auch fragen, warum denn im reifenden Ei doppelt so viel Keimplasma enthalten sein müsse wie im entwicklungsfähigen, oder warum die Embryogenese nicht schon lange vorher begonnen habe, als das Keimplasma zum ersten Mal die Masse erreichte, auf welche es später durch Halbierung zum zweiten Mal herabgesetzt wird. Allerdings liesse sich ja darauf allerlei Antwort ausdenken, aber es bleibt doch immer die entscheidende Erwägung übrig, dass das Idioplasma, welches die Embryogenese einleitet und den Character, d. h. die Entwicklungstendenzen der Furchungszellen und ihrer ferneren Abkömmlinge bestimmt, unmöglich identisch sein kann mit dem Idioplasma, welches das Wachsthum des Eierstockseies leitete und ihm seinen specifischen histologischen Stempel aufdrückte. Sobald man also in den Kernelementen die Vererbungs-Substanz erblickt, und das thun ja auch die Gegner unsrer Ansicht, so giebt es nur eine Alternative: entweder das ovogene Idioplasma besitzt die Fähigkeit, sich am Ende der Ovarial-Entwicklung des Eies wieder in Keimplasma, aus dem es ent-

stand, zurückzuverwandeln, oder es besitzt diese Fähigkeit nicht. Im ersteren Fall bleibt es unverstündlich, warum es dann halbirt und zur Hälfte dem Untergang geweiht wird, im zweiten Fall begreift man, dass es entfernt werden muss, wenn das neben ihm im Eikern vorhandene Keimplasma zur alleinigen Geltung kommen soll.

Es braucht nun durchaus nicht angenommen zu werden, dass in allen Fällen, in welchen die Abschnürung und Entfernung des ersten Richtungkörpers unterbleibt, der Verlauf des Processes der hier als möglich angenommene sei. Es mag ganz wohl sein, dass zuweilen die Lagerung der Kernstäbchen eine solche ist, wie sie BOVERI voraussetzt, und dass dann wirklich ein Theil des ovogenen Idioplasmas im Eikern zurückbleibt. Sollte dies vorkommen, dann würden wir erwarten, dass solche Eier sich später abnorm entwickeln würden, da anzunehmen ist, dass das ovogene Idioplasma störend in die Thätigkeit des Keimplasmas eingreifen müsste. War dagegen bei der Abschnürung des zweiten (und in diesem Falle einzigen) Richtungkörpers die Lagerung der Chromatinstäbchen zu den Spindelpolen die hier angenommene, dann bleibt ja nur Keimplasma im Eikern, wenn auch in doppelter Menge, und es lässt sich nicht absehen, warum die Entwicklung zum Embryo dann nicht in völlig normaler Weise verlaufen sollte, wie denn in der That BOVERI angiebt, wenigstens die Furchung solcher Eier normal verlaufend beobachtet zu haben. Die Folgen der abnorm grossen Menge von Keimplasma mütterlicherseits werden sich, falls die hier vertretene Theorie richtig ist, in einem Ueberwiegen der mütterlichen gegenüber den väterlichen Vererbungstendenzen geltend machen, Folgen, die indessen bei einem Spulwurm dem menschlichen Auge wohl stets jenseits der Wahrnehmungsgrenze bleiben werden, ebenso wie die Zunahme der Ahnenplasmen über ihre Normalziffer hinaus.

BOVERI theilt noch einige andere Abnormitäten in der Bildung der Richtungkörper mit, die aber ebensowenig wie der soeben besprochene Fall etwas gegen die Annahme einer Verschiedenheit der Kernsubstanz des ersten und des zweiten Richtungkörpers aussagen. Dahin gehört der Fall, in welchem eines der vier Viertelstäbchen des ersten Richtungkörpers im Ei zurückbleibt. Offenbar kann daraus nichts auf seine Qualität geschlossen werden, da der weitere Verlauf der Eireifung unbekannt bleibt, und man nicht einmal weiss, ob aus dem betreffenden Ei ein normales Thier sich entwickeln kann. Wie BOVERI gewiss ganz richtig annimmt, handelt es sich in solchen Fällen um einen „Mangel der Theilungs-Mechanik“ und man wird

vermuthen dürfen, dass dieser um so eher schwere Folgen für die Embryonal-Entwicklung nach sich ziehen dürfte, je bedeutender er ist.

Es darf vielleicht bei dieser Gelegenheit darauf hingedeutet werden, dass wir in solchen und anderen Unvollkommenheiten der Kerntheilungs-Mechanik wohl eine der bedeutendsten Quellen der Missbildungen zu sehen haben werden, dass sich hier ein Weg öffnet, der zur Erklärung und zum Verständniss der Entstehung vieler teratologischer Erscheinungen hinführt.

Allerdings nur dann, wenn man auf der hier vertheidigten Annahme fusst, dass die durch Spaltung sich trennenden Hälften der Chromatin-Elemente verschieden sein können. Wären sie stets identisch und würden erst im weiteren Verlauf der Entwicklung dadurch verschieden, dass sie verschiedenen äussern Einflüssen unterworfen würden, dann würde es gleichgültig sein, welche von ihnen nach diesem und welche nach dem entgegengesetzten Pol der Spindel hingezogen wird; können sie aber verschieden sein in Bezug auf die in ihnen enthaltenen Entwicklungs-Tendenzen, dann muss es von grösster Wichtigkeit sein, dass jede Hälfte nach dem richtigen, d. h. nach dem für sie im normalen Entwicklungsgang bestimmten Pol gelangt und nicht nach dem entgegengesetzten. Kann man nun kaum daran zweifeln, dass gelegentlich einmal die Spaltung der Kernelemente in verkehrtem Sinne erfolgt und somit die sich theilenden Zellen verkehrte Kerne erhalten, so muss darin offenbar die Quelle zu einer Missbildung gegeben sein, sobald die beiden Kerne wesentlich verschiedene Entwicklungstendenzen in sich enthalten. Wenn z. B. in dem oben schon angeführten Beispiel der Embryogenese von *Moina* die Trennung jener Zelle, aus welcher das Entoderm und die Geschlechtsdrüsen hervorgehen, so erfolgte, dass die Kerne verwechselt würden, so müsste mindestens eine Verlagerung der Geschlechtsdrüsen in Beziehung zum Mitteldarm die Folge davon sein. W. RICHTER hat in einem kürzlich veröffentlichten Aufsatz „Zur Vererbung erworbener Charaktere“<sup>1)</sup> in interessanter Weise eine der häufigsten Missbildungen höherer Wirbelthiere, die Spina bifida, als die Folge einer abnormen „Verbindung des Mesoderms mit dem Ectoderm im Bereich der Medullarplatte“ gedeutet. Muskelzellen, Abkömmlinge des Mesoblasts, und Nerven-Elemente, Abkömmlinge des Ectoblasts, mischen sich in dieser Missbildung zuweilen in seltsamer Weise durcheinander, und RICHTER

---

1) In: *Biolog. Centralblatt*, No. 10, 15. Juli 1888.

bezieht dies auf eine Verlagerung der Entwicklungstendenzen des Ectoderms und des Mesoderms. Es scheint nicht undenkbar, dass die ersten Ursachen dieser Verlagerungen in verkehrten Kerntheilungen im obigen Sinne zu suchen sind, welche in früher Embryonalperiode stattgefunden haben; sollte aber auch gerade diese Missbildung einen andern Ursprung haben, so darf man doch erwarten, dass es der pathologischen Anatomie gelingen wird, andere Abnormitäten der Entwicklung auf diese Quelle zurückzuführen.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXV.

- Fig. 1. *Artemia salina*. Schnitt durch ein parthenogenetisches Eierstocksei, reif zur Ablage in den Uterus. Dicht unter der Eioberfläche das in Umwandlung zur Richtungsspindel begriffene Keimbläschen. Vergröss. SEIB. I/V. Fig. 1 A. Dasselbe bei stärkerer Vergrößerung; man erkennt einen blassen, achromatischen Faden, der die dunkeln Chromatinkörner verbindet. Vergröss. SEIB. I/VII = 900.
- Fig. 2. *Artemia*. Frisch in den Uterus übergetretenes parthenogenetisches Ei. Nur die parallel zur Eioberfläche gestellte Richtungsspindel mit ihrer nächsten Umgebung ist gezeichnet; man erkennt die „Aequatorialplatte“ mit ihrem doppelten Kranz von Chromatinkörnern. Schnittpräparat. Vergröss. I/VII = 900.
- Fig. 3. *Artemia*. Um ein wenig älteres parthenogenetisches Ei; die Richtungsspindel hat sich um  $90^{\circ}$  gedreht und steht jetzt vertical zur Eioberfläche; die Chromatinkörnchen der Aequatorialplatte sind etwas weiter auseinandergerückt. Schnittpräparat. Vergrößerung: SEIB. I/VII = 900.
- Fig. 4. *Artemia*. Ein noch etwas älteres parthenogenetisches Ei; Richtungskörper *Rk* und Eikern *Eik* sind sichtbar. Vergröss. I/V = 330.
- Fig. 5. *Artemia*. Schnitt durch ein parthenogenetisches Ei im Stadium von 2 Furchungszellen. *Rk* der Richtungskörper, durch den Schnitt wahrscheinlich etwas verschoben, Dotterhaut *Dh* sehr dünn; *Fk* 1 und 2 die beiden Furchungskerne. Vergröss. SEIB. I/V = 330.
- Fig. 6. *Lepas anatina*. Ei aus dem Eierstock mit dem in Umwandlung zur ersten Richtungsspindel begriffenen Keimbläschen (*Rsp* 1). Frisch mit Sublimat-Alkohol getötetes und gefärbtes Ei. Vergröss. SEIB. I/V = 330.



- Fig. 7. *Lepas anatina*. Etwas älteres Ei, ebenso behandelt. *Rk* 1 erster Richtungskörper, der im Begriff steht, sich von der centralen Hälfte der ersten Richtungsspindel abzuschneiden. Vergröss. SEIB. I/V = 330.
- Fig. 8. *Lepas anatina*. Noch etwas älteres Ei, ebenso behandelt. Der erste Richtungskörper, *Rk* 1, hat sich losgelöst und liegt auf der Oberfläche; etwas darunter sieht man die zweite Richtungsspindel mit ihrer Aequatorialplatte. Vergröss. SEIB. I/V = 330.
- Fig. 9. *Pellogaster paguri*. Das in Umwandlung zur ersten Richtungsspindel begriffene Keimbläschen eines reifen Eies aus dem Eierstock. Man sieht innerhalb der Grundsubstanz zahlreiche durch einen hellen Faden verbundene Chromatin-Kügelchen; *N* der Nucleolus. *Dk* Dotterkugeln. Behandlung, wie in Fig. 6. Vergröss. SEIB. I/VII = 900.
- Fig. 10. *Pellogaster paguri*. Ei aus dem Brutsack, frisch mit Sublimatalkohol getötet und gefärbt. Man sieht unter der Dotterhaut die beiden Richtungskörper und darunter die Chromatinkörnchen des Eikerns. Vergröss. SEIB. I/V = 330.
- Fig. 11. *Pellogaster paguri*. Ei im Stadium von zwei Furchungszellen, ebenso behandelt. Man sieht am animalen Eipol die zwei Richtungskörper liegen, eingesenkt in die Bucht zwischen den beiden Furchungskugeln. Vergröss. SEIB. I/V = 330.
- Fig. 12. *Branchipus sp.* Copulation der beiden Geschlechtskerne im Centrum des Eies, umgeben von den bereits verschmolzenen Zellkörpern der Ei- und Samenzelle. Schnittpräparat. Vergröss. I/V = 330.
- Fig. 13. *Branchipus sp.* Schnitt durch ein Ei im Stadium von zwei Furchungszellen, die noch durch einen Protoplasma-Strang zusammenhängen. *K* dunkel gefärbte Verdickung, wahrscheinlich der noch nicht ins Centrum der Tochterzellen vorgerückten Kernsubstanz. In der Furche zwischen den beiden ersten Furchungszellen liegen am animalen Pol 3 Richtungskörper, *Rk* 1 und 2. Vergröss. SEIB. I/III.
- Fig. 13 A. Die Richtungskörper desselben Schnittes bei SEIB. I/V = 330.

## Tafel XXVI.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf die Eier von *Eupagurus pri-deauxii*.

- Fig. 14. Aus einem Schnitt durch ein ganz junges Ei, an dessen Oberfläche die erste Richtungsspindel, *Rsp.* 1, liegt mit ihrer, beinahe noch senkrecht zur Eioberfläche gestellten Aequatorialplatte. Vergröss. SEIB. I/V = 330.
- Fig. 15. Etwas älteres Ei; die erste Richtungsspindel steht senkrecht zur Eioberfläche; ihre Aequatorialplatte parallel derselben. Vergröss. SEIB. I/V = 330.
- Fig. 16. Die erste Richtungsspindel in Theilung begriffen.

Fig. 17. Die Theilung derselben nahezu vollendet.

Fig. 18. Ebenso, aber erster Richtungskörper bereits stark vortretend.

Fig. 19. Schnitte durch ein Ei mit zweiter Richtungsspindel.

A. Oberflächenschnitt mit Flächenansicht des ersten Richtungskörpers. *Rk* 1. Vergröss. I/III.

B. Derselbe erste Richtungskörper bei stärkerer Vergrößerung von SEIB. I/V = 330.

C. Dritter Schnitt von oben mit der zweiten Richtungsspindel, *Rsp.* 2. Vergröss. I/III.

D. Dieselbe zweite Richtungsspindel bei SEIB. I/V = 330.

Fig. 20. Ei dicht vor der Copulation der beiden Geschlechtszellen, *Spz* und *Eiz*. Vergröss. SEIB. I/III.

A. Die beiden Geschlechtszellen bei SEIB. I/V; *x*, Körper von unbekannter Bedeutung.

Fig. 21. Schnitt durch ein Ei, in dessen Mittelpunkt die beiden Geschlechtszellen zusammengeflossen sind, während ihre Kerne noch selbständig neben einander liegen. An der Oberfläche die beiden Richtungskörper, *Rk* 1 und 2.

Fig. 21 A. Die beiden Geschlechtskerne, vollständig ähnlich untereinander. Vergröss. SEIB. I/VII = 900.

Fig. 21 B. Die beiden Richtungskörper desselben Schnittes. Vergröss. I/V = 330.

#### Tafel XXVII.

Fig. 22. *Eupagurus prideauxii*. Ei im Beginn der Kern-Copulation. Vergröss. SEIB. I/VII = 900.

Fig. 23. Kern-Copulation weiter vorgeschritten. Vergröss. ebenso.

Fig. 23 A und B. *Eupagurus prideauxii*. Die auseinanderrückenden Tochterplatten der ersten Furchungsspindel. Vergröss. SEIB. I/V = 330.

Fig. 24. *Orchestia sp.* Schnitt durch ein Ei im Moment der Copulation. *Rk* 1 und 2. Die drei Richtungskörper, im Mittelpunkt des Eies die copulirende Ei- und Samenzelle. Vergröss. SEIB. I/III.

Fig. 24 A. Die Richtungskörper desselben Schnittes. Vergröss. I/V = 330.

Fig. 24 B. Die Geschlechtskerne. Vergröss. SEIB. I/V. = 330.

Fig. 25. *Mysis sp.* Schnitt durch ein kürzlich in den Brutraum ausgetretenes Ei. An einem Pol die Richtungskörper (*Rk* 1 und 2), deren Kerne besonders bei stärkerer Vergrößerung vollkommen deutlich, darunter nahe dem Mittelpunkt des Eies der Eikern mit seiner Protoplasma-Hülle (*Eik*), und am entgegengesetzten Pol die ins Ei eben eingedrungene Samenzelle *Spz*. Vergröss. SEIB. I/V.

Fig. 26. *Mysis sp.* Schnitt durch ein etwas älteres Ei, in dessen Centrum die beiden in Copulation begriffenen Geschlechtskerne mit dem sie umgebenden Protoplasma (*Cop*). Vergröss. SEIB. I/III.

Fig. 27. *Estheria cycladoides*. Schnitt durch ein vor drei Stunden in den Brutraum ausgetretenes Ei. *Rk* 1 und 2 die beiden primären Richtungskörper, darunter im Dotter die beiden Geschlechtskerne unmittelbar vor ihrer Copulation (*Eik* + *Spk*). Vergröss. SEIB. I/V = 330.

Fig. 27 A. Die Richtungskörper desselben Schnittes bei SEIB. I/VII.

Fig. 27 B. Die beiden Geschlechtskerne bei SEIB. I/VII.

#### Tafel XXVIII.

Die drei Figuren stellen Schnitte aus befruchtungsbedürftigen Eiern von *Spathogaster tricolor* dar, gezeichnet bei SEIB. I/VII.

Fig. 28. Ei kurze Zeit nach der Ablage getötet. *Rk* 1 und 2 die beiden primären Richtungskörper, *Eik* der Eikern und *Spk* möglicherweise der Spermakern.

Fig. 29. Etwas später getötetes Ei. *Cop* die beiden in Copulation befindlichen Geschlechtskerne, *Rk* 1 und 2 die Richtungskörper.

Fig. 30. Nach vollendeter Copulation der Kerne; *Fk* der Furchungskern.

# Beiträge zur Histologie der Insekten.

Von

Dr. Cäsar Schäffer.

(Aus dem Zoolog. Institut in Freiburg i. B.)

Hierzu Taf. XXIX u. XXX.

## I. Ueber „Bauchdrüsen“ bei Schmetterlingslarven.

Taf. XXIX, Fig. 1—22.

Ursprünglich mit der Untersuchung der Flügelentwicklung bei Schmetterlingen beschäftigt, wurde ich bald durch verschiedene zufällige Funde von dem ersten Thema abgelenkt, um diesen interessanten Einzelheiten nachzugehen. So machte ich eine Anzahl nicht innerlich, sondern nur äusserlich in Bezug auf das Material zusammenhängender Beobachtungen, von denen zunächst zwei Gruppen vorliegen: die Beobachtungen über Bauchdrüsen bei Schmetterlingslarven und die in der darauf folgenden Mittheilung behandelten über Blutbildungsherde bei Insektenlarven.

Das Technische schicke ich hier für beide Themata vorauf. — Was die Conservirung angeht, so habe ich die plötzliche Abtödtung der Raupen mit etwa 35-procentigem Alcohol, der bis zum Aufsteigen von Blasen erhitzt war, als sehr brauchbar befunden. Die weitere Härtung erfolgte in Alcohol. Die Schnitte wurden mit Eiweiss-Glycerin oder Nelkenöl-Collodium aufgeklebt und auf dem Objectträger gefärbt mit Boraxcarmin oder direkt aus Campechefarholz bereitetem Hämatoxylin. Die besten Bilder gab die Hämatoxylinfärbung, besonders wenn mit sehr schwacher Salzsäure ausgezogen und darauf mit Ammoniak neutralisirt wurde. Bei der Behandlung mit Ammoniak empfiehlt sich das Eiweissgemisch zum Aufkleben nicht, da das Eiweiss angegriffen wird und leicht Schnitte verloren gehen. Das Nelkenöl-Collodium leistete hier vorzügliche Dienste.

Was die unter dem zweiten Thema behandelten Larven von *Musca* speciell angeht, so erzielte ich mit Boraxcarmin dort nur sehr schlechte Kernfärbung, besonders bei jungen Larven. Ueberhaupt lieferten mir alle jungen Larven, auch bei Lepidopteren, weit weniger gut differenzierte Bilder als ältere. In allen diesen Fällen empfiehlt sich die Hämatoxylinfärbung.

---

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrath WEISMANN, in dessen Institut die vorliegenden Arbeiten ausgeführt wurden, für die viele von ihm erhaltene Anregung meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Dank schulde ich ferner Herrn Professor GRUBER sowie Herrn Privatdocenten Dr. ZIEGLER, welcher Letztere stets meinen Arbeiten das lebhafteste Interesse entgegenbrachte. — Meinem ehemaligen Lehrer, Herrn Professor Dr. K. KRAEPELIN in Hamburg, dem ich die erste Grundlage in meinem zoologischen Wissen verdanke, möge der öffentliche Dank ein Zeichen meiner Verehrung sein.

## A. Die Bauchdrüse der Raupe von *Hyponomeuta evonymella*.

### I. Anatomisches.

Als „Bauchdrüse“ bezeichne ich einen Schlauch, der, im Metathorax beginnend, an der Bauchseite der Raupe nach vorn verläuft und am vordersten Rand des Prothorax auf einer mit zwei Retractoren versehenen kegelförmigen Vorstülpung der ventralen Körperwand ausmündet. Der Mündungskegel ist schräg nach vorn und nach unten gerichtet. In Fig. 2 sind Kopf und zwei Thorakalsegmente der Raupe in Umrissen gezeichnet. Bei *k* sieht man den Kegel mit der spaltförmigen Mündung des Organs.

Was die äussere Beschaffenheit des Organs betrifft, so hat man es mit einem Schlauch (Fig. 1) zu thun, der, wie der Querschnitt (Fig. 3 und in Fig. 15 bei *b*) belehrt, von oben nach unten bedeutend zusammengedrückt ist. Derselbe verschmälert sich nach dem blinden Ende zu ziemlich plötzlich. Ein reichliches, aus mehreren grösseren Stämmen hervorgehendes Tracheensystem umspinnt das Organ (Fig. 1).

---

1) Der Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Drüsennatur des Organs folgt weiter unten im physiologischen Abschnitt.

Schon äusserlich kann man an dem frisch aus der Raupe herauspräparirten Schlauch (Fig. 1) deutlich zwei Abschnitte unterscheiden. Der dem blinden Ende angehörige Abschnitt zeichnet sich bei schwacher Vergrösserung aus durch eine feine Punktirung und Strichelung, die, wie man bei stärkerer Vergrösserung am Rande des Schlauches deutlich wahrnehmen kann, von dem Vorhandensein einer mit kleinen spitzen, unten ziemlich stark verbreiterten Borsten besetzten dicken Cuticula herrührt (Fig. 4). Besonders gut kann man dieselben erkennen, wenn man die Zellen abträgt.

Der zweite Abschnitt des Schlauches ist charakterisirt durch eine viel dünnere Cuticula ohne Borsten, sowie durch eine runzlige Oberfläche. Dass thatsächlich eine cuticulaartige Membran auch hier vorhanden ist, lässt sich leicht wahrnehmen, wenn man die ihr aufliegende Zellschicht abträgt. Es bleibt alsdann ein sehr dünnes, zusammenhängendes, homogenes Häutchen übrig.

Beide Theile des Organs sind scharf gegen einander abgegrenzt. Ueberall kann man bei stärkerer Vergrösserung scharfe Zellgrenzen sowie Kerne wahrnehmen.

Was man so am nicht conservirten Organ sieht, lässt sich leicht an einem Längsschnitt wie in Fig. 5 (aus einem Sagittalschnitt durch die Raupe) bestätigen. Dasselbe ist danach gebildet von einer einfachen Zellschicht, in der jedoch die Zellen nicht durch Membranen von einander getrennt sind. Die beiden Abschnitte des Schlauches grenzen sich deutlich gegen einander ab: der stark cuticularisirte Theil mit Borsten und der der Mündung genäherte runzlige Theil mit schwacher Cuticula. Man sieht, dass die Borsten der Körperoberfläche an der ventralen Seite (*v*) eine kurze Strecke in den Schlauch eindringen. Das runzlige Aussehen dieses Abschnittes sowie die scharfe Abgrenzung der Zellen gegen einander auf Totalpräparaten rührt, wie sich erkennen lässt, von einem bedeutenden Vorspringen der Zellen der Wandung gegen die Leibeshöhle her. — Die oben erwähnten beiden Retractoren, die sich an der Mündung des Kegels befinden, sind auf Sagittalschnitten nicht deutlich zu erkennen. Der auf Fig. 6 abgebildete Theil eines Querschnittes durch die Raupe, geführt in der Nähe der Mündung, zeigt dieselben jedoch. Die Muskeln (*r*) gehen direkt in das Epithel des Schlauches über. Bei *h* sieht man die Hypodermis, die bei *h*, tangential getroffen ist und in das Epithel des Organs übergeht. Ihren zweiten Ansatzpunkt haben die Retractoren zu beiden Seiten der dorsalen Körperwand des Thieres.

Soviel über die äussere Beschaffenheit. Für die Beurtheilung der

Function des Organs ist es wichtig, die feinere Structur kennen zu lernen. — Betrachtet man zu diesem Zweck den Schlauch, so wie er aus dem frischen Thier herauspräparirt ist, so fällt es auf, dass in dem runzligen Abschnitt, wie ich den der Mündung genäherten vorderen Theil von jetzt ab nennen will, die Kerne von kleinen hellen Bläschen dicht umlagert sind. Das stellt Fig. 7 dar. Der Kern besitzt im Innern kleine dunkle Körperchen, die in Form von schwarzen Punkten erscheinen. Tödtet man das Organ mit kaltem Sublimat ab und färbt nach Härtung in Alcohol mit Hämatoxylin, so zeigt ein solches Totalpräparat genau dasselbe Bild. Auf Schnitten finden sich die Bläschen ebenfalls wieder. Fig. 8 zeigt eine Zelle aus einem Querschnitt durch den runzligen Theil zur Hälfte dargestellt. Man sieht auch hier den Kern dicht von Bläschen (s) umlagert. In Fig. 9 ist ein Bild dargestellt, wie es sich bei einem mit Hämatoxylin gut gefärbten Längsschnitt durch das Organ einer ziemlich alten Larve ergibt: den Kernen sind kleine Bläschen angelagert, ausserdem aber hat das Protoplasma in der Nähe des Lumens durch Bildung von Vacuolen ein blasiges Aussehen angenommen. — Was die Form der Kerne in dem runzligen Abschnitt betrifft, so zeigt sowohl das frische Objekt als auch das conservirte durchweg ziemlich rundliche Kerne ohne jede Verzweigung.

Demgegenüber ist die Form der Kerne des mit Borsten versehenen hinteren Abschnittes eine ganz andere. Am blinden Ende finden sich allerdings noch ziemlich runde Kerne (Fig. 10 a). Bald aber nehmen dieselben eine unregelmässigere Gestalt an (Fig. 10 b), um schliesslich sich deutlich zu verzweigen (Fig. 10 c). An der Uebergangsstelle der beiden Abschnitte hört ganz plötzlich diese unregelmässige Gestalt auf und macht der rundlichen Form der Kerne des runzligen Theiles Platz. Bemerkenswerth sind die Spalten zwischen den Zellen und die Vertheilung des Plasmas in denselben. Wie nämlich Fig. 11 bei *sp* zeigt, dringen von der Cuticula her tiefe Spalten zwischen die Zellen ein, Spalten, die bei der Betrachtung des nicht conservirten Organs die oben erwähnte Abgrenzung der verschiedenen Zellen der Wandung gegen einander ermöglichen. Die Cuticula ist an keiner Stelle mit in diese Spalträume eingestülpt. Erfüllt sind die Lücken mit derselben hyalinen Masse, von der jetzt auch bei der Vertheilung des Plasmas in der Zelle die Rede sein wird. Während nämlich um den Kern herum eine grössere Masse von Plasma liegt, erstrecken sich auf Schnitten fingerförmige Fortsätze (Fig. 11) gegen die Cuticula hin. Zwischen den Enden der Fortsätze und der Cuticula



einerseits und den Fortsätzen selbst andererseits ist eine Masse eingebettet, die sich bei Hämatoxylinfärbung nicht mitfärbt und daher ziemlich scharf von dem Plasma abgegrenzt ist. Ein Tangentialschnitt durch eine solche Zelle in der Gegend, wo diese scheinbare Zerschlitung des Plasmas stattgefunden hat, zeigt jedoch (Fig. 12), dass man es hier mit einem Netzwerk oder vielmehr mit einem Wabensystem zu thun hat, bei dem die Wände vom gefärbten Plasma, der Inhalt von der hellen ungefärbten Masse gebildet sind. — Die in Fig. 11 gezeichnete zarte Membran, die diesen Abschnitt des Organs gegen die Leibeshöhle abgrenzt, ist vollkommen structurlos. Sie ist also wohl von den Zellen der Wandung abgeschieden und als *Tunica propria* zu bezeichnen. Die tiefen Buchten, welche von der Leibeshöhle her zwischen die Zellen eindringen, scheinen mir theilweise Kunstproduct zu sein, da ich sie nicht auf allen Präparaten von dieser Tiefe finde. — Schliesslich wäre noch hervorzuheben, dass die hellen Tröpfchen oder Bläschen, die für die Zellen des runzligen Abschnittes charakteristisch sind, hier vollkommen fehlen. Auch in Bezug auf die gesammte übrige Plasmastructur ist der Uebergang in den andern Abschnitt ein ganz plötzlicher.

Die bisherige Schilderung des Organes geschah nach Befunden an ganz oder fast ganz erwachsenen Raupen, etwas anders ist das Aussehen desselben bei jüngeren Thieren. Untersucht man frisch aus dem Ei geschlüpfte Raupen auf Schnitten, so ist an dem dem Volumen nach erst gering entwickelten Organ keine Differenzirung in die beiden definitiven Abschnitte wahrzunehmen. — Anders verhält es sich bei Raupen von 5—6 mm Länge<sup>1)</sup>. Bei ihnen finden sich schon zwei deutlich gesonderte Abschnitte vor. Am blinden Ende ist bereits eine starke Cuticula mit Borsten gebildet. Ebenso ist die Spaltung der Zellen bereits vor sich gegangen. Es ist die Cuticula also jedenfalls schon in einem Stadium ausgebildet worden, in dem die Spalten zwischen den Zellen noch nicht vorhanden waren. Hingegen fehlt die in älteren Stadien (Fig. 11) auf Schnitten als Zerschlitung des Zellplasmas erscheinende Structur, die „Wabenbildung“, wie ich sie kurz nennen will. — In dem runzligen Abschnitt ist keine wesentliche Abweichung von dem Verhalten bei grösseren Raupen zu bemerken.

---

1) Ich bemerke, dass sich die Grössenangaben auf Thiere beziehen, die mit heissem 35-procentigem Alkohol getödtet waren. Es findet fast durchweg bei dieser Tödtung ein ziemlich starkes und gleichmässiges Ausstrecken des Thieres statt.

Höchstens wäre zu erwähnen, dass das „blasige Aussehen“ des Plasmas in der Nähe des Schlauchlumens nicht so deutlich ausgeprägt ist wie in älteren Stadien. — Dass bei der geringen Grösse des Thieres auch die Bauchdrüse weit weniger ausgedehnt ist als in den älteren Stadien, dürfte selbstverständlich sein. Die deshalb erforderliche Annahme eines Wachstums wird im nächsten Abschnitt der Deutung des Organs Schwierigkeiten in den Weg legen.

## II. Physiologisches.

Nachdem ich so den Bau des Organs klar gelegt zu haben glaube, gehe ich zur Erörterung seiner Function über.

Da deutet nun zunächst die Beschaffenheit der Zellen entschieden auf eine secernirende Thätigkeit hin. Ich erinnere an die verhältnissmässig grossen Kerne, die sich in dem hinteren, stark cuticularisirten Abschnitt des Schlauches sogar schwach verzweigen (Fig. 10 a, b, c)<sup>1)</sup>. — Dafür spricht ferner das blasige Aussehen des am Lumen des Organs gelegenen Plasmas im runzligen Abschnitt sowie die Umlagerung des Kerns mit kleinen hellen Bläschen, vorausgesetzt, dass man die Bläschen für Secret führend hält, eine Annahme, zu der ich mich genöthigt sehe, da ich denselben sonst gar keine Bedeutung zuzuschreiben vermag<sup>2)</sup>.

---

1) E. KORSCHOLT spricht es in seiner Zusammenstellung verzweigter und anderer Kerne („Die Bedeutung des Kernes für die thierische Zelle“ in: Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. Berlin 19. Juli 1887) aus, „dass besonders Zellen mit secernirender Function sehr voluminöse und in vielen Fällen sogar stark verzweigte Kerne haben“ (p. 129). — Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass sich in der Arbeit von C. CHUN „über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insecten“ (Dissertation, Frankfurt a. M. 1875) eine bisher unbeachtete Angabe über stark verästelte Kerne im Mastdarm von Raupen findet (l. c., Taf. I, Fig. 5). Auch macht CHUN schon darauf aufmerksam, dass die verästelten Kerne „characteristisch sind für die Zellen secernirender Organe“ und sagt zum Schluss: „Jedenfalls scheint dies auf eine rege Theilnahme des Kernes bei der Secretion hinzudeuten, denn durch die Verästelung findet eine beträchtliche Flächenvergrösserung statt (p. 23 der Dissertation).

2) Wenn man es hier wirklich mit Secret führenden Bläschen zu thun hat, dann reiht sich dieser Fall den von E. KORSCHOLT (in: Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 19. Juli 1887 und Biologisches Centralblatt Bd. 8, p. 110) und H. E. ZIEGLER („Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen“ in: Arch. für mikr. Anatomie, Bd. 30, p. 610—614)

Sodann möchte ich die hellen Bahnen, die im cuticularisirten Abschnitt von der Cuticula her in das Plasma eindringen, für Secretbahnen halten, wiederum aus dem einfachen Grunde, weil ich keine andere Deutung wüsste. Auch scheint mir bei den von LEYDIG, CLAUS und NUSSBAUM<sup>1)</sup> beschriebenen Drüsen von *Argulus foliaceus* ein analoger Fall vorzuliegen. Es ist in diesen kugligen Zellen eine nach dem Ausführungsgang zusammenlaufende Streifung vorhanden. NUSSBAUM hat experimentell die Secretnatur der körnigen Streifen nachgewiesen. Das führt zu dem Gedanken, dass auch in dem vorliegenden Fall die Streifen und zwar die hellen, nicht färbbaren Streifen Secret sind.

Wenn man nun auch ohne Weiteres den runzligen Abschnitt als secernirend gelten lassen kann, so bereitet dagegen im hinteren Theil die starke Cuticula Schwierigkeiten, wenigstens ist eine Secretion durch die sehr dicke Cuticula hindurch auf den ersten Blick unwahrscheinlich. Wenn man jedoch bedenkt, dass auch in manchen andern Fällen eine leichte Durchdringlichkeit chitinöser Ausscheidungen angenommen werden muss, so z. B. bei dem langen sicherlich resorbirenden und doch chitinisirten Enddarm des Flusskrebsses oder, um ein anderes Beispiel zu nehmen, bei der Tracheenintima der Insecten, dann kann das Vorhandensein der Cuticula an dem blinden Ende des Schlauches keinen absolut stichhaltigen Einwand darbieten. Ueberhaupt muss man sich immer gegenwärtig halten, dass das, was man unter dem Namen Chitin zusammenfasst, wahrscheinlich höchst verschiedenartiger Natur ist. Allerdings glaube ich durch diese Erörterung den Einwand gegen die Drüsennatur des hinteren Abschnittes, nämlich

---

zusammengestellten Fällen von sichtlicher Antheilnahme des Kerns an der Thätigkeit der Zelle an. Denn die hellen Bläschen scheinen mir dicht um den Kern herum sich zu bilden und von dort nach dem Lumen zu vorzurücken. Die Lagerung dicht an der Peripherie des Kerns (vergl. z. B. Fig. 7) deutet dann wohl auf eine Beeinflussung der Secretion durch denselben hin. — Neuerdings hat auch M. VERWORN (Biologische Protozoen-Studien, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44) ein neues Beispiel für Kernthätigkeit bei Secretion geliefert, indem er beobachtete, dass bei verletzten Exemplaren von *Polystomella crispa* eine Regeneration der complicirten Schale (durch Secretion) nur dann stattfindet, wenn das betr. Theilstück des Protozoons noch den Kern enthält.

1) F. LEYDIG, Ueber *Argulus foliaceus*, Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 2, 1850. C. CLAUS, Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden, Z. f. wiss. Zool., Bd. 25, 1875. M. NUSSBAUM, Bau und Thätigkeit der Drüsen, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21.

wegen des Vorhandenseins der Cuticula, keineswegs ganz entkräftet zu haben. — Mit der Function der Cuticula bleibt ebenso die Function der Borsten unklar. Vielleicht dienen sie dazu, den Schlauch gegen Collabiren in Folge des Druckes der Leibeshöhlenflüssigkeit zu schützen, eine Idee, die sich nach Betrachtung der Verhältnisse bei *Harpyia* aufdrängt und dort weiter ausgeführt werden wird.

Wenn man nun trotz der erwähnten Einwände annehmen will, dass hier ein Organ von wesentlich secretorischer Function vorliegt, dann fragt es sich vor allem, warum auf Schnitten sich im Lumen kein Secret vorfindet. Dass in Wirklichkeit irgend eine Flüssigkeit und nicht etwa Luft in dem Schlauch vorhanden ist, das macht der folgende Versuch wahrscheinlich: Wenn man nämlich die ziemlich erwachsene Raupe am Kopf und am Abdomen mit Nadeln in einem Schälchen fixirt, und zwar mit nach oben gewendeter Bauchseite, und nun, während man die Ausmündungsstelle der Drüse unausgesetzt unter der Lupe beobachtet, Alkohol über das Thier giesst, so sieht man keine Luftblasen aufsteigen, auch nicht bei gelindem Druck. Aus den Tracheen dagegen entweicht Luft. — Auch wenn man das Organ unter Wasser aus dem frischen Thier herauspräparirt, ist keine Luft in demselben wahrzunehmen.

Man kann danach also mit einiger Sicherheit auf das Vorhandensein eines Secrets schliessen. Da dasselbe jedoch auf Schnitten nicht sichtbar ist, so muss es schon ein nicht gerinnendes Secret sein, und es drängt sich die Idee auf, dass hier vielleicht ein ähnliches Vertheidigungsorgan vorliegt, wie das bei der Raupe von *Harpyia* bereits bekannte, also ein Organ, welches eine Säure absondert.

Ich habe nun wiederholt sowohl ältere als auch jüngere Raupen von *Hyponomeuta* gereizt und durch Lakmus- und Curcumapapier irgend ein saures oder alkalisches Secret nachzuweisen versucht, aber niemals irgend welche Reaction erhalten. Bei Raupen von *Harpyia* gelang mir dieses jedoch sehr gut, wenn auch nicht immer, letzteres vielleicht, weil die Raupen zu jung waren. Die oben geäußerte Ansicht, dass hier ein Vertheidigungsorgan vorliegt, ist also keineswegs bewiesen, immerhin bedeutet der mangelnde Nachweis noch keine vollständige Negation. Mit dem ganzen Organ bleiben dann auch die am Mündungskegel sich ansetzenden Retractoren vorläufig ihrer Function nach dunkel.

Noch auf eine letzte Schwierigkeit möchte ich hier aufmerksam machen: Es fragt sich, in welcher Weise Flächenvergrößerung der

Cuticula vor sich geht. Das Epithel des Schlauches vergrößert sich doch von dem ersten Auftreten der Cuticula in der ziemlich jungen Raupe bis zur erwachsenen Raupe ganz bedeutend. Man muss deshalb annehmen, dass die nicht wachstumsfähige Cuticula mit dem Chitinpanzer zusammen bei der Häutung der Raupe abgeworfen wird, wie ich das bei der unten zu behandelnden Gabelschwanzraupe auch nachweisen konnte. Wenn das aber der Fall ist, dann ist die Neubildung der Cuticula dem Bau des Wandungsepithels nach vollkommen unklar. Denn wie in dem blinden Abschnitt eine zusammenhängende Cuticula von einer von Secret (?) führenden Spalträumen vollkommen durchsetzten Zellschicht abgeschieden werden kann, das dürfte vorläufig unverständlich bleiben. Bei den gleich zu beschreibenden ähnlichen Drüsen von *Harpyia vinula* und *Plusia gamma* ist zwar ebenfalls eine Cuticula vorhanden, die Matrix stellt aber in diesen Fällen eine kontinuierliche Zellschicht vor. Die Erneuerung der Cuticula bei der Häutung bedarf also in diesen Fällen keiner weiteren Erklärung.

Nach den vorhergegangenen Erörterungen scheint mir aber das Eine in hohem Grade wahrscheinlich gemacht zu sein, dass in dem beschriebenen Organ thatsächlich eine Drüse vorliegt, wodurch der Eingangs angewandte Name „Bauchdrüse“ seine Berechtigung erhält.

## B. Die Bauchdrüse der Raupe von *Harpyia vinula*.

### I. Anatomisches.

Es ist längst bekannt, dass die Raupe von *Harpyia vinula* aus einem „unter dem Kopf“ gelegenen Spalt eine Flüssigkeit ausspritzt, die ihr wohl zur Vertheidigung gegen Angriffe von Seiten ihrer Feinde dient. Dieser Spalt erscheint aber nur dann unterhalb des Kopfes gelegen, wenn, wie das bei der Vertheidigungsstellung, die die Raupe einnehmen kann, der Fall ist, Kopf und Thorakalsegmente in einander geschoben sind. In Wirklichkeit liegt die Oeffnung ebenso wie bei *Hyponomeutaraupen* vor dem ersten Beinpaar an der Bauchseite des Prothorax. — Diese Lage der Mündung der Drüse fordert zu einem Vergleich mit dem beschriebenen Organ von *Hyponomeuta* in Bezug auf die Histologie heraus.

Meines Wissens hat bisher ausser POULTON noch Niemand das Drüsenorgan von *Harpyia* untersucht. Aber auch die von dem ge-

nannten Autor gegebene Beschreibung giebt nur die äussere Form der Drüse, ohne auf den feineren Bau einzugehen.

Zuerst hat POULTON<sup>1)</sup> das Organ bei *Harpyia (Dicranura) furcula* L. beschrieben. Dasselbe, ganz im Prothorax gelegen, sollte aus sechs Schläuchen bestehen, die bei Anwendung von Druck ausgestülpt würden. In einer späteren Mittheilung<sup>2)</sup> hat der Verf. diese Angabe widerrufen und zwar in Folge einer Nachuntersuchung an *Harpyia vinula* L. — „Zu Beginn des letzten Larvenstadiums“ hat er schon durch „leichten Druck“ eine Ausstülpung der Drüse hervorgerufen. Er beschreibt dieselbe im ausgestülpten Zustande als aus fünf Schläuchen bestehend, nämlich einer mittleren Tasche und zwei Schläuchen zu beiden Seiten dieser Tasche. Seine Fig. 7 zeigt die seitlichen Schläuche von nahezu gleicher Länge.

Ich habe das nicht ausgestülpte Organ<sup>3)</sup> nun auf Schnitten untersucht. Es erscheint danach thatsächlich fünftheilig, nur erschienen mir zwei der vier seitlichen Schenkel (in POULTON's Figur die unteren) nicht so lang, wie POULTON sie zeichnet. Doch kann das daher rühren, dass ich bedeutend jüngere Raupen untersuchte als er.

Die Ausmündung des Organs ist nach einem Querschnitt durch die Raupe etwas schematisirt bei schwacher Vergrösserung in Fig. 13 dargestellt. Bei *ms* ist der mittlere Schlauch getroffen, wie er im Begriff ist, sich abzuzweigen. Bei *ss* sind die seitlichen Schläuche geschnitten. Der untere derselben verschwindet auf den folgenden Schnitten bald, während der obere noch auf mehreren Schnitten angetroffen wird. Daraus ergibt sich die geringere Länge des unteren Schenkels, die ich oben erwähnte. Die Cuticula *c* verliert beim Eintritt in das Organ ihre Borsten und kleidet dasselbe als dünnes (auf dem Schnitt von der Matrix abgehobenes) Häutchen vollkommen aus. — Was den feineren Bau der Schläuche angeht, so unterscheidet sich der mittlere wesentlich von den äusseren. Fig. 14 stellt einen Theil der Wandung (aus einem Querschnitt durch den mittleren Schlauch) desselben dar. Bei *tr* ist eine an das Organ herantretende Trachee getroffen. Bei *c* sieht man, wie die Cuticula sich unregelmässig zwischen die Zellen hineinbuchtet. Auf diese Weise werden ziemlich tief eindringende Spalträume hervorgebracht. Bei *c*<sub>1</sub> ist ein

1) in: Trans. Ent. Soc. Lond. 1886, Part. 2.

2) EDWARD B. POULTON, Notes in 1886 upon lepidopterous larvae etc., in: Trans. Ent. Soc. Lond. 1887, Part. 3.

3) Ueber die von POULTON beobachtete Ausstülpung werde ich mich weiter unten aussprechen.

solcher Spaltrann nicht in Verbindung mit dem Lumen getroffen. Der Schlauch ist gegen die Leibeshöhle hin von einer structurlosen Haut, *Tunica propria* (*t*), bekleidet. Die von der Leibeshöhle her in die Zellschicht eindringenden Spalten halte ich für künstlich, durch die Conservirung etc. hervorgerufen, jedenfalls stehen sie nicht im Zusammenhang mit den vom Lumen vordringenden Spalten und besitzen keine *Cuticula*.

Was die Kerne des mittleren Schlauches betrifft, so sind sie von ziemlich unregelmässiger Gestalt. Das tritt auf Quer- und Längsschnitten durch die Wandung nicht deutlich hervor, wohl aber auf Tangentialschnitten. Die Kerne verzweigen sich schwach, wie Fig. 15 zeigt. Auch die verzweigten Kerne von *Hyponomeuta* (Fig. 10) und *Plusia gamma* (Fig. 22) sind im Tangentialschnitt gesehen, Querschnitte zeigten die Verzweigung nicht deutlich. Daraus folgt, dass die Verzweigung nicht allseitig stattfindet, überhaupt nicht nach dem Lumen des Schlauches hin, sondern in einer der Peripherie des Lumens parallelen Fläche<sup>1)</sup>.

Das Epithel der seitlichen Schläuche stellt sich im Querschnitt wie in Fig. 16 dar. Es ist niedriger als dasjenige im mittleren Schlauch, aber ebenfalls von einer *Cuticula* (*c*) bekleidet. Die Kerne sind (auch im Tangentialschnitt) nicht verzweigt, sondern oval. Gegen das Lumen hin wölben sich die Zellen vor und tragen ein sich langsam zuspitzendes Haar (*ha*). — In keinem der Schläuche, auch nicht im mittleren, konnte ich derartige Secretballen nachweisen wie bei der *Hyponomeutaraupe*.

Als Retractoren dienen für das Organ zahlreiche Muskeln, deren sich mehrere an jedem Schlauch ansetzen. Ihren zweiten Ansatzpunkt haben dieselben an verschiedenen Stellen der Hypodermis, und zwar zum Theil an den von der äusseren Hypodermis in das Innere vorspringenden Leisten, welche auch als Fixirungspunkte für die Muskeln des complicirten Retrahirapparates für Kopf und Thorax dienen. Ich sehe von einer genaueren Beschreibung dieser Muskeln ab, da mit derselben zugleich eine eingehende Darstellung der Hypodermisleisten, also des Retrahirapparates, verbunden werden müsste.

Was die Versorgung des Organs mit Tracheen angeht, so wird dieselbe wohl in ähnlicher Weise stattfinden wie bei *Hyponomeuta*.

1) Ebenso verhalten sich die verzweigten Kerne der Spinndrüsen bei den Raupen.



Die ganz feinen Tracheenäste konnte ich auf Schnitten nicht erkennen, doch sah ich grössere Aeste an das Organ herantreten (Fig. 14). — Präparation am frischen Thier konnte ich aus Mangel an Material nicht mehr vornehmen.

Die bisherige Schilderung des Organs erfolgte nach Raupen, die etwa  $\frac{1}{4}$  ihrer definitiven Grösse erreicht hatten. Ich habe ausserdem zum Vergleich eben aus dem Ei geschlüpfte Thiere untersucht. Dieselben zeigten in sämtlichen Schläuchen vollkommen glatte, von einer Cuticula bekleidete Epithelien ohne Faltungen oder Vorragungen der Zellen gegen das Lumen. Die Haare der seitlichen Schläuche und die Falten des mittleren Schlauches entstehen also erst im Laufe des Larvenlebens.

## II. Physiologisches.

Was die Physiologie des Organes betrifft, so steht fest, dass eine Säure in demselben ausgeschieden wird, dass es also drüsiger Natur ist. Schon in einem 1797 erschienenen, „Unterhaltungen aus der Naturgeschichte“ betitelten Werk, dessen Autor ich leider nicht angeben kann, finde ich nämlich die Angabe, dass die *Harpyiaraupe* „auf einen Fuss weit einen sehr scharfen Saft“ ausspritzt, „der auf der Zunge wie Weinessig schmeckt, in einer Wunde unerträgliche Schmerzen macht und blaues Papier plötzlich roth färbt.“ — Dergleichen giebt POULTON die Abscheidung einer Säure an. — Meine Versuche bestätigen das. Wenn ich nämlich Raupen durch Berührung reizte, erzielte ich häufig das Ausspritzen eines Secrets, das sich sowohl durch seinen Geruch als auch durch die Röthung des blauen Lakmuspapiers als Säure zu erkennen gab.

Wenn nun so das Organ als Ganzes auch in seiner Function erkannt wäre, so macht doch die Deutung der einzelnen Theile einige Schwierigkeiten. — POULTON hält den mittleren Schlauch für ein Reservoir. Das möchte ich nicht annehmen. Denn gerade in diesem Theil weist die Grösse der Zellen und die Verzweigung der Kerne entschieden auf eine secretorische Thätigkeit hin. Das Auftreten der Spalten zwischen den Zellen würde in diesem Sinne als eine Oberflächenvergrößerung behufs schnelleren Austritts des Secrets in das Lumen aufzufassen sein. — Die Cuticula, die hier bedeutend dünner ist als in dem hinteren Abschnitt des Organs von *Hyponomeuta*, bereitet der Annahme, dass dieser Theil secernirt, kaum Schwierigkeiten, der mittlere Schlauch dürfte also mit vielem Recht als der drüsige Theil bezeichnet werden.

Schwieriger lassen sich die seitlichen Schläuche, deren Structur durch Fig. 16 dargestellt ist, deuten. Die regelmässige Form der verhältnissmässig kleinen Kerne widerspricht zwar der Annahme einer secernirenden Thätigkeit nicht, weist aber auch keineswegs darauf hin. — Wenn diese Theile des Organs kein Secret absondern, dann könnte man dieselben vielleicht als Reservoirire für das Secret des mittleren Schlauches auffassen. Bei dieser Annahme könnte man dann vermuthungsweise den Haaren die Function zuschreiben, dass sie die Schläuche gegen Collabiren in Folge des normalen Drucks der Organe und der Flüssigkeit der Leibeshöhle schützen. Um sich ein Ausspritzen von Secret zu erklären, brauchte man alsdann nur eine gewisse Biagsamkeit dieser die Wandungen der Schläuche von einander haltenden Haare und einen durch besondere Muskelcontractionen so weit erhöhten Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit anzunehmen, dass derselbe den Widerstand der Haare zu überwinden im Stande wäre. Noch weiter könnte das Lumen verengt werden durch Verschieben und Faltung der Schläuche gegen die Ausmündung hin. Auch die erwähnten Retractoren erhalten auf diese Weise ihre Function zugewiesen, nämlich durch Zurückziehen der Schläuche eine Ausglättung der Wandung zu bewirken.

Ob bei normaler Function des Organs eine Ausstülpung überhaupt oder in solchem Umfange erfolgt, wie sie durch POULTON künstlich hervorgerufen wurde, muss ich dahin gestellt sein lassen. Bemerken will ich, dass ich niemals eine derartige Ausstülpung habe bewirken können, auch nicht bei ziemlich starkem Druck. Allerdings standen mir auch keine so weit ausgewachsenen Raupen zur Verfügung, wie die waren, mit welchen POULTON experimentirte.

## C. Die Bauchdrüse der Raupe von *Plusia gamma*.

### I. Anatomisches.

Bei mehreren conservirten Exemplaren der Raupe von *Plusia gamma* bemerkte ich an der Bauchseite des Prothorax genau an der Stelle, wo bei *Hyponomeuta* der Mündungskegel liegt, einen Fortsatz, der mich zu näherer Untersuchung der Raupe veranlasste. Es stellte sich dabei heraus, dass auch hier eine im Prothorax gelegene Bauchdrüse sich vorfindet.

Fig. 17 giebt ein Schema, das die normale Lage des nicht ausgestülpten Organs zeigt, wie ich sie mir nach einer Serie

von Querschnitten durch eine junge Raupe construirte. Es stellt einen einfachen, zweimal eingeknickten Schlauch vor. An demselben sind zwei Abschnitte zu unterscheiden: ein drüsiger (*dr*, in der Figur schraffirt dargestellt) und ein ausführender (*a*). Bei *h* ist die Hypodermis angedeutet, in welche die Schlauchwandung continuirlich übergeht. Als Retractoren sind zwei Paare von Muskeln zu bezeichnen, die sich an den Schlauch ansetzen. Das eine Paar (*r*) befestigt sich an der Uebergangsstelle vom drüsigen zum ausführenden Theil, das andere (*r*<sub>1</sub>) in der Mitte des ausführenden Theiles. Beide Paare inseriren sich mit ihrem andern Ende an der seitlichen Körperwand des Thieres.

Aus dem Schema ergibt sich, dass, wenn man einen Querschnitt durch die Raupe an derjenigen Stelle führt, wo der drüsige Theil des Organs in den ausführenden übergeht, beide Paare von Retractoren getroffen werden müssen. Fig. 18 zeigt einen solchen Querschnitt: *dr* ist der Schnitt durch die erwähnte Uebergangspartie, *e* der Tangentialschnitt durch die Wandung an der Einknickungsstelle des ausführenden Theiles, *r* und *r*<sub>1</sub> die Retractoren, *c* die den ganzen Schlauch auskleidende Cuticula.

Beim Tödten der Raupen mit heissem Alcohol wurde in den meisten Fällen ein Ausstülpfen des ausführenden Abschnitts hervorgehoben, wohl durch den bei den heftigen Contractionen des Thieres erhöhten Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit. Fig. 19 zeigt das Organ in diesem ausgestülpten Zustande nach einem Querschnitt durch eine halb erwachsene Raupe. *dr* stellt das Epithel des drüsigen Abschnittes, *a* das sehr dünne Epithel des ausführenden Abschnittes dar. Bei *b* ist das letztere etwas anders ausgebildet als an anderen Stellen, wie das bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 20 gezeichnet ist. Bei *c* ist in Fig. 19 die mit Borsten versehene Cuticula der Hypodermis, bei *c*<sub>1</sub> die sehr dünne borstenlose Cuticula des ausführenden Abschnittes und des drüsigen Theiles dargestellt. — Es ergibt sich daraus, dass die Ausstülpung nur bis zum Beginn des drüsigen Abschnittes, d. h. bis zum Ansatz der hinteren Retractoren (*r* in Fig. 17 und 18) stattfindet. — Zur weiteren Erklärung des Baues der Drüse wäre dann noch der in Fig. 21 gegebene Querschnitt durch den drüsigen Abschnitt (von einer ziemlich jungen Raupe) zu vergleichen. Im Innern liegt die bei der Conservirung abgehobene dünne Cuticula *c*. Die Zellen des Epithels sind scharf gegen einander abgegrenzt und ohne Bläschen, wie ich im Gegensatz zu den Zellen des runzligen Abschnittes bei *Hyponomeuta* bemerken will. Die Kerne sind gross und unregelmässig gestaltet. Die Unregelmässigkeit in der Form der Kerne lässt

sich auch hier erst im Tangentialschnitt (Fig. 22) recht erkennen, wie das ja auch schon für *Hyponomeuta* und *Harpyia* angegeben wurde.

Was die Versorgung des Organs mit Tracheen betrifft, so wird dieselbe wohl in derselben Weise stattfinden wie bei *Hyponomeuta*. Aus Mangel an frischem Material habe ich darauf nicht eingehen können.

## II. Physiologisches.

Was die Physiologie des Organs angeht, so habe ich schon durch die Bezeichnung „drüsiger Abschnitt“ für den hinteren Theil und „ausführender Abschnitt“ für die vorderen die Verschiedenheit beider Partien angedeutet.

Dass der hintere Abschnitt als Drüse functionirt, wird durch die Form der Kerne wahrscheinlich gemacht, während das dünne Epithel des ausführenden Theiles in keiner Weise auf eine Drüsennatur hindeutet. Ich nehme an, dass dieser letztere ein Reservoir für bereits abgesondertes Secret ist.

Wenn ich auch nicht im Stande war, nachzuweisen, dass die Raupe auf äussere Reize hin ein Secret ausstösst, so scheint mir doch die Beschaffenheit des Schlauches die Drüsennatur zu beweisen. Die das ganze Organ auskleidende Cuticula kann kaum zu einem Einwand berechtigen, denn sie ist noch dünner als bei *Harpyia* und ganz bedeutend dünner als bei *Hyponomeuta*. — Auch diese Drüse möchte ich somit den Vertheidigungsorganen anreihen.

Ob normalerweise eine so weite Ausstülpung erfolgt, wie sie Fig. 19 darstellt, kann ich nicht sagen. Ich glaube es jedoch ebenso wenig wie bei *Harpyia*, denn es gelang mir auch hier nicht, durch Reizung der Raupen eine solche zu erzielen. Dass eine theilweise Ausstülpung stattfinden kann, ist allerdings wahrscheinlich. Wenn sie stattfindet, so wird sie jedenfalls durch den Druck der Leibeshöhnenflüssigkeit erfolgen.

## D. Allgemeines.

Nachdem ich so dem bekannten Vertheidigungsorgan bei *Harpyia* (*H. vinula* und *H. furcula*), also einer Bombycidengattung, ähnliche Organe bei einer Eule (*Plusia gamma*) und einem Kleinschmetterling (*Hyponomeuta evonymella*) hinzufügen konnte, glaube ich es aussprechen zu dürfen, dass bei solcher Vertheilung auf die verschiedensten

Gruppen von Lepidopteren auch eine weitere Verbreitung auf eine grössere Anzahl von Gattungen und Arten wahrscheinlich ist, obwohl ich bei den bisher untersuchten anderen Raupen keine solchen Drüsen aufgefunden habe.

Für wahrscheinlich halte ich es ferner, dass die drei beschriebenen Organe homologe Gebilde sind, Gebilde gleichen phyletischen Ursprungs, worauf die gleiche Ausmündungsstelle hindeutet. Wenn sich auch die Drüse bei *Harpyia* (im Gegensatz zu *Hyponomeuta* und *Plusia*) durch Theilung in mehrere Schläuche in der äusseren Form ziemlich weit von den übrigen entfernt, so wird doch auch sie phyletisch (und ontogenetisch) von einer einfachen Einstülpung der Hypodermis abzuleiten sein.

## II. Ueber Blutbildungsherde bei Insectenlarven<sup>1)</sup>.

Taf. XXX, Fig. 23—34.

### A. Blutbildungsherde bei Raupen von *Hyponomeuta evonymella*.

Bei der Untersuchung halb erwachsener Raupen von *Hyponomeuta evonymella* fiel mir zunächst in der Gegend der Flügelanlagen auf, dass je ein Fettkörperlappen ein ganz anderes Aussehen hatte als die übrige Masse des Fettkörpers, und zwar grenzte sich diese Partie fast immer sehr scharf von dem übrigen Fettkörper ab. Während in Fig. 23 bei *f* der für *Hyponomeuta* charakteristische netzartige Fettkörper ausgebildet ist, sieht man bei *bh* denselben plötzlich einen ganz andern Habitus annehmen. Die Kerne behalten annähernd dieselbe Grösse, strecken sich jedoch meistens etwas in die Länge. Dagegen fehlen die Vacuolen, die dem eigentlichen Fettkörper sein charakteristisches Aussehen verleihen, vollkommen. Eine Ablagerung von Fett hat also nicht stattgefunden, und man darf im physiologischen Sinne dieses Gewebe allerdings nicht als Fettkörper bezeichnen, wenngleich der directe Zusammenhang mit dem typischen Fettkörper eine gleiche Abstammung beider Theile, wenn auch nicht beweist, so doch in so hohem Grade wahrscheinlich macht, dass kaum ein Zweifel dagegen

1) Bezüglich der Bemerkungen zur Technik verweise ich auf die Einleitung zu dem vorher behandelten Thema: „Ueber Bauchdrüsen bei Schmetterlingslarven“.

aufkommen kann. — Es ist deshalb wünschenswerth, für beide Gebilde einen zusammenfassenden Namen zu haben, und ich möchte aus später (im allgemeinen Theil) zu erörternden und aus dem Folgenden sich ergebenden Gründen die von v. WIELOWIEJSKI<sup>1)</sup> eingeführte Bezeichnung „Blutgewebe“ adoptiren.

Vergleicht man nun Schnitte wie in Fig. 24, so zeigt sich ein etwas anderes Bild. Hier bedeutet *h* die Hypodermis, *f* die Flügelanlage, *tr* das „Tracheengewebe“, in dem sich später die aufgeknauelten Tracheen bilden, und *bh* dieselbe Partie des Blutgewebes wie die in Fig. 23 bei *bh* dargestellte, nur mehr in der Gegend der Flügelanlage geschnitten. Während nun in Fig. 23 keine deutlichen Zellgrenzen zu erkennen waren und die ganze Zellmasse ausser gegen den Fettkörper auch nach der Leibeshöhle zu scharf begrenzt war, sieht man deutlich, wie einige Zellen *bk* sich loszulösen beginnen, Zellen, welche vollkommen den Blutkörperchen gleichen, die sich überall in der Leibeshöhle finden (wie bei *bk*<sup>1)</sup>). Die Kerne haben genau dieselbe Grösse und Tinctionsfähigkeit, die Umrisse sind ebenso unregelmässig wie bei den typischen Blutkörperchen der Leibeshöhle, die, in amöboider Bewegung begriffen, bei der plötzlichen Abtödtung in den verschiedensten Stadien der Bewegung fixirt wurden. — Nun kommt es allerdings leicht vor, dass bei unglücklicher Conservirung Schrumpfungen eintreten, die ein Auseinanderfallen der Gewebselemente veranlassen, und man könnte aus diesem Grunde Bilder wie Fig. 24 für nicht beweisend halten. Doch scheint mir die Aehnlichkeit der sich ablösenden Zellen mit den überall in der Leibeshöhle verbreiteten Blutkörperchen so sehr für die thatsächliche Richtigkeit des Bildes zu sprechen, dass dieser Zweifel wohl kaum dagegen aufkommen kann. — Ich darf deshalb wohl mit Recht diesen Theil des „Blutgewebes“ als einen Bildungsherd für Blutkörperchen (Blutbildungsherd *bh*) bezeichnen.

Auch auf Schnitten durch bedeutend jüngere Raupen lassen sich solche Bildungsherde nachweisen. Ich sah dieselben bei Raupen von etwa 4 mm Länge. Sie liegen hier dicht an den Flügelanlagen, die sich in diesem Stadium als gering entwickelte einfache Einstülpungen darstellen. Doch ist hier der eigentliche Fettkörper weniger von den Blutbildungsherden unterschieden, da die charakteristischen Vacuolen erst gering ausgebildet sind.

1) H. Ritter von WIELOWIEJSKI, Ueber das Blutgewebe der Insecten, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43.

Man hätte sich demnach vorzustellen, dass ein Theil der Fettkörperanlage auf einem unentwickelten „embryonalen“ Stadium stehen geblieben ist, während die Hauptmasse sich zu typischem Fettkörper differenziert hat. Der erstere embryonale Theil liefert dann später die Blutkörperchen.

Schon bevor ich den Blutbildungsherden an der Flügelanlage wegen der dort stattfindenden Ablösung von Zellen meine Aufmerksamkeit zuwandte, war mir ein zu beiden Seiten des Darmkanales im Prothorax längs verlaufendes dickwandiges Rohr mit engem Lumen aufgefallen, dessen Bedeutung mir vor der Hand unklar blieb. Fig. 25 giebt einen Querschnitt durch den vorderen Theil des Prothorax einer halb erwachsenen Larve wieder und soll die Lage der beiden mit *bh* bezeichneten Gebilde zu den übrigen Organen darstellen. — Bei stärkerer Vergrößerung ist der Querschnitt durch das Rohr in Fig. 26 dargestellt. Es fällt sogleich die merkwürdige Aehnlichkeit dieser Zellmassen mit dem z. B. in Fig. 23 bei gleich starker Vergrößerung abgebildeten Blutbildungsherd an der Flügelanlage auf. Die Aehnlichkeit bezieht sich auf die Grösse der Kerne, die gleich geringe Entfernung der Kerne von einander sowie die gleiche Tinctionsfähigkeit. Diese auffallende Uebereinstimmung beider Gebilde veranlasste mich, nachdem ich das Gewebe an der Flügelanlage als Blutkörperchen bildend erkannt hatte, nach einer Stelle zu suchen, wo vielleicht ebenfalls eine Ablösung von Zellen vor sich gehe. Dieselbe fand sich in diesem Stadium im Kopf der Raupe. Fig. 27 stellt nach einem Querschnitt durch das Thier bei *bk* die Ablösung von Zellen dar. Ausserdem aber zeigt der Schnitt, dass die Wand des Rohres direct in die hier stark verdickte Hypodermis *h* übergeht. Der Uebergang ist nur deshalb auf dem Schnitt kein continuirlicher, weil das Rohr Windungen eingeht. Eine Zeit lang täuschten mir Bilder, wie sie Fig. 27 bietet, auch eine Mündung des Lumens nach aussen vor, eine Ausmündung, von der ich glaubte, dass sie nur deshalb auf Schnitten nicht deutlich erscheine, weil sie zu eng sei und in Folge dessen immer die Wandung tangential geschnitten werde. Wenn das sich so verhielte, dann wäre also an ein Persistiren von meines Wissens hier auch im Embryo noch nicht nachgewiesenen, am Kopf ausmündenden Tracheen zu denken. Wie dem aber auch sei, der Zusammenhang der Rohrwandung mit der Hypodermis ist zweifellos, wenn er auch vielleicht ein secundärer ist. — Derartiger Uebergänge der Wandung des Rohres in die hier immer stark verdickte Hypodermis habe ich zu beiden Seiten des Kopfes je zwei beobachtet, und zwar dorsal und ventral. Die genaue



Bestimmung der Lage dieser Vorgänge ist nach Schnitten sehr schwierig, und eine Bestimmung durch Präparation des frischen Thieres ist mir wegen der Zartheit des Objectes nicht gelungen. Jedoch kann ich angeben, dass sowohl die ventralen als auch die dorsalen Uebergänge oder Verschmelzungen am Hinterende des Kopfes, also nicht in der Region der Mundwerkzeuge, sich finden. Auf den Schnitten war auch immer das obere Schlundganglion in der Mitte getroffen.

Wenn man das Rohr nun von der Region des Schnittes Fig. 26 rückwärts verfolgt, so nimmt die Dicke der Wandung in der Bein- gegend das Prothorax bedeutend ab (Fig. 28), bis schliesslich das Bild sich wie in Fig. 29 darstellt. Hier lässt sich nun daraus kein Unterschied mehr machen zwischen dem besprochenen Rohr und den Tracheen, die mehrfach querschnitten im Schnitte auftreten. Geht man in der Verfolgung des Rohres noch weiter rückwärts, so erfolgt eine Verschmelzung mit andern Tracheen und schliesslich eine Aus- mündung durch das Prothorakalstigma. Die Tracheennatur ist somit bewiesen, und es stellen sich jetzt die bisher noch nicht erwähnten, im Lumen des Rohres auftretenden zarten Linien (Fig. 26 und 28) als die spiraligen Verdickungen der Tracheenintima dar.

Was das weitere Schicksal dieser Wucherungen der Tracheen- matrix ist, glaube ich an Schnitten durch erwachsene Raupen con- statirt zu haben. Ich war nur noch an wenigen Stellen im Stande, das Vorhandensein kleinerer Zellenmassen um die Trachee herum fest- zustellen. Es scheint also eine vollkommene Auflösung des Gewebes stattzufinden, wie das ja auch Fig. 27 wahrscheinlich macht.

Weit langsamer geht dagegen die Auflösung bei den Blutbildungs- herden an den Flügelanlagen vor sich. In derselben Schnittserie, in der ich das fast vollständige Fehlen der Verdickungen der Tracheen- matrix constatiren konnte, waren die zuerst behandelten Blutbildungs- herde noch in ziemlicher Ausdehnung vorhanden und boten die klarsten Bilder für die Ablösung von Blutkörperchen.

Ich glaube demnach bei der Raupe von *Hyponomeuta* zwei Blutbildungsherden nachgewiesen zu haben: erstens den Fettkörper im weiteren Sinne oder das WIELOWIEJSKI'sche „Blutgewebe“, zweitens die Tracheenmatrix.

## **B. Blutbildungsherde bei Raupen von *Smerinthus*, *Ocneria*, *Gastropacha*, *Pieris*, *Vanessa*, *Harpyia*.**

Als ich das an der Flügelanlage bei *Hyponomeuta* sich be- findende Blutbildungsgewebe gesehen hatte, erinnerte ich mich sogleich

der Abbildungen, welche PANCRITIUS<sup>1)</sup> von dem sog. „Nahrungsgewebe“ für den Aufbau des Flügels bei Raupen von *Smerinthus populi* giebt. Die dort dargestellten Zellenmassen<sup>2)</sup> entsprechen in ihrem Aussehen so sehr den oben beschriebenen Blutbildungsherden, und zwar in dem Stadium der Ablösung von Zellen, dass ich ohne Bedenken dieselben ebenfalls als solche Herde in Anspruch nehmen möchte. PANCRITIUS spricht sich über die Bedeutung dieser Gebilde ziemlich unklar aus. Er betont nur, dass sie nicht als Fettkörper angesehen werden dürfen, da kein Fett darin abgelagert wird. Wenn nun auch dieser Einwand kaum stichhaltig ist, da der seiner Function nach noch ziemlich dunkle Fettkörper vorläufig ein morphologischer, kein physiologischer Begriff ist, ein Fettkörper ohne Fetteinlagerung also schliesslich noch kein Uding wäre, so veranlasst mich die obige Deutung doch, diese Zellmassen als Blutbildungsherde vom Fettkörper zu trennen. — Die Abbildungen bei PANCRITIUS beziehen sich auf *Smerinthus populi*, doch hat er auch *S. ocellatus* und *Ocneria dispar* untersucht. Da er kein von *S. populi* abweichendes Verhalten constatirt, so scheinen also auch bei diesen Raupen solche Blutbildungsherde vorhanden zu sein. Ob dieselben jedoch bei *Ocneria* in solcher Ausdehnung auftreten wie bei *Smerinthus*, scheint mir deshalb zweifelhaft, weil ich auf gelegentlich angefertigten Schnitten nur im zweiten Thoracalsegment zu beiden Seiten des Thieres kleine Zellhaufen von der Grösse der Zellen des Fettkörpers antraf, die wohl als solche Bildungsherde anzusehen sind.

Kurz erwähnen möchte ich ferner noch, dass ich auf Schnitten durch ziemlich alte Raupen von *Gastropacha quercus*, *Pieris brassicae* und *Vanessa urticae* mehr oder minder grosse, in Auflösung begriffene Zellenmassen gesehen habe (in der Gegend der Flügelanlage), die ich sämmtlich als Blutbildungsherde deute. — In sehr bedeutender Ausdehnung findet sich das Blutkörperchen liefernde Gewebe bei Raupen von *Harpyia vinula*. Es ergiebt sich auf Querschnitten durch die Raupe in der Gegend der Flügelanlagen un-

---

1) P. PANCRITIUS, Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwicklung bei den Insekten. Königsberger Dissertation, 1884.

2) Meines Wissens hat bisher ausser PANCRITIUS Niemand auf ein derartiges Gewebe aufmerksam gemacht, wenn nicht die von DEWITZ in seiner Arbeit: „Ueber die Flügelbildung bei Phryganiden und Lepidopteren“ (in: Berl. Ent. Zeitschr. Bd. 25) erwähnten, die Flügelanlage umgebenden Fettkörpermassen hierher gehören.

gefähr dasselbe Bild, wie es PANCRITIUS für *Smerinthus populi* abbildet.

Während ich bei *Hyponomeutaraupen* einen Zusammenhang zwischen Fettkörper und Blutbildungsherd nachweisen konnte, einen Zusammenhang, der auf eine gleiche Abstammung beider Gewebe hindeutet, gelang mir dieses bei den in diesem Abschnitt behandelten Raupen nicht. Von *Gastropacha quercus*, *Pieris brassicae* und *Vanessa urticae* habe ich zwar keine jungen Raupen untersucht, und *Smerinthus* habe ich überhaupt nur nach den Angaben von PANCRITIUS hier aufgenommen, aber auch da, wo ich eben aus dem Ei geschlüpfte Raupen prüfte, nämlich bei *Ocneria dispar*, vor allem aber bei *Harpyia vinula*, fand ich einen solchen Zusammenhang nicht. Auch erwähnt ja PANCRITIUS, der doch auch junge Raupen von *Smerinthus* untersuchte, nichts davon.

Da jedoch der Befund bei *Hyponomeuta* es wahrscheinlich macht, dass bei den übrigen erwähnten Formen die Zellenmassen an der Flügelanlage, die sowohl der Lage wie des Aussehens halber dem erwähnten Gewebe bei *Hyponomeuta* homolog zu setzen sind, mit dem Fettkörper gleichen Ursprungs sind<sup>1)</sup>, so muss ich annehmen, dass in diesen Fällen die das blutbildende Gewebe liefernden Zellen sich bereits in der Embryonalentwicklung vom Fettkörper gesondert haben.

### C. Blutbildungsherde bei Larven von *Lyda erythrocephala* L.

Nachdem ich so bei 8 Lepidopterenlarven aus verschiedenen Gruppen Blutbildungsherde constatiren konnte, wandte ich mich der Untersuchung einer Hymenoptere zu und wählte eine auf der Weymouthskiefer in Gespinnsten lebende *Lydalarve*. Ich bezeichne die Art mit einiger Reserve als *L. erythrocephala*, da eine genaue Bestimmung in Ermangelung der Imago nicht möglich war.

Die Larve von *Lyda* liefert ein interessantes Seitenstück zu der *Hyponomeutaraupe* insofern, als ich hier bei ziemlich alten Exemplaren noch einen deutlichen Zusammenhang des Blutbildungsherdes mit dem Fettkörper constatiren konnte. Fig. 30 zeigt bei *bh* den Blutbildungs-

1) PANCRITIUS vermuthet allerdings, dass dieselben bei *Smerinthus* aus Wucherungen der Tracheenmatrix hervorgehen, doch schliesst er das nur aus der Aehnlichkeit dieser Zellmassen mit denjenigen, in denen sich die knäuel förmigen Tracheen bilden.

herd mit in der Ablösung begriffenen Blutkörperchen, bei *f* den sehr charakteristischen Fettkörper <sup>1)</sup> sowie einen unzweifelhaften Zusammenhang beider Gewebe.

Was jedoch diese Bildungsherde von denen bei *Hyponomeuta*-raupen unterscheidet, das ist die weite Verbreitung durch den Körper. Während ich bei *Hyponomeuta* das Gewebe nur an den Flügelanlagen nachweisen konnte, ist dasselbe hier in Form von Zellenhaufen in der Grösse des in Fig. 30 abgebildeten durch den ganzen Thorax und das Abdomen der Raupe zerstreut, überall aber in mehr oder minder deutlichem Zusammenhang mit dem Fettkörper.

#### D. Blut- und Fettkörperbildung bei Larven von *Musca vomitoria*.

Den Beobachtungen bei Lepidopteren und der einen Hymenoptere (*Lyda*) reihe ich hier diejenigen bei Larven von *Musca vomitoria* an. —

---

1) Ich will hier erwähnen, dass ich in den grossen Fettkörperzellen (neben diesen typischen kommen noch solche ohne jede Einlagerung vor) eine bedeutende Anzahl von stark lichtbrechenden dunkelrothen (in der Fig. 20 schwarzen) Körnchen fand, welche durch die Hypodermis durchschimmernd der Larve eine rothe Färbung verleihen. So verhält es sich bei den abgetödteten Larven, die lebenden sind grünlich grau gefärbt. Es findet nämlich eine Aenderung der Farbe der Körnchen beim Tödteten mit Alcohol statt. Leider versäumte ich den Fettkörper des frischen Thieres zu untersuchen, kann also die natürliche Farbe der Concremente nicht angeben. — Es ist wohl möglich, dass es sich hier um ein Unschädlichmachen von irgend welchen Excreten durch Einschluss in den Fettkörper handelt, dass also der Fettkörper als Excretionsorgan dient. Diese Idee befestigen die alten Angaben von LEYDIG, der schon in seinem „Lehrbuch der Histologie“ (1857) das Vorhandensein dunkler Concremente im Fettkörper angegeben, sowie in einer späteren Recapitulation (Vom Bau des thierischen Körpers, Bd. 1, 1. Hälfte, Tübingen 1864) weiterer Untersuchungen eine grosse Verbreitung von harnsauren Salzen und Concrementen im Fettkörper constatirt hat. — Ferner nimmt A. SOMMER (Ueber *Macrotoma plumbea*, in: Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 41, p. 689) bei Poduriden (*Macrotoma*) zwei von der „reticulären Schicht“ (Fettkörper) ausgehende, am Darm entlang laufende Gewebsstränge als Excretionsorgane in Anspruch. Sowohl die reticuläre Schicht als auch diese Excretionsorgane enthalten viele Concremente. — Es schliessen sich dem sodann die Angaben von E. WITLACZIL an, der (Die Anatomie der Psylliden, in: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 42, p. 578) bei Psylliden (namentlich Larven), Cecidomyidenlarven, Larven und Puppen von Ameisen und Puppen von *Musca erythrocephala* Concremente im Fettkörper constatirte.

Bei den untersuchten Schmetterlingslarven lagen die Blutbildungs-herde sämtlich im Thorax, bei *Lyda* waren sie durch den ganzen Körper zerstreut, bei *Musca* nun finden sie sich am Hinterende der Larve in der Nähe der beiden Stigmen, durch die die grossen Tracheen-längsstämme ausmünden. Während ferner bisher der Fettkörper und die Tracheenmatrix als Bildungsmaterial erkannt wurden, sind bei *Musca* die Blutbildungsherde Wucherungen der Hypodermis.

Ich gehe von einem in der Nähe der Stigmen geführten Querschnitt durch die etwa 6 mm lange Larve aus, wie ihn Fig. 31 darstellt. Man bemerkt in der Mitte bei *d* den Darmkanal, bei *f* den Fettkörper, der aus zu Reihen angeordneten runden Zellen besteht, an der Dorsalseite bei *tr* die Tracheenstämme, bei *m* quer- und halb-längsgeschnittene Muskeln. Zwei von den übrigen ziemlich gesonderte Muskelquerschnitte (*m*<sub>1</sub>) liegen am Rücken, dorsalwärts von den Tracheen, und oberhalb dieser beiden Muskeln findet sich eine der Hypodermis dicht angelagerte Zellmasse *bl*, die aus nicht zusammenhängenden, aber dicht an einander liegenden und sich gegenseitig abplattenden Zellen von verschiedener Grösse besteht. Der Grössenunterschied ist ein ziemlich beträchtlicher: die grössten Zellen messen im Durchmesser (es wurden möglichst runde Zellen zum Messen gewählt) 25  $\mu$ , die kleinsten etwa 5. Doch finden sich deutliche Uebergänge in der Grösse. Die Hypodermis ist auf diesem Schnitt scharf von dem Blutgewebe *bl* abgegrenzt. Der Ort der Entstehung des letzteren muss also anderswo liegen, er findet sich noch näher den Stigmen. An verschiedenen Stellen an der Dorsalseite des Thieres bemerkt man Wucherungen der Hypodermis, wie in Fig. 32 eine solche dargestellt ist, überall Bilder, die sich kaum anders denn als Bildungs-herde mit sich ablösenden Zellen deuten lassen. Man sieht in Fig. 32 den sehr bedeutenden Unterschied in der Grösse der neben einander sich abtrennenden Zellen, zugleich aber auch, dass dieselben der Grösse nach in einander übergehen. Es findet somit am Hinterende der *Musca*larve von der Hypodermis aus eine Bildung von Blutgewebe statt, und zwar schieben sich die dort entstehenden Zellenmassen scheinbar vorläufig am Rücken des Thieres zwischen der Hypodermis und der Musculatur nach vorn vor (Fig. 31). — Untersucht man ältere Larven, so finden sich die Zellen bereits in kleineren oder grösseren Massen mitten in der Leibeshöhle des Thieres. Vorher waren nur verhältnissmässig wenige Zellen, von den übrigen abweichend, von der Hypodermis aus in das Innere gewandert.

Die kleineren von den Zellen sind nun unzweifelhaft die Blut-

körperchen der *Muscularve*. Was aber wird aus den grössten und den vielen Uebergangsformen? Ich glaube, dass man es hier mit jugendlichen Fettkörperzellen<sup>1)</sup> zu thun hat. Die grössten haben nämlich fast dieselbe Grösse wie die kleinsten Fettkörperzellen. Die Uebergangsformen zu den Blutkörperchen mögen wohl noch weiter heranwachsen, die kleineren sich vielleicht noch theilen und Blutkörperchen liefern. Das genauer zu verfolgen, liegt meinem Thema ferner. — Hervorheben will ich nur, dass, wenn meine Deutung der grossen Zellen richtig ist, hier Blutkörperchen und Fettkörper neben einander aus demselben Material, nämlich aus ectodermalen Zellen, zu verhältnissmässig später Zeit entstehen.

Als Seitenstück dazu will ich kurz noch folgende Beobachtung anführen. Ich untersuchte Larven, die bald nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei getödtet waren, zu einer Zeit, wo sich nur ganz wenige, einzeln liegende runde Fettkörperzellen, deren Entstehung wohl der Embryonalentwicklung angehört, vorfinden, der typische aus Reihen von runden Zellen bestehende Fettkörper aber noch fehlt. Bei diesen nun gingen im ganzen Thier von der Matrix der Tracheenlängsstämme Wucherungen in Form von Zellenreihen aus, wie sie Fig. 33 (aus einem Querschnitt nahe den Stigmen) und Fig. 34 (ungefähr aus der Mitte der Larve) darstellen. Etwas ältere Larven zeigten mir keinen Zusammenhang zwischen Tracheenmatrix und den beschriebenen Zellensträngen mehr, wohl aber eine Abrundung der Zellen gegen einander, mit andern Worten: den Uebergang in den definitiven charakteristischen Fettkörper, wie er sich in noch älteren Larven vorfindet.

Um das Resultat der Untersuchung der *Muscularve* kurz zu recapituliren, entsteht also der Fettkörper der Larve wenigstens zum grössten Theil von der Tracheenmatrix aus, ferner entstehen von der Hypodermis aus einerseits Blutkörperchen, andererseits Fettkörperzellen, die vielleicht den Fettkörper der Imago liefern.

---

1) Möglicherweise liefern dieselben den imaginalen Fettkörper. Das würde dann ein Seitenstück geben zu WIELOWIEJSKI's Beobachtung bei *Corethra* (Ueber den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung, in: Zool. Anz., 6. Jahrg., p. 318—322), wonach schon in ganz jungen Larven unter der Hypodermis sich eine Zellschicht (wohl ectodermaler Abkunft!) findet, aus der sich der Fettkörper der Imago später entwickelt. Schon WEISMANN hat diese „Wucherungen der Hypodermis“ in einem ziemlich entwickelten Stadium gesehen (A. WEISMANN, die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16).

### E. Allgemeines.

Was ich zum Schluss noch besonders hervorheben möchte, das ist der somit nachgewiesene genetische Zusammenhang zunächst von Fettkörper und Blutkörperchen, sodann von Ectoderm (Hypodermis und Tracheenmatrix) einerseits und Fettkörper und Blutkörperchen andererseits. — Das schliesst sich an KOROTNEFF'S<sup>1)</sup> Angabe an, wonach bei *Gryllotalpa* während der Embryonalentwicklung der Fettkörper sich vom Ectoderm aus bildet. Auch die anatomischen Verhältnisse bei der Poduride *Macrotoma plumbea*, wie sie von SOMMER<sup>2)</sup> beobachtet wurden, reihen sich dem sehr schön an. Dort konnte SOMMER einen directen Zusammenhang zwischen der „reticulären Schicht“ (Homologon des Fettkörpers der übrigen Insecten) und der Hypodermis beim erwachsenen Thier feststellen.

Ich habe im Capitel über Blutbildungsherde bei *Hyponomeuta*-raupen als zusammenfassende Bezeichnung für Fettkörper und Blutkörperchen den von v. WIELOWIEJSKI angewandten Namen „Blutgewebe“ adoptirt. WIELOWIEJSKI hat denselben aus rein praktischen Gründen auf alles in der Leibeshöhlenflüssigkeit Flottirende angewandt. Nach dem hervorgehobenen Zusammenhang zwischen Blutkörperchen und Fettkörper erhält der zusammenfassende Name nunmehr eine grössere Berechtigung.

Aber auch in anderm, in physiologischem Sinne ist das der Fall. Man kann den Fettkörper gewissermaassen als festsitzend gewordene Blutkörperchen oder umgekehrt die Blutkörperchen als wandernden Fettkörper auffassen. Hat doch der Fettkörper als Hauptfunction<sup>3)</sup> die Aufnahme und Wiederabgabe von Nahrungssubstanzen. Vergegenwärtigt man sich dann die Vorgänge bei der Histolyse<sup>4)</sup>, die enorme Vollfropfung der Blutkörperchen (Phagocyten, Leucocyten) mit Resten

1) A. KOROTNEFF, die Embryologie der *Gryllotalpa*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41.

2) A. SOMMER, Ueber *Macrotoma plumbea*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41.

3) Seine zweite Function scheint die Excretion zu sein (man vergleiche das Capitel über Blutbildungsherde bei *Lydal*arven).

4) Man vergleiche: A. KOWALEWSKY, Beiträge zur Kenntniss der nach-embryonalen Entwicklung der Musciden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887, und J. VAN REES, Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*, in diesen Jahrb. Bd. 3, Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere.



von Larvenorganen, die Umarbeitung derselben und die Bedeutung dieser Nahrungssubstanzen für den Aufbau der imaginalen Organe, dann ist die functionelle Aehnlichkeit von Fettkörper und Blutkörperchen doch sehr augenscheinlich. Die Leucocyten, die nach VAN REES ausser Zerstörung, Aufnahme und Verdauung der Larvengewebe die Aufgabe haben, Nahrungsstoffe an besonders nahrungsbedürftige Stellen zu bringen, erscheinen in ihrem mit Nahrung vollgepfropften Zustande geradezu als wandernde Fettkörperzellen. — So scheint mir also auch in physiologischem Sinne die Bezeichnung „Blutgewebe“ Berechtigung zu haben.

Einen analogen Fall für die Function der Blutkörperchen liefern KÜKENTHAL's <sup>1)</sup> Untersuchungen an Anneliden. Dort scheinen nämlich die „lymphoiden Zellen“ den Transport von Nahrungssubstanzen zwischen die Muskeln zu besorgen. — Ferner gewinnt es nach SEMON's <sup>2)</sup> Schilderung den Anschein, als ob bei Synaptiden die „sporadisch auf den Mesenterien und in dichteren Zügen auf dem Peritonealüberzug der Leibeswand“ sich befindenden Wimpertrichter Einrichtungen sind, welche den lymphoiden Zellen das Eindringen zwischen die darunter gelegenen Muskeln zu erleichtern, ihnen gewissermaassen den Weg zu zeigen haben.

Wenn man diese für Anneliden und Synaptiden wahrscheinlich gemachten Verhältnisse auf die Insecten überträgt, wenn man den Blutkörperchen derselben ebenfalls als Function, wenigstens als theilweise Function, die Aufnahme, den Transport und die Wiederabgabe von Nahrungssubstanzen zuschreibt, dann würde sich das an das erwähnte Verhalten bei der Histolyse ebenfalls zwanglos anschliessen und die physiologische Aehnlichkeit von Blutkörperchen und Fettkörper noch erhöhen.

---

1) W. KÜKENTHAL, Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden, in: Jen. Zeitschr., Bd. 18, 1885.

2) R. SEMON, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeers, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, Bd. 7.

---

### III. Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung des Schmetterlingsflügels.

Taf. XXX, Fig. 35—39.

In der Einleitung zur obigen Mittheilung „über Bauchdrüsen bei Schmetterlingslarven“ erwähnte ich, dass meine ursprüngliche Absicht bei Aufnahme der Untersuchung war, die Flügelentwicklung der Lepidopteren, die zwar schon mehrfach, aber nie erschöpfend behandelt worden ist, einer eingehenden Bearbeitung zu unterziehen. Jetzt, wo ich mein grösstes Interesse andern Gebieten zugewandt habe, will ich wenigstens die wichtigsten bisher erhaltenen Resultate der Oeffentlichkeit übergeben, da ich nicht weiss, ob ich mich sobald wieder mit diesem Thema beschäftigen werde. Möge die angegebene Entwicklungsweise dieser kleinen Mittheilung die Lückenhaftigkeit derselben entschuldigen.

An speciell über Entwicklung des Schmetterlingsflügels handelnden Arbeiten habe ich zu erwähnen:

- C. SEMPER, Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 8.  
 H. LANDOIS, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in Raupe und Puppe. Ebenda, Bd. 21.  
 P. PANCRITIUS, Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwicklung bei den Insecten. Königsberger Dissertation 1884. (Vorläufige Mittheilung über diese Arbeit, in: Zool. Anzeiger, 7. Jahrgg., 1884.)

Betreffs weiterer Litteratur über Flügelentwicklung im Allgemeinen verweise ich auf PANCRITIUS. Bezüglich der Beobachtungen kann ich mich mit den Angaben des letzteren Autors fast durchweg einverstanden erklären. Anders ist es mit den älteren SEMPER'schen und LANDOIS'schen Arbeiten. Beiden Forschern hat der damalige Mangel einer ausgebildeten Technik bei diesem subtilen Thema solche Schwierigkeiten in den Weg gelegt, dass sie mehrfach zu unrichtigen Resultaten gekommen sind. Was die Entwicklung in der Puppe betrifft, so ist SEMPER'S Darstellung in vielen Punkten entschieden richtiger als die von LANDOIS. Letzterer hat sich unter Anderm eine so sonderbare Vorstellung vom Ursprung der Flügelschuppen gebildet, dass eine Widerlegung bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse überhaupt unnöthig erscheint, denn, dass die Schuppen gewöhnliche Haargebilde sind, ist ja unzweifelhaft.

Ich kann leider nicht überall, wo ich den älteren Autoren widersprechen muss, angeben, wodurch dieselben zu ihren irrthümlichen

Angaben veranlasst wurden, muss mich also damit begnügen, diesen Angaben meine Resultate einfach gegenüberzustellen. — Eingeschaltet habe ich bei der Beschreibung der Knäueltracheen eine Erörterung über den Zusammenhang zwischen intercellärer und intracellulärer Canalbildung. — Was mein Material angeht, so untersuchte ich die Entwicklung in der Raupe an *Pieris brassicae*, die Entwicklung in der Puppe an *Vanessa urticae*.

#### Entwicklung des Flügels in der Raupe.

Die erste Anlage des Lepidopterenflügels in der Raupe ist bereits von PANCRITIUS zur Genüge beschrieben und auf Taf. II, Fig. 2, 3 und 4 abgebildet worden. Ich verweise deshalb auf die Arbeit dieses Autors. Eine Einstülpung und innerhalb dieser wiederum eine Ausstülpung der Hypodermis ist das Charakteristische der Anlage, genau so wie bei der Anlage aller Insectenextremitäten<sup>1)</sup>.

Höchst bemerkenswerth und bezüglich ihrer Entstehung interessant sind die Tracheenknäuel, welche am Grunde der Flügelanlage sich bilden und schon von LANDOIS beobachtet worden sind. Bei *Smerinthus populi* fand PANCRITIUS, „dass die grossen an die Imaginalscheibe tretenden Tracheenäste sich in das Tracheengewebe auflösen“. „Die Theilungsstellen sind so nahe an einander gerückt, dass eine Menge dieser feinen Abzweigungen auf den kurzen Endausläufer der Haupttracheen fallen, welcher sich jedoch vorher schon in einige kurze, stärkere Aeste getheilt hat.“ Das widerspricht der Angabe von LANDOIS, wonach die aufgeknäuelten Tracheen sich in Zellen bilden, die der an der Flügelanlage vorbei verlaufenden Trachee aufsitzen. Diese Differenz rührt wohl von der Verschiedenheit des Materials her, denn LANDOIS untersuchte *Pieris* und *Vanessa*. Ich habe nun ebenfalls Raupen von *Pieris brassicae* auf Schnitten untersucht und kann die Angaben von LANDOIS für dieses Thier vollkommen bestätigen. Fig. 35 stellt einen Schnitt durch die Flügelanlage dar, wie er sich auf einen Frontalschnitt durch die Raupe fand. Der Zusammenhang mit der Hypodermis ist auf dem Schnitt nicht zu sehen, die Hypodermis selbst ist nicht eingezeichnet. Man sieht die Flügelscheide und in derselben das hohe Flügelepithel, dessen Zusammensetzung aus spindelförmigen Zellen, wie sie PANCRITIUS für *Smerinthus* beschreibt (Taf. I, Fig. 3a

1) „Aller Insectenextremitäten“ ist man wohl zu sagen berechtigt, nachdem durch J. VAN REES (Beiträge zur Kenntniss der innern Metamorphose von *Musca vomitoria* in diesen Jahrb. Bd. 3, Abth. für Anatomie und Ontog. d. Th.) nun auch bei der *Muscalarve* der Zusammenhang der Imaginalscheiben mit der Hypodermis nachgewiesen ist.

und b), ich bestätigen kann. Durch diese eigenartige Gestaltung der Zellen wird ein Epithel hervorgebracht, das man ebenso gut einschichtig wie mehrschichtig nennen kann. Jedenfalls bildet es den schönsten Uebergang zum mehrschichtigen. Unter dieser Flügelanlage verläuft nun der in Rede stehende Tracheenstamm, welcher im mittleren Theil der Figur als median längs geschnitten erscheint. An dieser Stelle sieht man nun mit vollster Deutlichkeit, wie an der der Flügelanlage zugewandten Seite der Tracheenmatrix die Zellen der letzteren ziemlich plötzlich bedeutend höher werden und wie auf diese Weise die keulenförmigen Zellen zu Stande kommen, welche LANDOIS auf Zupfpräparaten gesehen hat. In den weiter rechts gelegenen Zellen ist bereits die Bildung der Tracheenknäuel vor sich gegangen. PANCRITIUS spricht sich über die Entstehung der Tracheenknäuel ziemlich incorrect aus. Einmal spricht er davon, dass die einzelnen Zellen der Wucherung auseinander weichen und dass „zwischen“ ihnen das „feine wellige Tracheengewebe“ auftritt. An anderer Stelle aber giebt er die intracelluläre Entstehung an. — Leider habe ich ebenso wenig wie PANCRITIUS auf meinen Schnitten etwas über die erste Entstehung der Tracheenknäuel feststellen können. Doch ist kein Zweifel an der Entstehung dieser Zellen innerhalb einzelner Zellen möglich. Erstens ist die Bildung von LANDOIS mit vollster Sicherheit nachgewiesen und abgebildet. Zweitens aber sprechen sämmtliche Schnittbilder ganz überzeugend für diese Auffassung, denn überall sieht man, wie der Tracheenknäuel ganz eng einen dazu gehörigen verzweigten Zellkern umschliesst. Bemerken will ich, dass auf Schnitten (auf dem abgebildeten zufällig nicht) sehr deutlich die Einmündung der feinen Lumina der Tracheenknäuel in das Lumen der Haupttrachee gesehen werden kann. Eine spiralförmige Streifung der chitinösen Intima, wie sie PANCRITIUS bei *Smerinthus* fand, habe ich bei *Pieris* ebenso wenig beobachten können wie LANDOIS. — Was die von LANDOIS angenommene Entstehung der Tracheen aus den Zellkernen betrifft, gegen die PANCRITIUS sich wendet, so erklärt sich diese allerdings falsche Annahme sehr einfach durch die Thatsache, dass, sobald die Trachee vollkommen ausgebildet ist, der Zellkern zu Grunde geht.

Noch einige Worte möchte ich über intercelluläre und intracelluläre Tracheenbildung<sup>1)</sup>, sowie über die Kerne der beschriebenen Tracheen

1) Intracelluläre Tracheenbildung ist noch beobachtet: allgemein bei Lepidopteren- und Ichneumonidenlarven durch HERMANN MEYER (Ueber die Entw. d. Fettkörp., d. Tracheen etc. bei den Lepidopt., in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 1), bei Muscidenembryonen durch WEISMANN (Entw. d.

bildenden Zellen sagen. — Was die intercelluläre und intracelluläre Tracheenbildung angeht, so will ich bemerken, dass der principielle Unterschied, den man zwischen beiden Entstehungsarten zu machen leicht geneigt ist, keine Berechtigung hat. Bei der gewöhnlichen Tracheenverzweigung rücken viele Zellen aus der Tracheenmatrix heraus, ohne dabei ihre epitheliale Anordnung zu verlieren, ziehen somit das Lumen gewissermaassen nach sich. So entsteht ein von mehreren Zellen begrenzter Canal. Wenn nun die Zahl der die Wandung der neuen Trachee bildenden Zellen eine geringere wird, so kommt man, sobald nur noch zwei Zellen an der Bildung theilnehmen, zu einem Vorgang, welcher der Bildung der „Eistrahlen“ (Athemröhren) bei *Ranatra* und *Nepa*, wie sie KORSCHOLT<sup>1)</sup> beschrieben hat, analog ist. Die Bildung des Canales ist aber immer noch eine intercelluläre. Nimmt man jetzt an, dass eine der beiden Zellen bedeutend weiter aus der Wandung der alten Trachee herausschüpft als die andere, dass diese letztere schliesslich kaum oder gar nicht mehr aus dem Tracheenepithel austritt, so hat man in dem letzten extremen Falle eine typische intracelluläre Bildung vor sich, die sich aber leicht durch die Annahme, dass der Kern sich ein einziges Mal theilt, also die einzellige Tracheenanlage in eine zweizellige übergeht, in die intercelluläre überführen lässt. Principiell ist also das

---

Dipteren im Ei, in: Zeitschr. f. w. Z., Bd. 13, bei *Lampyris* am Fettkörper, an den Geschlechtsorganen und an den Leuchtorganen durch v. WIELOWIEJSKI (Studien üb. Lampyriden, in: Zeitschr. f. w. Z. Bd. 37), am Fettkörper von *Luciola italica* L. durch EMEBY (Untersuch. üb. *Luciola italica*, in: Zeitschr. f. w. Z., Bd. 40), unter der Haut von *Corethralarven* durch v. WIELOWIEJSKI (in: Zool. Anz., 6. Jahrg.). Letzteres wurde schon von F. LEYDIG (Lehrbuch d. Histologie, p. 388, Fig. 201) theilweise gesehen. — Intracelluläre Canäle finden sich ferner nach MICHAELSEN in den Darmzellen von Enchytraeiden als Chylusgefässe (Ueber Chylusgefässsysteme bei Enchytraeiden, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28), in den Segmentalorganen vieler Würmer, z. B. Hirudineen, in den Antennendrüsen der Crustaceen als Harncanälchen (C. GROBBEN, Die Antennendrüse der Crustaceen, in: Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 3). Ein typisches Beispiel für die intracelluläre Entstehung von Canälen bieten ferner die Capillaren der Wirbelthiere. So hat H. E. ZIEGLER (in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30) bei Embryonen von *Belone* und *Perca* derartiges genau beschrieben, allerdings ohne Abbildungen zu geben. Eine wenngleich nicht sehr charakteristische Abbildung findet sich bei E. ZIEGLER (Pathologie, p. 124).

1) KORSCHOLT, Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insecteneier, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45.

Eindringen des Canallumens in eine Zelle der Wandung in keiner Weise von einer Ausstülpung im gewöhnlichen Sinne verschieden.

Was die Kerne der Tracheen bildenden Zellen angeht, so erwähnte ich schon oben, dass dieselben verzweigt sind, eine Tatsache, die schon LANDOIS angedeutet hat, als er die Kerne als gerunzelt beschrieb. Das hat nun zur Folge, dass auf Schnitten (Fig. 35) häufig der Kern zerstückelt erscheint <sup>1)</sup>. Dieser Fall eines verzweigten Kernes wäre denjenigen an die Seite zu stellen, welche KORSCHOLT <sup>2)</sup> zusammengestellt hat und denen sich die Kerne der von mir beschriebenen „Bauchdrüsen“ bei Raupen anschliessen. Die Verzweigung deutet hier nach KORSCHOLT auf eine Theilnahme des Kernes an der secretorischen Function der Zelle, das heisst auf eine Beherrschung der Zelle durch den Kern, hin. Wohl auch in dem vorliegenden Fall ist in der Aussendung von Ausläufern eine active Betheiligung an der Thätigkeit der Zelle, hier: der Tracheenbildung (also: Chitinabsonderung), zu erblicken. — Auch H. E. ZIEGLER <sup>3)</sup> hat darauf hingewiesen, dass auffallende Grösse, Verzweigung oder directe Theilung (Fragmentation) bei solchen Kernen auftritt, die eine specialisirte Function (Secretion u. a.) übernehmen und dann zu Grunde gehen.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zu den Knäueltracheen am Grunde der Flügelanlage zurück. Dass dieselben „Larvenorgane“ sind, wie PANCRITIUS auch behauptet, ist sicher, denn auch ich konnte sie in ein paar Tage alten Puppen nicht mehr auffinden. Die grossen Tracheenlängsstämme aber, die schon in der Larve in den Flügel hineinwuchern, sind völlig selbständige Bildungen und durch einfache Sprossung der grossen Tracheen unter der Flügelanlage entstanden. Man darf also mit PANCRITIUS annehmen, dass die Knäuel die Aufgabe haben, der in die Flügel eintretenden Blutflüssigkeit Sauerstoff zuzuführen. Später, in der Puppe, werden sie ersetzt durch die definitiven Tracheen. Auf welche Weise sie aber zu Grunde gehen, habe ich nicht beobachtet. Vollkommen unerwähnt gelassen habe ich bis-

1) Ich sage: „erscheint“, weil ich auch auf Schnitten durch andere Kerne, z. B. die Kerne der Drüsenzellen in der Haut von *Hyponomeuta*-raupen, die ich genauer untersuchte, auf den ersten Blick eine Zerstückelung wahrzunehmen glaubte. Eine vollständige Schnittserie widerlegte das aber, es handelt sich auch hier nur um Verzweigung.

2) S. oben S. 616.

3) H. E. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfisch-embryonen, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30, p, 610—614.

her die von PANCRITIUS zuerst beschriebenen Zellenmassen, welche die Flügelanlage vieler Raupen umgeben. Er deutete dieselben als „Nahrungsgewebe“ für den Aufbau des Flügels. Ich habe in meiner obigen Mittheilung „über Blutbildungsherde bei Insectenlarven“ (S. 626) gezeigt, dass dieselben Herde für die Bildung von Blutkörperchen sind. Daraus folgt, dass ich auch die Angabe von PANCRITIUS, wonach ein geringer Theil dieser Zellen von der Flügelscheide, „sobald sie nach der Flügelausstülpung wieder Thoracal-epithel wird, zur Verdickung aufgenommen wird“, für unrichtig halten muss. Eine directe Betheiligung am Aufbau der Gewebe möchte ich nicht annehmen.

### Entwicklung des Flügels in der Puppe<sup>1)</sup>.

Die Ausstülpung des Flügels beim Uebergang der Raupe in die Puppe erfolgt jedenfalls durch Blutdruck.

Im jungen Puppenflügel findet man ausser den grossen Tracheen, die sich immer mehr verzweigen und in den späteren Flügelladern<sup>2)</sup> liegen, Blutkörperchen, die mehr oder weniger mit Nahrungsmaterial vollgepropft sind, also WEISMANN'sche „Körnchenkugeln“. Es ist das jedenfalls dasselbe, was SEMPER als „einzelne Fettkörperzellen“ bezeichnet. PANCRITIUS giebt an, dass die Leibeshöhle der Puppe von „gallertiger Binde substanz“ mit „eingestreuten rundlichen Zellen“ erfüllt ist, welche bei der Ausstülpung des Flügels in das Lumen desselben eindringt. Er meint gewiss auch die „Körnchenkugeln“. Es nimmt nur Wunder, dass er diesen jedenfalls klareren Ausdruck nicht anwendet. Ueberhaupt behandelt PANCRITIUS die Entwicklung des Flügels in der Puppe sehr kurz, und es ist vielleicht deshalb gerade hier angebracht, wenn ich meine diesbezüglichen Beobachtungen veröffentliche.

Was die Entwicklung in der Puppe im Allgemeinen angeht, so beziehen sich die betr. Vorgänge auf Oberflächenvergrösserung und Faltung des Flügels, die weitere Verzweigung der Tracheen,

---

1) Zur Technik bemerke ich, dass die Schnitte durch die Puppen leicht zerbröckeln. Ich wandte hier die etwas langwierige, aber sehr brauchbare Methode an, die Schnittfläche vor jedem Schnitt mit geschmolzenem weichen Paraffin zu betreiben. Leider bin ich trotzdem nur zu lückenhaften Serien gelangt.

2) Ich vermeide für die äusserlich sichtbaren „Flügelladern“ den Ausdruck „Flügelrippen“, weil ich denselben mit SEMPER auf ein in den Flügelladern verlaufendes Rohr, das später zu besprechen ist, anwenden werde.



das Einwuchern der von SEMPER zuerst beschriebenen und die Tracheen begleitenden „Flügelrippen“, die Verbindung der beiden Flügelblätter mit einander, die Bildung der Schuppen und Haare, sowie der Cuticula, die weitere Differenzirung der Schuppen und die damit zusammenhängende Entstehung der Flügelzeichnung.

Ueber die weitere Ausbildung des Tracheensystems im Flügel ist wenig zu sagen. Hervorzuheben ist, dass die Matrix der Tracheen allmählich ganz verschwindet und dass im Flügel des ausgeschlüpften Insekts auch die sehr zarte Intima nicht mehr aufzufinden ist (Fig. 39). Ob sie beim Ausschlüpfen des Thieres herausgezogen wird, wie WEISMANN („Die nachembryonale Entwicklung der Musciden“, in: Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 14, p. 273) es für *Musca* angiebt, darüber fehlen mir Beobachtungen.

Die Entstehung der Schuppen und Haare fällt schon in die ersten Tage des Puppenstadiums. Beide Gebilde sind, allgemein gesagt, Ausstülpungen von sich stark vergrößernden Hypodermiszellen. Die allerdings selbstverständliche, aber bisher nicht beobachtete Abstammung der Schuppenmutterzellen von der Flügelhypodermis konnte ich sicher constatiren. Erwähnen will ich, dass die Haarmutterzellen die Schuppenmutterzellen bedeutend an Grösse übertreffen. Genaueres über die Bildung der Schuppen findet sich bei SEMPER, über die definitive Structur auch bei LANDOIS.

Sehr früh, etwa sobald die Schuppen sich anlegen, beginnt in ganz eigenartiger Weise die Verschmelzung der Flügelblätter. Es treten nämlich Spalten in der Hypodermis auf, indem die Zellen sich in die Länge strecken und dabei seitlich auseinanderweichen. Dabei findet aber keine vollständige Spaltung statt, sondern es erscheint das Epithel nach dem Flügellumen auf Schnitten durch eine gerade Linie scharf abgegrenzt. Es ist eine von Plasma gebildete continuirliche Membran vorhanden, die ich als „Grundmembran“ des Epithels bezeichnen will. Durch diese Grundmembran hindurch treten nun sowohl Blutkörperchen als auch Blutflüssigkeit. Fig. 36 giebt einen Theil eines Längsschnittes durch einen Hinterflügel vom 3. Tage wieder. Das Bild ist insofern etwas abweichend von dem soeben geschilderten, als die Grundmembranen beider Flügelblätter sich bereits dicht auf einander gelegt haben und unter einander verschmolzen sind. Der Flügel erscheint so aus zwei Epithelien zusammengesetzt, von denen gegen eine in der Mitte gelegene Membran (*g*) pfeilerartige

Fortsätze (*p*) auslaufen. Zwischen die Pfeiler drängen sich die theilweise aus dem Epithel herausweichenden Schuppenmutterzellen (*schm*) mit Secretbläschen (*s*) ein. Da, wo eine Trachee im Flügel verläuft, also in den Flügeladern, weichen die beiden Grundmembranen aus einander und umschliessen einen cylindrischen Raum, in welchem die Trachee liegt. An dieser Stelle verkürzen sich dann die Pfeiler entsprechend, wie das in Fig. 39, der Abbildung eines nachher zu besprechenden Querschnittes durch den fertigen Flügel, gut hervortritt.

Was den histologischen Charakter des von der Hypodermis gebildeten Pfeilerwerks betrifft, so möchte ich hier darauf hinweisen, wie wenig man häufig im Stande und berechtigt ist, verschiedene Gewebsgruppen scharf abgrenzt aufzustellen. Das Resultat der Hypodermissspaltung im Flügel ist hier ein Gewebe, das äusserlich durchaus den Character dessen trägt, was man schlechtweg als Bindegewebe bezeichnet, und doch hat es sich, wie die Entwicklungsgeschichte beweist, principiell noch gar nicht aus der Gruppe der epithelialen Gewebe entfernt, nur ein paar Spaltungen haben ihm ein anderes Aussehen verliehen. — Eine derartige Ausbildung der Hypodermis ist übrigens bei Arthropoden, speciell in den Gliedmaassen, eine häufige Erscheinung.

Was den physiologischen Werth der beschriebenen Bildung angeht, so fungiren die Spalten in der Hypodermis als Bluträume, wie das Eintreten der Blutkörperchen beweist. Die Blutflüssigkeit tritt offenbar zur Ernährung der Flügelhypodermis hinein. Aber auch den Blutkörperchen möchte ich insofern einen directen Antheil an der Ernährung zuschreiben, als ich glaube, dass sie die Aufgabe haben, Nahrungsstoffe (wohl nicht alle, aber doch bestimmte) an ernährungsbedürftige Stellen zu schaffen und dort abzugeben, ohne jedoch bei diesem Ernährungsprocess nothwendigerweise zu Grunde zu gehen. Das schliesst sich an meine Ausführungen im Schlusscapitel der Mittheilung „über Blutbildungsherde bei Insectenlarven“ an.

Ich muss hier einschalten, was SEMPER über die Bildung der Grundmembran sagt. Dasselbe weicht sehr von dem ab, was ich soeben geschildert habe. Ich kann aber nicht annehmen, dass das Material, welches SEMPER untersuchte (*Saturnia carpini* und *Sphinx pinastri*), sich so ganz anders verhält als *Vanessa*, und ich suche meine Beobachtungen mit denen SEMPER'S nach Möglichkeit in Uebereinstimmung zu bringen, womit auch zusammenhängt, dass ich seine Bezeichnung „Grundmembran“ beibehalten habe. — SEMPER spricht eben-

falls von der Bildung von zwei Grundmembranen. Sie sollen aus Fettkörperzellen hervorgegangenen „Bildungszellen“ ihren Ursprung verdanken, indem diese letzteren sich neben einander lagern, durch Ausläufer sich mit einander verbinden und indem sich in den Maschen dieses somit entstandenen Netzwerkes „Intercellularsubstanz“ bildet. Nach und nach sollen dann diese anastomosirenden Zellen verschwinden, „so dass in späteren Stadien nur noch eine homogene Membran zu erkennen ist, über welcher die Hypodermis liegt.“

Ich glaube nun, dass man die aus Fettkörperzellen hervorgegangenen „Bildungszellen“ vollkommen aus dem Spiele lassen darf. Ohne dass ich *Saturnia* und *Sphinx* untersucht habe, möchte ich annehmen, dass SEMPER von Nahrungsmaterial freie Blutkörperchen gesehen hat, womit bei der amöboiden Beweglichkeit derselben dann auch die SEMPER'sche Beobachtung vom Aussenden von Fortsätzen übereinstimmt, oder dass er bei der unvollkommeneren Technik der damaligen Zeit (1857) irgend einer anderen Täuschung unterlegen ist. Dass SEMPER bei Flächenansichten des Flügels Bilder erhalten hat wie seine Fig. 1, erscheint mir sehr gut möglich, auch wenn die Verhältnisse in Wirklichkeit so liegen, wie ich sie geschildert habe. Ich schliesse das aus Folgendem: WEISMANN<sup>1)</sup> hat nämlich von dem Nährboden der Daphniden, also einer Hypodermisverdickung, ebensolche Bilder beschrieben (Fig. 37 A), wie ich sie am Schmetterlingsflügel fand, und bildet daneben (Fig. 37 B) eine Flächenansicht ab, die ganz dem SEMPER'schen Bild der Grundmembran entspricht. Das bringt mich auf die Vermuthung, dass auch SEMPER unter gleichen Verhältnissen Gleiches gesehen haben mag. Ein Versuch, die weiteren Einzelheiten der Grundmembranbildung, wie sie SEMPER angiebt, mit meinen Beobachtungen in Einklang zu bringen, stösst auf grosse Schwierigkeiten und würde die Darstellung zu sehr beschweren. Ich sehe deshalb davon ab.

Das nächste Stadium, welches ich bezüglich der Grundmembran gesehen habe, ist ein bedeutend älteres, dicht vor dem Ausschlüpfen des Thieres. Beide Flügelblätter haben sich in Folge bedeutenden Oberflächenwachsthums in viele kleine Falten gelegt. Die durch Verschmelzung beider Membranen entstandene mittlere Membran ist resorbirt worden, so dass der Flügel von vielen dünnen, die beiden Blätter verbindenden Pfeilern direct quer durchzogen wird.

---

1) A. WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, Theil 3, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, Taf. X.

Beim Flügel des ausgeschlüpften Insekts stellen sich die Verbindungspfeiler (*p*) dann wie in Fig. 39 dar. An diesem Querschnitt bemerkt man ferner, dass die Hypodermis (*h*) des Flügels ganz ausserordentlich reducirt ist. Auch die Schuppenmutterzellen (Schuppen sind nicht gezeichnet), sind fast vollkommen geschwunden. Man erkennt ausserdem das erwähnte cylindrische Rohr (*r*), welches in den Adern von Resten der beiden Grundmembranen (*g*) gebildet wird und in dem die nachher zu besprechende Flügelrippe (*fr*) vorläuft. — Tracheen habe ich im Flügel des ausgeschlüpften Insekts, wie schon oben erwähnt, nicht mehr auffinden können.

Die Cuticula des Flügels ist nach der Entstehung der Flügelfalten aufgetreten, also in einem ziemlich späten Stadium. Ihr Auftreten setzt dem Flächenwachsthum des Flügels eine Grenze. — Sehr merkwürdig ist beim fertigen Flügel die Ausbildung der Cuticula an den Adern. An der Oberseite des Flügels verdickt sich dieselbe hier sehr bedeutend (Fig. 39 c) und spaltet sich in zwei auf dem Querschnitt eine deutliche Längsstreifung aufweisende Lamellen, zwischen die sich eine quergestreifte, scheinbar Hohlräume zeigende Schicht einschiebt. Wie diese Cuticula sich gebildet hat, darüber fehlen mir Beobachtungen. Aehnliche Structures sind mir sonst nicht bekannt.

Ich komme zur Bildung der „Flügelrippen“, wie SEMPER die in den Flügeladern neben den Tracheen verlaufenden Röhren genannt hat. Die erste Entstehung derselben hat SEMPER nicht beobachtet, und die Beschreibung, die er von ihrem späteren Schicksal giebt, beruht entschieden auf irrthümlicher Deutung seiner Präparate. Ich gebe deshalb, ohne auf SEMPER'S Angaben einzugehen, nur meine eigenen Beobachtungen wieder.

Danach habe ich mit Sicherheit den Zusammenhang dieser Zellröhren mit den Tracheen beobachten können. Derselbe findet sich an der Flügelbasis, wo sich das Lumen der Tracheen stark erweitert. Verschiedene Stadien der Einwucherung der Rippen in die Adern habe ich nicht beobachtet. Ich gebe deshalb kurz die Beschreibung der fertigen Rippe. Auf dem Querschnitt stellt dieselbe ein meistens cylindrisches Rohr dar, welches von einer sehr dünnen Chitinintima ausgekleidet ist, die zarte Bäumchen (*b*) trägt (Fig. 37). Diese Bäumchen sind wohl als analog den Verdickungsleisten der Tracheenintima zu betrachten. Auf Tangentialschnitten durch das Rohr erhält man gelegentlich Flächenansichten der Wandung, wie sie Fig. 38 darstellt. Ob ein Zusammenhang zwischen den Aesten der verschiedenen Bäumchen existirt, kann

ich nicht sagen, glaube es aber nicht. Dagegen legen sich dieselben an vielen Stellen sehr dicht an einander. — In den Rippen verläuft ein centraler Strang (*str*), der auf dem Längsschnitt eine deutliche Längsstreifung zeigt. SEMPER hat ihn für einen Nerven gehalten. Dem widerspricht aber der Zusammenhang der Röhren mit den Tracheen. Ich kann den Strang deshalb nicht anders denn als Abscheidungsproduct der Zellen der Wandung betrachten. Genauere Beobachtungen über denselben fehlen mir. Die Nervennatur wird auch schon dadurch ziemlich widerlegt, dass ausserdem neben den Rippen Stränge verlaufen, die eine Längsstreifung besitzen und kleine längliche Kerne aufweisen. Ich glaube dieselben mit Sicherheit als Nerven deuten zu können, obwohl ich einen Zusammenhang mit dem Bauchmark nicht constatiren konnte. — Beim Flügel des ausgeschlüpften Thieres vermochte ich auf Schnitten nur in der basalen Hälfte des Flügels Rippen nachzuweisen. Es scheint also, als ob dieselben nicht elastisch sind und beim Entfalten der Flügelblätter sich aus der Flügelspitze zurückziehen. — Ein Verschmelzen der Chitinintima der Rippen mit dem äusseren Chitin des Flügels, wie SEMPER es angiebt, findet nach meinen Beobachtungen nicht statt. — Die functionelle Aufgabe der Rippen dürfte es sein, den Flügel zu stützen.

Zum Schluss will ich kurz die Resultate, zu denen ich bei der Untersuchung der Entwicklung der Flügelzeichnung von *Vanessa urticae* gelangt bin, wiedergeben. Die Präparate wurden, um bezüglich der Färbung einen Vergleich mit dem definitiven Flügel zuzulassen, als Trockenpräparate angefertigt, indem der herauspräparirte Flügel der vorher wie gewöhnlich conservirten Puppe unter dem Druck eines Deckglases getrocknet wurde.

Bevor der Flügel durch die Differenzirung der Schuppen bezüglich ihrer Färbung eine charakteristische Zeichnung erhält, ist derselbe durch ein den Zellen der Hypodermis rings um die Kerne herum eingelagertes Pigment roth gefärbt. Mit der Ausbildung einer Schuppenfärbung tritt diese Grundfärbung immer mehr zurück.

Die Entstehung der Zeichnung beginnt ungefähr am 9. Tage des Puppenstadiums und ist durchschnittlich am 11. oder 12. Tage, den Tagen des Ausschlüpfens, vollendet. Sie findet also in verhältnissmässig kurzer Zeit statt, was die Untersuchung natürlich sehr erschwert. Die Entwicklung bei verschiedenen Puppen schien mir mit verschiedener Schnelligkeit vor sich zu gehen, was vielleicht auf die verschieden starke Ernährung der Raupen, die in grosser Menge in

verhältnissmässig kleinen Zwingern untergebracht waren, zurückzuführen ist.

Als ich daran ging, die Entwicklung der Flügelzeichnung zu verfolgen, war ich von dem Gedanken beherrscht, dass in ähnlicher Weise, wie es WEISMANN<sup>1)</sup> für Raupen und EIMER<sup>2)</sup> für Wirbelthiere nachgewiesen hat, so auch hier vor der Ausbildung der definitiven Zeichnung andere primitivere Zeichnungen auftreten würden, und ich hoffte dadurch in den Stand gesetzt zu werden, phylogenetische Schlüsse zu ziehen.

In meinen Hoffnungen bin ich jedoch durch das erhaltene Resultat ziemlich getäuscht worden. Schon das jüngste von mir beobachtete Stadium zeigt nämlich bereits das meiste Characteristische der definitiven Zeichnung, und von diesem Stadium aus geht die Weiterentwicklung im Wesentlichen durch deutlichere Ausbildung der verschiedenen Farben und schärfere Abgrenzung derselben gegen einander vor sich. Von einer genaueren Darstellung aller Einzelheiten sehe ich deshalb ab, da dieselben kaum von allgemeinerem Interesse sind. Es seien hier nur zwei davon erwähnt: einmal die Thatsache, dass die Zeichnung des Hinterflügels sich langsamer entwickelt als die des Vorderflügels, ferner meine Beobachtung über die Entwicklung der schwarzen Binde, die sich an der Spitze des Hinterflügels findet und die blauen Flecke trägt. Diese Binde, welche sich in gleicher Ausbildung auch beim Vorderflügel findet, dort aber sofort in der definitiven Form als braune Binde mit hellen Flecken angelegt wird, entsteht beim Hinterflügel, indem zuerst die späteren blauen Flecken in weisslicher Farbe auftreten, sich darauf mit scharf begrenzten dunklen Rändern umgeben, die zuerst sehr schmal sind, allmählich breiter werden und schliesslich zur Querbinde verschmelzen.

Es ist dieses die einzige Thatsache, die meinen oben erwähnten Erwartungen entsprochen hat. Sie scheint mir aber auch zugleich darauf hinzudeuten, dass trotz des bei *Vanessa urticae* erhaltenen fast ganz negativen Resultates bei anderem und mehr Arten umfassendem Material doch vielleicht noch phylogenetische Schlüsse sich ziehen lassen werden. — Durch die Beobachtung bei *Vanessa urticae* ist, natürlich nur für den Fall, dass man das ontogenetische Stadium

---

1) A. WEISMANN, Studien zur Descendenztheorie II, 1876.

2) TH. EIMER, Ueber die Zeichnung der Vögel und Säugethiere, in: Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg, 1883, Zool. Anz. 1882/83, Humboldt 1885/87.

der Fleckenreihe auch als phylogenetisches auffasst, nachgewiesen, dass phylogenetisch die Binde aus einer Reihe von Flecken hervorgegangen ist. Interessant ist es nun, dass bei vielen jetzt lebenden Formen statt der Binde solche Fleckenreihen auf den Hinterflügeln vorkommen. Schon bei *Vanessa urticae* und *polychloros* findet man häufig Exemplare, bei denen die Flecken nicht so stark verschmolzen sind wie gewöhnlich. Mehr noch ist das bei Exemplaren von *V. levana* und *V. cardui* der Fall. Die weiteste Trennung unter den einheimischen Vanessen findet aber bei *V. atalanta* statt. — An mir bekannten exotischen Nymphaliden wären als typische Beispiele für die Zeichnung mit Fleckenreihen zu nennen: *Precis ethyra*, *Pyrameis gonerilla* FABR., *P. virginiensis* DRN. etc. Auch bei Satyriden finden sich solche Reihen.

Es lässt sich aus meiner Beobachtung der Schluss ziehen, dass überall da, wo die Fleckenreihen sich finden, die Hinterflügelzeichnung, wenigstens in Bezug auf diesen Punkt, eine primitivere ist als die Zeichnung bei Formen mit ausgebildeter Binde. Sollten sich auf solche Weise nicht noch Formenreihen von wirklich phylogenetischem Werth aufstellen lassen?

### Nachschrift.

Nach Absendung des Manuscripts dieser Mittheilung erschien in Nr. 286 des „Zool. Anzeigers“ (20. Aug. 1888) eine vorläufige Mittheilung von F. BRAUER und JOSEF REDTENBACHER: „Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten.“ — In derselben wird in eingehenderer Weise, als das meine Absicht bei der Bearbeitung der Flügelentwicklung war, die Entstehung des Geäders behandelt und zwar im Anschluss an die Arbeit von G. ERNST ADOLPH: „Ueber Insektenflügel“, in: Nova Acta Ksl. L. C. Deutschen Acad. d. Naturf., Bd. 41, 2. Theil. Ich habe diese letztere Arbeit bisher nicht erwähnt, da sie sich mit histologischen Fragen fast gar nicht befasst und die Bildung der äusseren Flügelsculptur und des Aderverlaufes von mir nicht berücksichtigt wurde. — In der vorläufigen Mittheilung von BRAUER und REDTENBACHER aber findet sich vermuthungsweise die Ansicht ausgesprochen, dass „die Zellstränge, welche bei der Nymphe der Metabolen der Flügelrippe vorausgehen, nichts Anderes als die Anlagen von Tracheen seien.“ Diese „Zellstränge“ scheinen mir dasselbe zu sein wie die von SEMPER sogenannten „Flügelrippen“ (im engeren Sinne), welchen Ausdruck ich oben adoptirt habe. Der



Zusammenhang dieser als Flügelrippen bezeichneten Zellenröhren, welche in den Flügeladern (nur so nenne ich das äusserlich in Form von meist erhabenen Linien hervortretende Netzwerk des Flügels) liegen, mit echten Tracheen, wie ich ihn nachgewiesen habe, bestätigt die Ansicht der beiden Autoren. — Bezüglich des weiteren Schicksals dieser „Zellstränge“ scheinen mir die Verfasser zu den gleichen Resultaten gekommen zu sein wie SEMPER. Sie beschreiben eine Cuticularbildung am äusseren Umfang derselben und „Umwandlung“ zu Flügeladern, Angaben, die ich, wie aus Obigem hervorgeht, nicht bestätigen konnte. Auch hier erklärt sich vielleicht die Verschiedenheit der Resultate aus den verschiedenen Untersuchungsmethoden, denn die Verfasser scheinen die Schnittmethode nicht angewandt zu haben. Auch verhalten sich die verschiedenen Insektenordnungen bezüglich der Flügelbildung vielleicht verschiedener als man zuerst anzunehmen geneigt ist.

Hamburg, im September 1888.

### Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen: *bh* Blutbildungsherd, *bk* Blutkörperchen, *c* Cuticula, *f* Fettkörper, *h* Hypodermis, *m* Muskel, *r* Retractor, *s* Secretbläschen, *tr* Trachee.

#### Tafel XXIX.

Fig. 1—12. Die Bauchdrüse der Raupe von *Hyponomeuta evonymella*.

Fig. 1. Totalansicht der Bauchdrüse (nach einem frischen Präparat), Länge der Raupe ca. 1 cm.

*cu* hinterer stark cuticularisirter Abschnitt mit Borsten, *ru* runzlicher Abschnitt (nur zum Theil gezeichnet).

Fig. 2. Kopf und erstes Thoracalsegment der Raupe (die Mundwerkzeuge und Beine sind nicht gezeichnet).

*b* Ansatzpunkte der Beine, *k* Mündungskegel.

Fig. 3. Querschnitt durch den runzigen Theil. Boraxcarminfärbung.

Fig. 4. Cuticula mit Borsten aus Abschnitt *cu* der Fig. 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Bauchdrüse (aus einem Sagittalschnitt durch die Raupe). Hämatoxylin.

*d* Dorsalseite, *v* Ventralseite.

Fig. 6. Querschnitt durch die Bauchdrüse nahe der Ausmündung. Hämatoxylin.

- Fig. 7. Kern aus dem runzligen Abschnitt (nach dem frischen Präparat).
- Fig. 8. Zelle aus dem runzligen Abschnitt. Boraxkarmin.
- Fig. 9. Theil eines Längsschnittes durch die Wandung des runzligen Abschnittes. Hämatoxylin.
- Fig. 10. Drei Kernrisse (a, b, c) aus dem hinteren, stark cuticularisirten Abschnitt. Hämatoxylin.
- Fig. 11. Theil eines Längsschnittes durch die Wandung des hinteren Abschnittes. Hämatoxylin.  
*sb* Secretbahnen (?).
- Fig. 12. Tangentialschnitt durch den kernfreien Theil einer Zelle des hinteren Abschnittes. Hämatoxylin.
- Fig. 13—16. Die Bauchdrüse der Raupe von *Harpyia vinula*.
- Fig. 13. Mündungsstelle der Drüsenschläuche (aus einem Querschnitt durch die Raupe). Die 4 seitlichen Schläuche *ss* und der mittlere Schlauch *ms* sind angeschnitten. Hämatoxylin.
- Fig. 14. Theil eines Querschnittes durch die Wandung des mittleren Schlauches. *t* Tunica propria. Hämatoxylin.
- Fig. 15. Kerne aus dem mittleren Schlauch im Tangentialschnitt. Hämatoxylin.
- Fig. 16. Theil eines Querschnittes durch die Wandung eines seitlichen Schlauches. Hämatoxylin.  
*ha* Haar.
- Fig. 17—22. Die Bauchdrüse der Raupe von *Plusia gamma*.
- Fig. 17. Schema der normalen Lage des eingestülpten Organs, nach einer Serie von Querschnitten construiert.  
*dr* drüsiger Abschnitt, *a* ausführender Abschnitt.
- Fig. 18. Querschnitt durch das eingestülpte Organ. Hämatoxylin.  
*dr* Uebergangsstelle des drüsigen Abschnittes in den ausführenden.  
*e* Tangentialschnitt durch die Wandung des ausführenden Abschnittes an der Einknickungsstelle.
- Fig. 19. Längsschnitt durch das ausgestülpte Organ (aus einem Querschnitt durch die Raupe. Hämatoxylin.  
*dr* drüsiger Theil, *a* ausführender Theil.  
*b* der in Fig. 20 stärker vergrößerte Theil des ausführenden Abschnittes.
- Fig. 20. Der in Fig. 19 mit *b* bezeichnete Theil des ausführenden Abschnittes. Hämatoxylin.
- Fig. 21. Querschnitt durch den drüsigen Theil. Hämatoxylin.
- Fig. 22. Ein Kern des drüsigen Theiles im Tangentialschnitt. Hämatoxylin.

## Tafel XXX.

- Fig. 23. Blutbildungsherd *bh* im Zusammenhang mit dem Fettkörper *f* bei Raupen von *Hyponomeuta*. Boraxcarmin.
- Fig. 24. Blutbildungsherd bei *Hyponomeuta*. Boraxcarmin.  
*fl* Flügelanlage, *tr* Gewebe für die Bildung der knäuel förmigen Tracheen, *bk* sich ablösende Blutkörperchen.

- Fig. 25. Querschnitt durch den Prothorax der Raupe von *Hyponomeuta* vor der Beingegend. Boraxcarmin.  
*vd* Vorderdarm, *b* Bauchdrüse, *hd* Hautdrüse, *bh* Blutbildungsherd (verdickte Tracheenmatrix).
- Fig. 26. Der tracheale Blutbildungsherd der Fig. 15 stärker vergrößert. Boraxcarmin.
- Fig. 27. Schnitt durch denselben Blutbildungsherd (aus einem Querschnitt durch den Kopf. Die Ablösung von Zellen (*bk*) ist sichtbar. Boraxcarmin.
- Fig. 28. Querschnitt durch denselben Blutbildungsherd in der Beingegend des Prothorax. Boraxcarmin.
- Fig. 29. Querschnitt durch die Trachee dieses Herdes weiter nach hinten im Prothorax (Beingegend). Boraxcarmin.
- Fig. 30. Blutbildungsherd der Larve von *Lyda (erythrocephala?)* aus einem Querschnitt durch die Larve. Der Fettkörper *f* mit rothen (in der Figur: schwarzen) Concrementen. Hämatoxylin.
- Fig. 31. Querschnitt durch eine etwa 6 mm lange Larve von *Musca vomitoria*, nahe den Stigmen geführt.  
*bl* Blutgewebe, *d* Darm. Hämatoxylin.
- Fig. 32. Blutbildungsherd der *Muscalarve* aus einem Querschnitt durch die ca. 6 mm lange Larve, ganz nahe den Stigmen. Hämatoxylin.
- Fig. 33. Theil eines Querschnittes durch eine ganz junge Larve von *Musca vomitoria*, ganz nahe den Stigmen. Hämatoxylin.  
*d* Darm. Der jugendliche Fettkörper *f* in Verbindung mit der Tracheenmatrix.
- Fig. 34. Jugendlicher Fettkörper derselben Larve etwa aus der Mitte des Thieres. Hämatoxylin.
- Fig. 35—39. Durchgehende Bezeichnungen: *b* Bäumchen (Chitin-), *bk* Blutkörperchen, *c* Cuticula, *flsch* Flügelscheide, *fr* Flügelrippe, *g* Grundmembran, *h* Hypodermis, *p* Pfeiler (der Hypodermis), *s* Secretbläschen, *sch* Schuppe, *schm* Schuppenmutterzelle, *str* centraler Strang der Flügelrippe, *tr* Trachee, *trk* Tracheenknäuel.
- Fig. 35. Längsschnitt durch die Flügelanlage von *Pieris brassicae* aus einem Frontalschnitt durch die Raupe. Boraxcarmin.
- Fig. 36. Theil eines Längsschnittes durch den Flügel einer *Vanessapuppe* vom 2.—3. Tage. Boraxcarmin.
- Fig. 37. Querschnitt durch die fertige Flügelrippe. Hämatoxylin.
- Fig. 38. Tangentialschnitt durch die Wandung der fertigen Flügelrippe.
- Fig. 39. Theil eines Querschnittes durch die basale Hälfte eines Flügels des ausgeschlüpften Insekts. Eine Flügelader ist quergeschnitten. Hämatoxylin.
-

# Zur Bildung des mittleren Keimblatts bei den Echinodermen.

Nach Beobachtungen an *Strongylocentrotus lividus* LAM.

Von

**Dr. Eugen Korschelt,**

Privatdocent und Assistent am Zool. Inst. in Berlin.

---

Hierzu Tafel XXXI.

Die Bildung des Mesoderms erfolgt bei allen Echinodermen auf zweierlei Weise. Ein Theil desselben entsteht, indem sich nach Art der Peritonealsäcke getrennt oder im Zusammenhang mit einander zwei Divertikel vom Urdarm abschnüren, ein anderer nimmt seinen Ursprung durch Loslösung einzelner Zellen vom entodermalen Theil der Gastrula oder Blastula aus. Jener erstere Vorgang, die Bildung des Enterocöls, wurde mehrfach in übereinstimmender Weise dargestellt, und man kann sich an Bipinnarien-, Auricularien- und Pluteuslarven nicht allzu schwer davon überzeugen, dass sich die Vorgänge in der Weise vollziehen, wie sie für die verschiedenen Formen von den Autoren geschildert wurden. Eine Unklarheit ist also hier nicht vorhanden. Anders verhält es sich dagegen mit der Entstehungsweise des zweiten Mesodermtheils, mit der Bildung der Wanderzellen oder des Mesenchyms.

In Bezug auf den Ursprung des Mesenchyms bei den Echinodermen stehen sich zwei Ansichten schroff gegenüber. Die eine derselben führt das Mesenchym auf zwei Urzellen zurück, entsprechend den Mesodermzellen, die andere leugnet das Vorhandensein dieser Urmesodermzellen und lässt das Mesenchym einfach durch Vermehrung der Zellen am vegetativen Pol der Blastula entstehen. Die hier dar-

zustellenden Untersuchungen wurden zu dem Zweck unternommen, wo möglich eine Entscheidung dieser streitigen Frage herbeizuführen. Weshalb als Untersuchungsobject gerade *Strongylocentrotus lividus* gewählt wurde, ergibt sich aus dem vorausgeschickten Excurs über die Mesenchymbildung der Echinodermen. Andere Formen wären allerdings gern zur Vergleichung herangezogen worden, doch verhinderte die Ungunst der Jahreszeit solches. Uebrigens liegen die Verhältnisse bei den übrigen Echinodermen weit klarer und scheinen von minderer theoretischer Wichtigkeit als gerade bei den Echiniden.

Als man die Lehre von der Entstehung des mittleren Keimblatts oder doch eines Theiles desselben aus zwei Urmesodermzellen auf die Echinodermen übertrug, waren es zumal die Seeigel, welche dazu Veranlassung gaben. Bei ihnen sollte diese typische Bildungsweise des Mesoderms am ausgeprägtesten hervortreten. Durch SELENKA (22) und HATSCHKE (9) wurden im Umfang der Blastula verschiedener Seeigel zwei Zellen beschrieben, die sich vor den übrigen Zellen durch eine etwas abweichende Gestaltung auszeichnen (vergl. z. B. Fig. I)<sup>1)</sup> und später die Mesenchym- oder Wanderzellen liefern, indem sie sich vermehren und in das Blastocöl hineinrücken. Hier ordnet sich das Mesenchym nach Art der Mesodermstreifen bilateral-symmetrisch an, indem es anfangs zwei getrennte Zellengruppen bildet und später zu zwei Streifen auswächst, die sich vom Grunde nach dem Gipfel der Blastula hin erstrecken.

SELENKA hatte schon in einer früheren Arbeit (21) auf die bilaterale Anordnung der Mesenchymanlage bei den Echiniden aufmerksam gemacht. Ihm folgen spätere Autoren wie FEWKES (4) und FLEISCHMANN (5), von denen jener sich allerdings nicht mit Sicherheit von der symmetrischen Anordnung der Mesenchymzellen überzeugen konnte, während dieser sowohl die Urmesenchymzellen wie die Mesenchymstreifen auffand.

Während SELENKA seine bei den Seeigeln gewonnenen Resultate verallgemeinert und die beiden Urmesenchymzellen auch bei allen übrigen Echinodermen wiederfindet, tritt METSCHNIKOFF diesen Angaben

---

1) Da ich ausser der Mesenchymbildung der Echiniden auch diejenige der übrigen Echinodermen eingehend zu berücksichtigen habe, so erlaube ich mir, von den am meisten charakteristischen Formen derselben einige Copien (S. 656 und 657) nach den betr. Autoren zu geben. Bei den Fig. I, II und IV ist nur der optische Schnitt der Blastula bzw. Gastrula wiedergegeben und die von den Autoren dargestellte Hinterwand der Einfachheit wegen weggelassen.

auch für die Seeigel entgegen (15). Nach ihm sind die beiden Urmesenchymzellen nicht vorhanden; es wandern vielmehr beliebige Zellen aus dem unteren Theile der Blastula in deren Höhlung ein; ihr Verlust wird durch Theilung der bleibenden Zellen ersetzt. Eine regelmässige symmetrische Anordnung der eingewanderten Zellen ist durchaus nicht vorhanden, indem die Einwanderung bald einzeln, bald zu mehreren erfolgt und im Innern dann ein unregelmässig geformter Haufen gebildet wird.

Die von SELENKA und HATSCHEK gewonnenen Bilder der Urmesenchymzellen, welche letztere sich durch geringere Grösse vor den umliegenden Zellen auszeichnen (Fig. I), erklärt METSCHNIKOFF damit, dass die Theilung der Blastulazellen nicht in regelmässigen Perioden vor sich geht. Während die eine Zelle sich theilt, bleiben die umliegenden Zellen unverändert. Bei der Theilung verkürzt sie sich aber bedeutend, und folgerichtig sieht man dann nach ihrer Theilung zwei kürzere, dickere Zellen zwischen den lang-prismatischen liegen. So kommt der Trichter zu Stande, der von den vermeintlichen Urmesenchymzellen in die Höhle der Blastula reicht. Solche in Theilung begriffene Zellen findet METSCHNIKOFF übrigens am ganzen Umfang der Blastula. Mit der Bildung des Mesenchyms haben sie nichts zu thun.

Werfen wir noch einen Blick auf die übrigen Echinodermen, soweit deren Mesenchymbildung bekannt ist, um zu sehen, ob diese für oder gegen ein Vorhandensein von Urmesenchymzellen spricht.

An die Echiniden würden sich nach SELENKA zunächst die Ophiuriden anschliessen, da auch bei ihnen die Urmesenchymzellen als zwei am Boden der Blastula liegende Zellen auftreten sollen. Allerdings lauten hier die Angaben SELENKA's weit weniger bestimmt als für die Echiniden, wie dies auch schon durch METSCHNIKOFF hervorgehoben wurde. Die Fig. III giebt eine Copie des Bildes, auf welches sich die Darstellung SELENKA's stützt. Die beiden Urmesenchymzellen liegen am Grunde der Blastula. Eine dritte Mesenchymzelle hat sich bereits von ihnen abgelöst.

Wenn FEWKES bei einer Ophiurenlarve (*Ophiopholis aculeata*) nach erfolgter Gastrulation in der Nähe des Blastoporus zwei symmetrisch gelegene Zellhaufen findet, so scheint uns das von keiner grossen Bedeutung für den hier in Frage kommenden Punkt, denn gerade nach der Gastrulation wird eine solche bilaterale Lagerung auf dem optischen Schnitt leicht vorgetäuscht, obwohl die Mesenchymzellen den ganzen Urdarm umgeben. Zudem hat der Autor diesem Punkt keine be-

I.

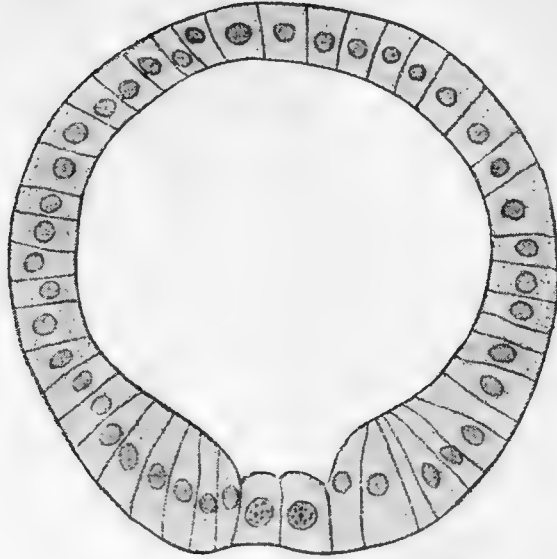


Fig. I. Blastula-Stadium von *Strongylocentrotus lividus* (nach HATSCHKEK u. SELENKA).

II.

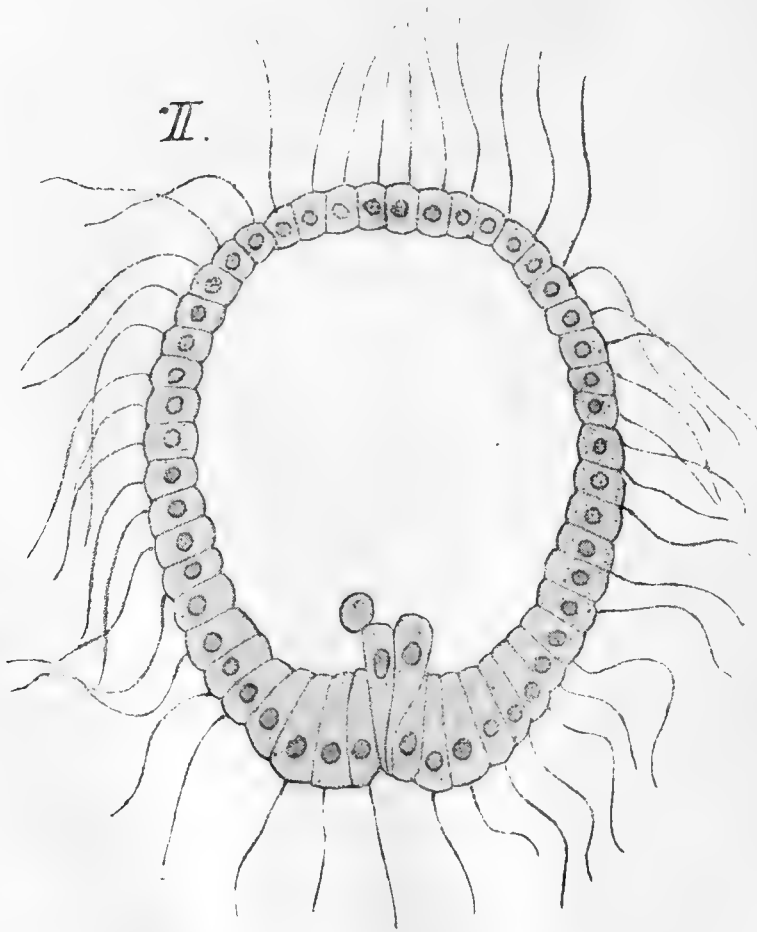


Fig. II. Blastula-Stadium von *Ophioglypha lacertosa* (nach SELENKA).



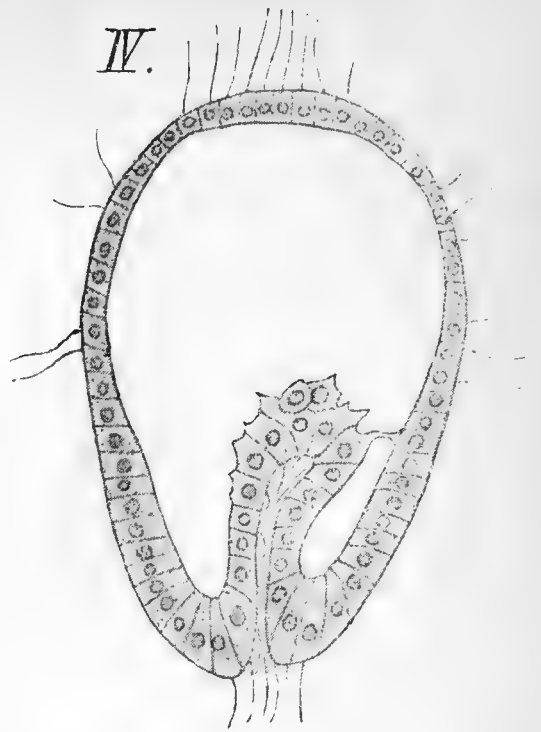
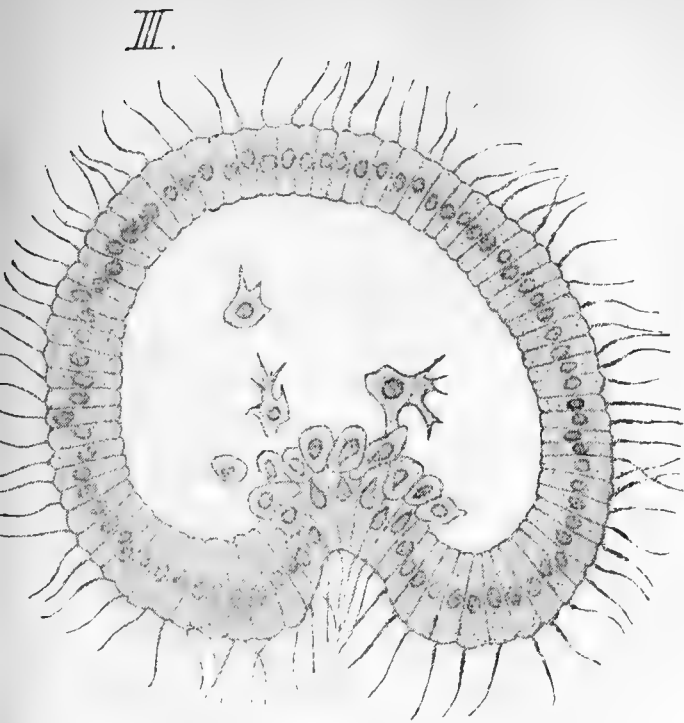


Fig. III. Beginnende Gastrulation von *Holothuria tubulosa* (nach SELENKA).  
 Fig. IV. Gastrula-Stadium von *Synapta digitata* (nach SELENKA).

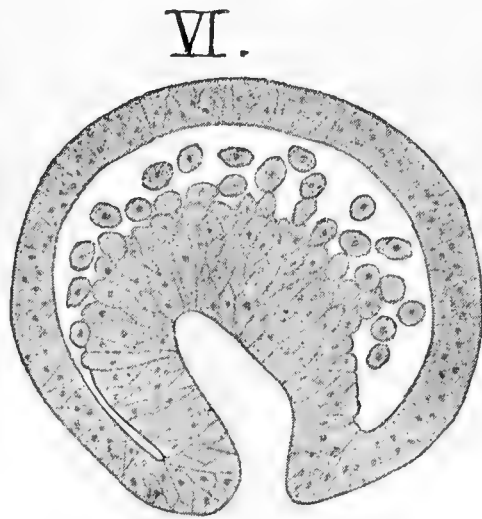
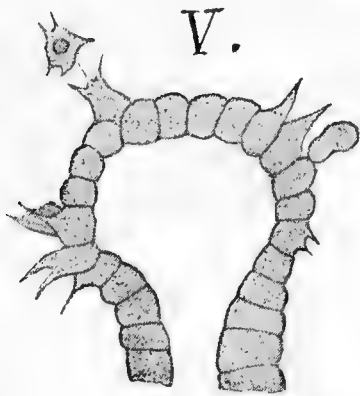


Fig. V. Oberer Theil des Urdarms der Larve von *Astropecten pentacanthus* (nach METSCHNIKOFF).

Fig. VI. Gastrula-Stadium von *Antedon rosacea* (nach BURY).

sondere Aufmerksamkeit widmen wollen, sondern macht die betr. Angaben nur mehr nebenbei, wie seine Untersuchung der Entwicklung von *Ophiopholis* überhaupt keine sehr eingehende ist, soweit bis jetzt darüber Mittheilungen vorliegen. Grosser Werth scheint deshalb auf

diese Angabe von der bilateral-symmetrischen Anlage des Mesenchyms nicht zu legen. Weiter oben wurde schon erwähnt, dass der nämliche Forscher in der Entwicklung des von ihm eingehender untersuchten Seeigels (*Echinarachnius parma*) die Bilateralität des Mesenchyms weniger deutlich fand.

Bei *Synapta digitata* erkennt SELENNA die beiden Urmesenchymzellen in zwei Zellen, welche dem Gipfel des Urdarms aufliegen (Fig. IV). Die Bildung des Mesenchyms erfolgt hier im Gegensatz zu den bisher betrachteten Formen erst nach der Gastrulation. Diese beiden Zellen liefern aber keine Mesodermstreifen, überhaupt ist hier keinerlei bilaterale Gestaltung des Mesenchyms zu erkennen, sondern die beiden Zellen lösen sich vom Urdarm ab und legen sich an beliebigen Stellen dem Ectoderm an. Indem sie sich vermehren, sollen die übrigen Mesenchymzellen entstehen, welche sich in der Furchungshöhle vertheilen.

Dies die Angaben, auf welche sich die Lehre von den Urzellen des Mesenchyms bei den Echinodermen stützt, und welche SELENKA veranlassen, für alle Echinodermen das Vorhandensein desselben anzunehmen (22). Wir sahen schon oben, dass diese Annahme in METSCHNIKOFF einen entschiedenen Gegner fand, selbst für die Echiniden, für welche die Angaben so bestimmt lauteten, um so mehr dann für die übrigen Echinodermen. Bei den Ophiuriden geht nach METSCHNIKOFF die Bildung des Mesenchyms in ganz ähnlicher Weise wie bei den Echiniden durch Auswanderung beliebiger Zellen aus der verdickten Wandung der Blastula vor sich.

Ein Uebergang von der Art und Weise der Mesenchymbildung, wie sie bei den Seeigeln statthat, zu dem abweichenden Modus bei den Seesternen scheint durch das Verhalten der Holothurien gegeben. Bei *Cucumaria doliolum* lösen sich nach der Angabe SELENKA'S von dem verdickten Boden der Blastula Zellen ab (Fig. III) und treten in das Blastocöl ein, wo sie einen unregelmässigen Haufen bilden (von einer bilateralen Anordnung wird hier nichts erwähnt). Bei *Holothuria tubulosa* erfolgt die Mesenchymbildung an derselben Stelle, nur etwas später, wenn sich die Einstülpung des Urdarms schon vorbereitet. Durch letzteren werden dann die Mesenchymzellen weiter nach oben gedrängt. — Anders verhält sich *Synapta*, indem bei ihr die Loslösung der Mesenchymzellen erst nach erfolgter Gastrulation, und zwar am Gipfel des Urdarms vor sich geht. Die Stelle der Mesenchymbildung ist offenbar dieselbe, nur ist der Vorgang der Zeit nach verschoben und damit der Berührungspunkt mit den Asteriden gegeben.

Bei den Asteriden entstammen die Mesenchymzellen nach der Beobachtung METSCHNIKOFF'S ebenfalls dem oberen Theile des Urdarms. Nachdem sich die anfangs cylindrischen Zellen des letzteren abgeflacht haben, beginnen sie kurze, pseudopodienartige Fortsätze auszustrecken, und einige von ihnen lösen sich aus dem Zellverbande los, um sich frei in das Blastocöl zu begeben (Fig. V). Ihnen folgt dann bald eine grössere Anzahl.

Dieser Vorgang hat zweifellos eine grosse Aehnlichkeit mit der Mesenchymbildung der *Synapta*. Auch SELENKA fand, wie er selbst sagt, „nicht selten Larven (von *Synapta*), bei welchen das freie Ende des Urdarms ganz unregelmässig contourirt oder wie mit sternförmigen Zellen besetzt erscheint“ (22). Diese Beschreibung stimmt zu auffällig mit der METSCHNIKOFF'schen Darstellung der Mesenchymbildung bei den Asteriden überein, als dass man sich einer Vergleichung beider Vorgänge entziehen könnte. Allerdings hält SELENKA dieses Verhalten der Holothurienlarven für ein pathologisches, ohne aber dafür bestimmte Gründe anzugeben. Wie wir oben sahen, ist er dafür eingenommen, dass jene zwei dem Urdarm aufliegenden Zellen das Mesenchym liefern. METSCHNIKOFF suchte dieselben bei den Asteriden vergeblich.

An die Mesenchymbildung der Asteriden würde sich diejenige der Crinoiden anschliessen, wie sie schon von GÖTTE vermuthet (6) und neuerdings von BARROIS (1) und BURY (3) sicher nachgewiesen wird. Auch hier beginnt die Auswanderung der Mesenchymzellen erst nach der Gastrulation (Fig. VI). Die Zellen des Urdarms, zumal die gegen den Gipfel desselben zu gelegenen verlieren ihre regelmässige Anordnung, offenbar in Folge einer hier eintretenden starken Zellenvermehrung, so dass dieser Theil der Gastrula nicht mehr streng einschichtig erscheint, sondern sich aus unregelmässig zwischen einander eingeschobenen Zellen zusammensetzt. Eine grosse Anzahl dieser Zellen wandert in die Furchungshöhle<sup>a</sup> ein und bildet das Mesenchym (Fig. VI). Diese Angaben von BARROIS und BURY decken sich insofern mit denen von PERRIER (16), als letzterer Forscher in den von ihm untersuchten frühen Stadien der Gastrula von *Antedon rosacea* Wanderzellen noch nicht auffinden konnte.

Aus der gegebenen Darstellung der Entstehung des Mesenchyms in den verschiedenen Abtheilungen der Echinodermen geht hervor, dass seine Bildungsweise in der bei weitem grösseren Mehrzahl der Fälle nicht eine so regelmässige sein dürfte, wie sie durch das stetige Auftreten zweier Urmesenchymzellen bedingt ist. Vielmehr erhält man

bei Betrachtung der verschiedenen Bildungsmodi den Eindruck, als ob die typische Entstehungsweise, wie sie für die Seeigel zuerst beschrieben wurde, von diesen auf die übrigen Abtheilungen der Echinodermen künstlich übertragen worden sei. Sollte sich der Ursprung des Mesenchyms aus zwei Urzellen für die Seeigel nicht bewahrheiten, so würde eine solche Entstehungsweise desselben für die übrigen Echinodermen noch viel unwahrscheinlicher werden. Demnach kam es darauf an, den streitigen Punkt über die Art der Mesenchymbildung bei den Echiniden ins Klare zu stellen und womöglich bei den bereits untersuchten Formen das Vorhandensein der Urmesenchymzellen zu bestätigen. Wurden sie hier gefunden, so musste sich die Untersuchung auf die übrigen Abtheilungen der Echinodermen fortsetzen. Diesen Erwägungen folgend nahm ich die Untersuchung der in dieser Richtung am genauesten erforschten Form, *Strongylocentrotus lividus*, wieder vor. Für sie war das Vorhandensein der Urmesenchymzellen von zwei Forschern beschrieben worden.

Auf die Schilderung der von SELENKA so eingehend dargestellten Furchungserscheinungen des Eies kann ich hier verzichten, dagegen sind jüngere Blastulastadien, wie das in Fig. 1 abgebildete, für den hier behandelten Punkt von Wichtigkeit, weil sie zeigen, wie die Theilungen der Blastomeren in diesen Stadien nicht mehr gleichen Schritt halten. Im optischen Schnitt sowohl wie in der dunkler gehaltenen hinteren Wand der Blastula erkennt man Zellen von recht verschiedener Grösse. In etwas älteren Stadien sieht man dann das bereits von METSCHNIKOFF (15) beschriebene Verhalten auftreten. Die Zellen sind schon mehr lang-prismatisch geworden. Zwischen ihnen sieht man aber einzelne liegen, welche sich durch ihre kurze, gedrungene Form vor jenen auszeichnen (Fig. 2).<sup>o</sup> Es sind dies Zellen, die sich zur Theilung anschicken, wie schon die Structur ihrer Kerne bei Betrachtung mit stärkerer Vergrösserung lehrt. Oft findet man zwei solcher Zellen, die aber dann kleiner sind, dicht neben einander liegen (Fig. 3 und 4). Man kann (bei genügender Durchlüftung des Präparats) unter dem Mikroskop verfolgen, wie diese beiden Zellen allmählich an Umfang zunehmen und schliesslich den benachbarten Cylinderzellen an Grösse völlig gleichkommen. Dieser Vorgang wurde unter anderen bei den kleinen Zellen der Fig. 3 beobachtet, die sich zuletzt vor den übrigen Blastulazellen nicht im geringsten mehr auszeichneten.

Vergleicht man die Fig. 3 mit den von SELENKA gegebenen Stadien, auf denen die Urmesenenchymzellen schon gebildet sind, so ergibt sich eine grosse Uebereinstimmung. Trotzdem haben wir es nicht mit solchen, besonders ausgezeichneten Zellen zu thun, wie die Thatsache lehrt, dass sie von den übrigen Zellen später nicht mehr zu unterscheiden sind. Wenn auch METSCHNIKOFF den letzteren Punkt nicht beobachtete, so giebt er doch im Uebrigen eine so eingehende Darstellung der Verhältnisse in diesen Stadien, dass ich mich nicht weiter auf dieselben einzulassen brauche. Ueberhaupt will ich gleich hier hervorheben, dass ich die METSCHNIKOFF'schen Angaben im Wesentlichen zu bestätigen habe.

Wenden wir uns jetzt zu dem uns vor allem interessirenden Punkt, der Bildung des Mesenchyms, welchen ich an einer sehr grossen Anzahl lebender und conservirter Larven untersuchte.

Die Untersuchungsmethoden waren die gewöhnlichen. Mit besonderem Glück wurde die Abtödtung der Larven mit Osmiumsäuredämpfen (unter minutenlanger Einwirkung der 1%igen Lösung) und nachherige Behandlung mit Glycerin, auch hierauf folgende Färbung mit Glycerin-Hämatoxylin verwendet. Zur Erhaltung der Totalform der Larven fand ich kalte concentrirte Sublimatlösung besonders geeignet, freilich erhalten sich bei Anwendung dieser Methode die Zellgrenzen meist weniger deutlich, und da es gerade auf diese hier sehr ankam, so erwies sich die erstere Methode als geeigneter. Auch Chromosmiumessigsäure mit nachfolgender Einwirkung von Methylalcohol giebt gute Bilder.

Die Hauptmenge der Larven, von denen ein Theil zur Beobachtung gelangte, wurde immer zur Weiterentwicklung bis zum Pluteus gebracht, um das normale Verhalten der untersuchten Stadien zu erweisen.

Die Mesenchymbildung wird dadurch eingeleitet, dass die an dem verdickten vegetativen Pol gelegenen Zellen sich rascher vermehren als die übrigen. Die Folge davon ist, dass an dieser Stelle die Wand nicht mehr durchaus einschichtig erscheint, sondern die Lagerung der Zellen eine unregelmässige wird. Es schieben sich einige Zellen in die Schicht der übrigen ein (Fig. 5—7). Sehr bald werden dann die zu oberst gelegenen aus dem Zellenverbande hinaus in das Blastocöl gedrängt. Man sieht über dieser unregelmässig gestalteten Stelle der Blastula zuerst einige kleine Höcker und Buckel in die Höhle hineinragen (Fig. 8 und 9), die immer umfangreicher werden und sich schliesslich als besondere Zellen documentiren (Fig. 10 und 11). Immer weiter

rücken diese Zellen in das Blastocöl hinein und liegen schliesslich der Innenwand nur noch lose an (Fig. 12—14).

Es scheint, als ob in Folge der grossen Zellenvermehrung ein stärkerer Druck auf die Zellen des vegetativen Pols ausgeübt würde und einige derselben dadurch hinausgedrängt würden. Dafür spricht auch die nach unten zugespitzte Form der Wanderzellen.

In derselben Weise setzt sich die Auswanderung von Zellen am vegetativen Pol noch längere Zeit fort. Die zuerst ausgewanderten Zellen werden von den nachfolgenden weiter ins Innere gedrängt (Fig. 14, 15, 17). Meistens zeigen die Wanderzellen in diesem Stadium eine ungleichmässige, sich der Kugelform nähernde Gestalt. Doch erweisen sie sich zuweilen auch auf dieser Stufe schon amöboid und senden Fortsätze aus (Fig. 15).

Dass die Mesenchymbildung nicht in bestimmter regelmässiger Weise vor sich geht, beweisen schon die mitgetheilten Figuren, die alle etwas von einander verschiedene Bilder geben. Es hätten sich aber deren noch eine grosse Zahl weiterer hinzufügen lassen, ohne dass sich eine grössere Uebereinstimmung ergeben hätte. Zuweilen sieht man eine einzige Zelle den Anfang zur Auswanderung machen, ein ander Mal sind es mehrere Zellen, die zu gleicher Zeit in das Blastocöl eintreten, während in solchen Fällen wie in dem von Fig. 18 eine ziemliche Anzahl von Wanderzellen auf einmal den Zellenverband zu verlassen scheint. Auch die Fortdauer der Auswanderung geht in verschiedener Weise vor sich. Während bei manchen Larven (vergl. Fig. 19 und 20) die Zellen des vegetativen Pols sich schon verhältnissmässig früh wieder zu einer einschichtigen Lage anordnen, zeigen sie bei anderen Larven dann noch eine unregelmässige Lagerung, wenn schon eine grosse Menge von Mesenchymzellen gebildet ist (Fig. 21). So weit, wie METSCHNIKOFF dies darstellt, habe ich die Mesenchymbildung sich nie erstrecken sehen. Er schildert, wie fast alle Zellen am untersten Theil des vegetativen Pols sich zu Wanderzellen umbilden, hier also keine anderen Zellen mehr zurückbleiben und in Folge dessen eine Lücke entsteht. Soviel ich beobachtete, fand immer ein sofortiger Ersatz der austretenden Zellen statt.

Ogleich ich Theilungsstadien nicht direct beobachtet habe, ist es mir doch sehr wahrscheinlich, dass nicht alle der zuletzt in der Blastula vorhandenen Mesenchymzellen direct durch Auswanderung entstanden sind, sondern es findet jedenfalls bald eine Vermehrung der ausgewanderten Zellen statt. Dafür spricht das oft ganz rapide Anwachsen ihrer Zahl.

Der Abschluss der von den Blastulazellen ausgehenden Mesenchymbildung ist dadurch gekennzeichnet, dass die Zellen des vegetativen Pols wieder eine durchaus regelmässige Lage annehmen, wie früher streng einschichtig erscheinen. In Folge der Abgabe der Wanderzellen hat dieser Theil der Blastula bedeutend an Umfang abgenommen; er ist weit dünnwandiger geworden, als er vorher war. An derselben Stelle erfolgt bald darauf die Invagination. — Eigenthümlich ist die starke Ausdehnung, welche die Larve zu gleicher Zeit erfährt: ihr Umfang nimmt bedeutend zu. Die Folge davon ist, dass sie dünnwandiger und weit durchsichtiger als vorher erscheint. Wenn die Mesenchymzellen vorher in der Blastula ziemlich gedrängt lagen, sind sie jetzt durch weite Zwischenräume getrennt. — In etwas späteren Stadien der Larve kann man die Bildung der Vasoperitonealblase in der von SELENKA geschilderten Weise beobachten.

Die beschriebene Bildungsweise des Mesenchyms bei *Strongylocentrotus lividus* lässt von dem Vorhandensein der Urmesenchymzellen nichts erkennen. Obwohl ich, durch die bestimmten Angaben von SELENKA und FLEISCHMANN geleitet, eifrig danach suchte, konnte ich doch nichts von ihnen entdecken. Wohl erhielt ich Bilder, welche mit den von SELENKA gegebenen Aehnlichkeit haben. Es sind dies die Stadien, in denen zwischen hoch prismatische Zellen viel kürzere eingeschoben sind. Solche Zellen findet man im ganzen Umkreis der Blastula. Wenn man die Figuren 3, 4, 7 und 13 ins Auge fasst, so zeigen dieselben die grösste Uebereinstimmung mit den von SELENKA und HATSCHKEK abgebildeten Stadien der Blastula, in welchen die beiden Urmesenchymzellen gebildet sind. In der Deutung dieser Bilder muss ich mich aber durchaus METSCHNIKOFF anschliessen. Wie in jüngeren Stadien der Blastula kommen auch in älteren, nämlich dann, wenn die Mesenchymbildung schon begonnen hat, noch solche Theilungsstadien der Zellen vor. Ich führte aber schon oben aus, wie man das allmähliche Wachsthum dieser Zellen beobachten kann, bis sie den umliegenden Zellen völlig gleichen.

Wenn solche Zelltheilungen vor Beginn der Mesenchymbildung am verdickten vegetativen Pol der Blastula auftreten, wie ich dies auch zuweilen beobachtet habe, so wird die Uebereinstimmung mit den von HATSCHKEK, SELENKA und FLEISCHMANN gegebenen Bildern noch grösser. Nichtsdestoweniger kann ich auch diesen Zellen keine besondere Bedeutung zuschreiben. Wohl werden sie ebenfalls zur Mesenchymbildung beitragen, da sie zufälliger Weise an der Stelle liegen,



wo dieses später entsteht, aber ehe es zur Mesenchymbildung kommt, haben sie ihre eigenartige Gestalt bereits wieder verloren und zeichnen sich von den benachbarten Zellen keineswegs aus. Besondere Urmesenchymzellen, aus denen das Mesenchym entstammt, sind also bei *Strongylocentrotus lividus* nicht vorhanden; das Mesenchym verdankt vielmehr einer grösseren Anzahl der am vegetativen Pol gelegenen Zellen seinen Ursprung. Immerhin ist es eine ganz bestimmte Gegend der Keimblase, wo die Bildung des Mesenchyms erfolgt, die Stelle, an welcher später die Einstülpung zur Gastrula vor sich geht.

Hierbei sind die Angaben einiger Autoren zu erwähnen, nach welchen die Bildung des Mesenchyms auf andere Weise verläuft. Es sind dies zumal GREEFF (8) und R. S. BERGH (2), welche beiden Forscher die Mesenchymzellen bei *Echinus miliaris* und *Asterias rubens* im ganzen Umfang der Blastula entstehen lassen, eine Auffassung, die sich nach dem bisher darüber bekannt Gewordenen wohl kaum mehr halten lässt, wenn auch Abbildung und Beschreibung BERGH's sehr bestimmt gehalten sind. SELENKA, welcher den betr. Angaben GREEFF's entgegentritt, führt dieselben darauf zurück, dass die Larven pathologisch verändert gewesen seien. Richtig ist, dass die Zellen der Blastula bei ungenügender Sauerstoffzufuhr vor dem Zerfall der Larve ihre Form mannigfach verändern. Weiter muss hier hinzugefügt werden, dass Bilder, welche eine solche Art der Mesenchymbildung vortäuschen könnten, bei den Echiniden dadurch zu Stande kommen, dass einzelne Mesenchymzellen sich sehr früh von der Gesamtheit der übrigen ablösen und der Innenfläche der Blastula anlegen. Uebrigens will ich damit nicht sagen, dass das von BERGH gegebene Bild auf diese Weise entstanden sei. Sicher ist, dass bei den vielen Larven von *Strongylocentrotus lividus*, welche ich untersuchte, ein Auswandern von Zellen anderswo als am vegetativen Pol der Blastula niemals zu beobachten war.

Aehnlicher Ansicht über die Entstehung von Mesenchymzellen scheint auch PROUHO zu sein (17). Zwar zeichnet er einen Haufen von Mesenchymzellen, welche dem vegetativen Pol der Blastula von *Dorocidaris papillata* angelagert und also wohl aus diesem ausgewandert sind, aber er spricht davon, dass in späteren Stadien, nach längst vollzogener Gastrulation, gewisse Mesenchymzellen ein braunes Pigment zeigen. Dieses Pigment entsteht im Ectoderm, und aller Wahrscheinlichkeit nach sollen die betr. Zellen ectodermalen Ursprungs sein. PROUHO kann demnach hier nur an eine Auswanderung ectodermaler Elemente ins Innere der Larve denken, und zwar würde

diese Auswanderung, von der er übrigens nichts gesehen hat, erst sehr spät vor sich gehen.

Noch eine Frage bleibt uns schliesslich zu erledigen, nämlich diejenige, welche Anordnung die Mesenchymzellen nach ihrem Eintritt in's Blastocöl zeigen. Nach den Angaben von HATSCHKE, SELENKA und FLEISCHMANN formiren die beiden Urmesenchymzellen in Folge ihrer Vermehrung zwei Mesenchymstreifen, die sich mehr oder weniger deutlich vom Boden der Blastula gegen ihren Gipfel hin erstrecken (FLEISCHMANN). Ebensowenig wie METSCHNIKOFF konnte ich von einer bilateral-symmetrischen Anordnung des Mesenchyms etwas erkennen. Wie oben beschrieben, treten die Wanderzellen zuweilen einzeln, zuweilen zu mehreren in's Blastocöl ein (Fig. 9—13). Dabei kann es der Zufall mit sich bringen, dass unter Umständen gerade zwei symmetrisch gelegene Zellen auf einmal austreten, oder dass die in's Blastocöl gelangten Zellen unter Umständen in zwei Partien angeordnet sind. Im allgemeinen ist dies aber, wie gesagt, nicht der Fall. Wäre eine bilaterale Anordnung des Mesenchyms vorhanden, so müsste dieselbe öfter zu beobachten sein. Obwohl ich nun Larven, die sich in den geeigneten Stadien befanden, durch Drehen von allen Seiten zur Beobachtung brachte, so konnte ich mich doch nicht von der bilateral-symmetrischen Anlage des Mesenchyms überzeugen. Der Austritt der Wanderzellen unterliegt keinem bestimmten Gesetz, und im Blastocöl legen sie sich ganz unregelmässig an einander; die beiden Mesenchymstreifen sind nicht vorhanden.

Die Figuren 11—22 erläutern die geschilderten Verhältnisse. Sie zeigen, dass auch in späteren Stadien der Blastula von einer bilateralen Anordnung des Mesenchyms nichts zu bemerken ist. Von besonderem Interesse ist das allerdings nur einmal beobachtete Verhalten der in Fig. 16 abgebildeten Blastula, weil bei ihr das Vorhandensein einer Bilateralität der Mesenchymanlage gänzlich ausgeschlossen ist. Hier haben sich die wenigen vorhandenen Wanderzellen, vielleicht in Folge besonders raschen Rotirens dieser Larve um die Längsaxe, ziemlich in einer Reihe hinter einander angeordnet. Von dem Vorhandensein zweier Mesenchymstreifen kann hier gewiss nicht die Rede sein.

SELENKA spricht von Mesenchymstreifen in dem Falle, wo im Blastoderm eine Anzahl (fünf) kleinerer Zellen neben einander gelagert sind. Er bildet einen solchen Fall von *Echinus microtuberculatus* ab und sagt, dass die beiden Urmesenchymzellen zu zwei parallelen Streifen

von je fünf Zellen ausgewachsen sind. Später vermehren sich diese Zellen stärker und treten in das Blastocöl ein. — Ein ganz ähnliches Bild giebt FLEISCHMANN von *Echinocardium cordatum*. Er aber spricht die vier kleineren Zellen, welche zwischen den grösseren Zellen des Blastoderms liegen, nicht als Mesenchymstreifen, sondern als vier Urmesenchymzellen an. Von ihnen schnüren sich erst die Mesenchymzellen ab, gelangen in's Blastocöl und gestalten hier auf die oben besprochene Weise die Mesenchymstreifen.

Ich kann FLEISCHMANN's wie SELENKA's Bilder nur dadurch erklären, dass hier zufällig eine Anzahl neben einander gelegener Zellen gleichzeitig in Theilung begriffen waren. Die Gründe für eine solche Auffassung wurden weiter oben dargelegt.

Nachdem das Nichtvorhandensein der Urmesenchymzellen und Mesenchymstreifen für diejenige Form nachgewiesen worden ist, bei welcher sie am bestimmtesten beschrieben worden sind, scheint es erlaubt, auf die anderen Echinodermen zu schliessen, deren Larven die Urmesenchymzellen und Mesenchymstreifen den gegebenen Beschreibungen nach weit weniger deutlich erkennen lassen als die Echiniden.

Das Bild, welches SELENKA von den Ophiuriden giebt und von dem wir in Fig. II (p. 656) eine Copie anfertigten, dürfte mindestens ebenso stark für die von METSCHNIKOFF und mir vertretene Auffassung wie für diejenige von HATSCHEK und SELENKA sprechen; zudem wird von METSCHNIKOFF angegeben, dass die Mesenchymbildung von *Ophiothrix* nach demselben Modus verläuft, wie er ihn bei den Echiniden beobachtete. Danach würden die am Grunde jener Blastula gelegenen beiden Zellen viel weniger als Urmesenchymzellen, sondern vielmehr als zwei Zellen zu betrachten sein, welche in Folge stärkerer Zellvermehrung, wie sie an diesem Punkt stattfindet, zu Beginn der Mesenchymbildung in's Innere der Blastula gedrängt werden.

Die Bildung des Mesenchyms, wie sie sich nach den Darstellungen SELENKA's bei *Cucumaria* und *Holothuria* vollzieht (vergl. Fig. III, pag. 657), zeigt eine zu auffallende Uebereinstimmung mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Seeigeln, als dass wir den von SELENKA für *Synapta* beschriebenen beiden Urmesenchymzellen (Fig. IV, pag. 657) grossen Werth beilegen könnten. Vielmehr weist das Verhalten der letzteren Form darauf hin, dass bei ihr die Mesenchymbildung in entsprechender Weise wie bei den Crinoiden und Asteriden

(Fig. V. u. VI, pag. 657), nämlich durch Ablösung der Zellen vom oberen Theil des Urdarms, erfolgt. In dem von SELENKA beobachteten Stadium (mit den beiden Urmesenchymzellen) sind erst zwei Zellen zur Loslösung gekommen.

Weitere Stützen für die Existenz der Urmesenchymzellen bei den Echinodermen sind nicht vorhanden.

Die Mesenchymbildung zeigt in den verschiedenen Echinodermengruppen eine grosse Uebereinstimmung, wenn auch nicht in dem Sinne, wie dies durch SELENKA angenommen wird, d. h. in dem Vorhandensein der Urmesenchymzellen bei allen Echinodermen. Bei den Echiniden entsteht das Mesenchym durch Vermehrung der Zellen am vegetativen Pol der Blastula. Ihnen schliessen sich mit der gleichen Art der Mesenchymbildung die Ophiuriden an, desgleichen gewisse Holothurien (*Cucumaria*), während bei anderen Holothurien die Entstehung des Mesenchyms auf etwas spätere Entwicklungsstufen verlegt wird, nämlich auf das Stadium der beginnenden (*Holothuria*) oder gar der vollendeten Gastrulation (*Synapta*). Im letzteren Fall nimmt das Mesenchym am Gipfel des Urdarms seinen Ursprung, und damit ist der Uebergang zu den Crinoiden und Asteriden gegeben, bei denen das gleiche Verhältniss statthat. (Wir können hier natürlich nur von den Formen sprechen, deren Mesenchymbildung bekannt ist, vorbehaltlich, dass verschiedene denselben Gruppen angehörige Formen dennoch Differenzen in der Art der Mesenchymbildung zeigen. Die Holothurien liefern dafür ein Beispiel.)

Ein grundlegender Unterschied zwischen den verschiedenen Arten der Mesenchymbildung besteht deshalb nicht, weil es immer wieder die nämliche Stelle ist, von welcher aus die Wanderzellen ihren Ursprung nehmen, nur dass in dem einen Falle ihre Bildung der Invagination vorausgeht, im anderen derselben folgt. In beiden Fällen erscheint das Mesenchym als mit dem Entoderm zu einer gemeinsamen Anlage vereinigt.

Bei diesen Betrachtungen drängt sich die Frage auf, wie die Verschiedenheiten in der Mesenchymbildung der Echinodermen zu erklären sind. Ist die Entstehung des Mesenchyms von dem noch mehr indifferenten Blastoderm aus der ursprüngliche Zustand, oder hat es nicht vielmehr erst in der fertigen Gastrula seinen Ursprung genommen?

Für letztere Annahme scheint verlockend, dass sie erlaubt, die beiden verschieden gearteten Anlagen des mittleren Keimblatts, das Mesenchym und das Enterocöl, auf eine gemeinsame Wurzel zurückzuführen. Die Enterocölien (bezgl. die Vasoperitonealsäcke) schnüren sich vom Gipfel des Urdarms ab. An derselben Stelle entsteht aber auch das Mesenchym bei einer ganzen Reihe von Echinodermen (*Antedon*, *Astropecten*, *Synapta*). Beide Mesodermgebilde als eine ursprünglich gleichartige Anlage zu betrachten, liegt also sehr nahe. Erst allmählich erlangten sie eine verschiedenartige Ausbildung und wurden von einander getrennt. Das Enterocöl ist eine unzweifelhaft viel jüngere Bildung als die Mesenchymanlage. Dafür spricht seine enge Verbindung mit der Anlage des Wassergefässsystems, eines Organsystems von hoher Ausbildung. Mit der fortschreitenden Consolidirung der Enterocölanlage wurde bei einigen Echinodermen (Echiniden, Ophiuren, *Cucumaria*) die Bildung des Mesenchyms zurückverlegt auf das Stadium der Blastula. Ein Versuch, die Ursachen dieser Verschiebung zu ergründen, würde nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nur zu Vermuthungen vager Natur führen, weshalb ich darauf verzichte.

Ueber das Verhältniss des Mesenchyms zum Enterocöl ist vielleicht die Entwicklung der Nemertinen geeignet uns einige Aufschlüsse zu geben. Wenn es auch nicht als sicher zu betrachten ist, dass das Mesenchym der Nemertinen sich vom entodermalen Theil der Blastula oder Gastrula ablöst, so spricht doch einige Wahrscheinlichkeit dafür (METSCHNIKOFF, 14). In ähnlicher Weise wie bei den Echinodermen bildet sich aber das Mesenchym auf jeden Fall, d. h. es lösen sich Zellen aus dem Verband der übrigen los und rücken in die Furchungshöhle hinein, sei es nun, dass sie dem Ectoderm und Entoderm zusammen (HUBRECHT, 12) oder nur letzterem entstammen (METSCHNIKOFF). Die schliesslich in grosser Anzahl vorhandenen Zellen legen sich in Form zweier Platten dem Darm und der Körperwand des im Pilidium gebildeten Wurmes an, so dass dadurch zwei Blätter gegeben sind, die man dem splanchnischen und somatischen Blatt des Mesoderms vergleichen könnte. Die von ihnen eingeschlossene Höhlung müsste dem Cölom entsprechen (SALENSKY, 18). Dieser Zustand würde mit demjenigen übereinstimmen, welchen wir uns für die Echinodermen als den ursprünglichen vorstellen: ein gemeinsamer Ursprung der jetzt als Mesenchym und Enterocöl getrennten Gebilde, eine Abtrennung einzelner Zellen oder Zellgruppen vom Urdarm, welche denselben Organen den Ursprung geben, die jetzt von beiden Anlagen des Mesoderms geliefert werden und welche die Leibeshöhle umschliessen.

Der Unterschied, welchen man bisher zwischen der sog. mesenchymatischen und mesoblastischen Bildungsweise des mittleren Keimblatts anzunehmen geneigt war, würde also in diesem ursprünglichen Verhalten verschwinden, vorausgesetzt, dass die Verhältnisse bei den Nemertinen wirklich so liegen, wie sie uns geschildert werden. Uebrigens nehmen verschiedene Autoren an, dass sogar den ausgebildeten Nemertinen eine Leibeshöhle zukomme. Im Allgemeinen ist man freilich mehr geneigt, ihnen wie den eigentlichen Plattwürmern eine parenchymatöse Erfüllung des Leibesraumes zuzuschreiben. Von SALENSKY selbst wird angegeben, dass das Cölom späterhin wieder rückgebildet wird und in nur wenig umfangreiche Lückenräume zerfällt, indem sich die Zellen beider Blätter zu einer Art Parenchym vereinigen. Eine solche in späteren Stadien eintretende Rückbildung des Cöloms kommt bei dem uns hier obliegenden Vergleich gar nicht in Betracht.

Auf einer höheren Stufe phylogenetischer Entwicklung löst sich die Anlage des Enterocöls in Form geschlossener Blasen vom Urdarm ab. Bei den Echinodermen hat sich aber, aus Ursachen, die uns jetzt noch verborgen sind, neben der höheren auch die ursprünglichere Art der Mesodermbildung erhalten. Wohl erhob sich ein Theil des Mesoderms zu der höheren Stufe, ein anderer dagegen bewahrte als Mesenchym die Entstehungsweise der gemeinsamen Anlage.

Den Stamm der Echinodermen ist man heute wohl am ehesten geneigt auf wurmähnliche Wesen zurückzuführen. Die Beziehungen zu *Balanoglossus* scheinen dafür einen Anhalt zu bieten. Für die Erklärung der Entstehungsweise des mittleren Keimblatts ist damit freilich nicht viel gewonnen. Mit Ausnahme des schon herangezogenen Falls der Nemertinen gestalten sich die ersten Entwicklungserscheinungen, zumal der niederen Würmer, wesentlich anders, so dass ich mich nicht für berechtigt halte, sie zum Vergleich heranzuziehen. Bei der frühen Entstehung des Mesoderms von einer zwischen Ectoderm und Entoderm gelegenen Stelle aus, wie sie für viele Würmer beschrieben wurde, ist man geneigt, an eine Rückverlegung der Mesodermbildung zu denken, wenn man sieht, wie sich von dieser Anlage, welche die beiden Blätter des Mesoderms liefert, auch die wandernden Mesenchymzellen der Larve ablösen.

Bei den Gephyreen scheinen noch am ehesten Anklänge an das Verhalten zu finden, wie wir es von den Nemertinen kennen lernten. Zwar treten auch hier Urmesodermzellen und paarige Mesodermstreifen auf, aber so verhält es sich nicht bei allen Gephyreen. In der Gastrula

resp. Blastula von *Phoronis* entstehen die Mesodermstreifen in ganz ähnlicher Weise wie bei den Nemertinen durch Ablösung vom entodermalen Theil der Keimblase (METSCHNIKOFF, 14). Sie bilden eine Anhäufung von Zellen, die sich mit der Zeit der Körper- und Darmwand anlegen, wodurch die beiden Blätter des Mesoderms gegeben sind. Bei *Sipunculus* hingegen treten Urmesodermzellen und paarige Mesodermstreifen auf, aus denen sofort durch Spaltung das somatische und splanchnische Blatt des Mesoderms mit der dazwischen gelegenen Leibeshöhle hervorgehen (HATSCHKEK, 10). GÖTTE, welcher diesen Verhältnissen eine eingehende Betrachtung widmet (7), kommt in Bezug auf dieselben zu dem Schluss, dass Mesenchym- und Peritonealsäcke nicht sowohl unverbundene Gegensätze, als vielmehr verschiedene Stufen einer Entwicklungsreihe seien. Dieser Satz behält seine Giltigkeit, wenn die Entwicklungsreihe eine ontogenetische, wie wenn sie eine phylogenetische ist. Dafür sprechen die Beispiele der Nemertinen und Gephyreen. Bei den Echinodermen aber finden sich beide Formen der Mesodermbildung neben einander und von einander unabhängig. Es war mein Bemühen, auch da die eine auf die andere zurückzuführen.

Wenn auch nicht in directem Zusammenhang mit den hier behandelten Fragen stehend, ist es doch von Interesse, zu sehen, wie auch auf dem Gebiete der Wirbelthierentwicklung für eine einheitliche Entstehungsweise der sog. mesenchymatischen Elemente und des eigentlichen Mesoderms gekämpft wird. Der Parablast schrumpft zusammen, und seine Derivate, Blut, Gefässe und Bindegewebe, werden direct von den Urwirbeln abgeleitet <sup>1)</sup>.

Bezüglich der Genese der Keimblätter zum Vergleich mit den Echinodermen die niedrigst stehenden Formen der Metazoen heranzuziehen, wie es nahe liegt, ist mit Schwierigkeiten verbunden, da die Cnidarier eines eigentlichen Mesoderms (im Sinne der übrigen Metazoen) entbehren und die Homologie des „Mesoderms“ der Poriferen mit dem mittleren Keimblatt der höheren Metazoen nicht über allem Zweifel erhaben ist. Sonst wäre es gerade die letztgenannte Abthei-

1) RABL, Ueber die Differenzirung des Mesoderms, in: Anatom. Anzeiger, Jahrg. 3, 1888. — RÜCKERT, Ueber die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachier-Embryonen, in: Biol. Centralblatt, Bd. 8, 1888. — H. E. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen, in: Arch. für mikr. Anatomie, Bd. 30, 1887; Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern, ebenda, Bd. 32, 1888.



lung des Thierreichs, welche sich in Bezug auf die Bildung des Mesoderms zum Vergleich mit den Echinodermen darböte. Bekanntlich findet bei manchen Spongienlarven (*Ascetta* beispielsweise) eine Einwanderung von Zellen in das Innere der Blastula statt, ein Vorgang, welcher mit der Mesenchymbildung bei den Echiniden grosse Aehnlichkeit besitzt. Aus der sich im Blastocöl anhäufenden Zellenmasse differenzirt sich aber später sowohl Mesoderm wie Entoderm (METSCHNIKOFF, 13). Deshalb lässt sich kaum entscheiden, ob das Mesoderm von der indifferenten Blastula aus entstand oder sich erst von dem eingewanderten, der Gastrula-Einstülpung entsprechenden Entoderm her differenzirte, und eine Folgerung auf das ähnliche Verhalten der Echinodermenlarven verliert dann jeglichen Werth.

Fasst man diejenigen Spongienlarven ins Auge, welche eine Invaginationsgastrula besitzen und bei denen aller Wahrscheinlichkeit nach die Bildung der Mesodermzellen vom Entoderm aus stattfindet (HEIDER, 11), so fällt auch bei ihnen sofort eine gewisse Uebereinstimmung mit den Echinodermenlarven auf, bei welchen sich das Mesenchym nach erfolgter Gastrulation vom Urdarm ablöst. Das Verhalten dieser Spongienlarven spricht aber mehr dafür, dass in dem zuvor betrachteten Falle das Mesoderm nicht direct von den indifferenten Zellen der Blastula her stammt, sondern vielmehr sich erst vom Entoderm aus differenzirt.

Sind diese Betrachtungen hier zu verwerthen, so würde aus ihnen zu entnehmen sein, dass man eher diejenige Form der Mesenchymbildung bei den Echinodermen als die ursprünglichere anzusehen hat, bei welcher sich die Wanderzellen vom Urdarm loslösen, während die directe Entstehung vom Blastoderm aus als die später erworbene Form zu betrachten wäre.

Ein Versuch, die verschiedenen Formen der Mesenchymbildung nach dem Verwandtschaftsverhältniss der einzelnen Echinodermenabtheilung zu beurtheilen, entbehrt von vornherein jedes sicheren Bodens, weil die phylogenetischen Beziehungen der Echinodermen unter sich noch durchaus dunkel sind. Obwohl auch in neuerer Zeit viel darüber geschrieben worden ist, so wissen wir doch heute weniger als je, wie wir uns die Phylogenie der Echinodermen zu denken haben.

Ohne besondere Bedeutung darauf zu legen, möchte ich für die eine Abtheilung der Holothurien hervorheben, dass sich meine obigen Ausführungen mit den Ansichten vereinigen lassen, wie sie neuerdings von SEMON (24) sowie von P. und F. SARASIN (19) geäußert

worden sind. Diese Forscher sind (aus hier nicht zu erörternden Gründen) geneigt, die füsschenlosen Holothurien als die ursprünglichen Formen anzusehen, die mit ausgebildeteren Ambulacralcysten als die abgeleiteten. Damit würde übereinstimmen, dass *Synapta* die primitivere, *Holothuria* und *Cucumaria* die modificirte Art der Mesenchymbildung zeigen. — Ich führe diese Thatsache nur der sich von selbst darbietenden Uebereinstimmung wegen an, ohne ihr, wie gesagt, eine höhere Bedeutung für die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Holothurien beilegen zu wollen. Man müsste erst eine weit grössere Anzahl von Formen in Bezug auf ihre Mesenchymbildung kennen, bevor man einigermaassen Schlüsse darauf bauen könnte.

---

Die Untersuchungen, welche den vorstehenden Betrachtungen zu Grunde liegen, wurden neben anderen gelegentlich eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Triest im September dieses Jahres angestellt. Ich nehme hier Gelegenheit, dem Director, Herrn Hofrath CLAUS, sowie dem Inspector der Station, Herrn Dr. E. GRÄFFE, für ihr bereitwilliges Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Berlin, am 30. October 1888.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) BARROIS, J., Recherches sur le développement de la Comatule (*C. mediterranea*), in: Recueil Zoologique Suisse. T. 4. 1888.
- 2) BERGH, R. S., Bidrag til Opfattedesen af Klövning og Kimbladdannelse hos Echiniderne, in: Vid. Meddelelser Naturh. Forening Kjöbenhavn 1879—80.
- 3) BURY, H., The early stages in the development of *Antedon roseacea*, in: Phil. Trans. Royal Society London. Vol. 179 (1888).
- 4) FEWKES, W., Preliminary observations on the development of *Ophiopholis* and *Echinarachnius*, in: Bulletin Museum Comp. Zool. Harvard College. Vol. 12. 1886.
- 5) FLEISCHMANN, A., Die Entwicklung des Eies von *Echinocardium cordatum*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.
- 6) GÖTTE, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der *Comatula mediterranea*, in: Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 12. 1876.
- 7) — — Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Hamburg und Leipzig, 1882 und 84.
- 8) GREEFF, R., Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Sechste Mittheilung, in: Sitzber. Gesellsch. z. Bef. d. ges. Naturw. Marburg 1879.
- 9) HATSCHKE, B., Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Teredo*, in: Arbeiten Zool. Inst. Wien. Bd. 3. 1880.
- 10) — — Ueber Entwicklung von *Sipunculus nudus*. Ebenda. Bd. 5. 1884.
- 11) HEIDER, K., Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. Ebenda. Bd. 6. 1886.
- 12) HUBRECHT, A. A. W., Contributions to the embryology of the Nemertea, in: Quart. Journal Micr. Science. Vol. 26. 1886.
- 13) METSCHNIKOFF, E., Spongiologische Studien, in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 32. 1879.

- 14) METSCHNIKOFF, Vergleichend-embryologische Studien. Ueber die Gastrulation einiger Metazoen, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.
  - 15) — — Vergleichend embryologische Studien. Die Bildung der Wanderzellen bei Asterien und Echiniden. Ebenda. Bd. 42. 1885.
  - 16) PERRIER, E., Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée (*Antedon ros.*). Paris 1886.
  - 17) PROUHO, H., Recherches sur le *Dorocidaris papillata* et quelques autres Echinides de la Méditerranée, in: Arch. Zool. Exp. et Gén. (2). T. 5. 1887.
  - 18) SALENSKY, W., Bau und Metamorphose des *Pilidium*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1886.
  - 19) SARASIN, P. u. F., Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen, in: Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. 1. Bd. 3. Heft. 1888.
  - 20) SELENKA, Zur Entwicklung der Holothurien. Ein Beitrag zur Keimblättertheorie, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
  - 21) — — Keimblätter und Organanlage der Echiniden. Ebenda. Bd. 33. 1880.
  - 22) — — Die Keimblätter der Echinodermen. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Thiere. 2. Heft. Wiesbaden 1883.
  - 23) — — Das Mesenchym der Echiniden, in: Zool. Anzeiger. Jahrgang 7. 1884.
  - 24) SEMON, R., Die Entwicklung der *Synapta digitata* und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen, in: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22. 1888.
-

**Erklärung der Abbildungen.**

## Tafel XXXI.

Alle Figuren beziehen sich auf *Strongylocentrotus lividus* und zeigen den optischen Schnitt der Blastula. Diejenigen, bei denen die Vergrößerung angegeben ist, sind mit der Camera gezeichnet.

- Fig. 1. Jüngerer Stadium der Blastula. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. 300.
- Fig. 2. Blastula, bei der sich zwei Zellen zur Theilung vorbereiten. Nach dem Leben gez. Vergr. 300.
- Fig. 3 und 4. Zwei Blastulastadien mit einigen Zellen, die sich vor kurzem getheilt haben. Nach dem Leben gez.
- Fig. 5. Vermehrung der Zellen am vegetativen Pol der Blastula. Vorbereitung zur Mesenchymbildung. Sublimat-Hämatoxylin-Canadabalsampräparat. Vergr. 500.
- Fig. 6 und 7. Desgleichen. In Fig. 7 zwei vor kurzem durch Theilung neugebildete Zellen. Nach dem Leben gez.
- Fig. 8 und 9. Weiteres Stadium der Mesenchymbildung. Osmiumsäure-Glycerinpräparat. Vergr. 500.
- Fig. 10. Beginn des Austritts der Mesenchymzellen in das Blastocöl. Sublimat-Boraxcarmin-Canadabalsampräparat. Vergr. 500.
- Fig. 11. Desgl. Nach dem Leben gez.
- Fig. 12. Desgl. Osmiumsäure-Glycerinpräparat. Vergr. 500.
- Fig. 13. Austreten der Mesenchymzellen. Einige der übrigen Zellen der Blastula noch in Theilung begriffen. Nach dem Leben gez.
- Fig. 14. Austreten der Mesenchymzellen. Sublimat-Boraxcarmin-Canadabalsampräparat. Vergr. 500.

- Fig. 15 und 16. Austreten der Mesenchymzellen. Nach dem Leben gezeichnet.
- Fig. 17. Desgl. Osmiumsäure-Glycerinpräparat. Vergr. 500.
- Fig. 18—22. Weitere Stadien der Mesenchymbildung.
- Fig. 18. Nach dem Leben gez.
- Fig. 19. Osmiumsäure-Glycerinpräparat. Vergr. 500.
- Fig. 20. Sublimat-Boraxcarmin-Canadabalsampräparat. Vergr. 500.
- Fig. 21. Sublimat-Alauncarmin-Canadabalsampräparat. Vergr. 500.
- Fig. 22. Nach dem Leben gez.
-

# Die Spermatogenese der Ostracoden.

Von

Dr. G. W. Müller in Greifswald.

---

Hierzu Tafel XXXII—XXXIII.

Die vorliegende Untersuchung wurde begonnen während eines fünfmonatlichen Aufenthalts in Neapel, wo ich einen mir vom Königl. preussischen Ministerium verliehenen Arbeitsplatz in der Zoologischen Station innehatte. Aeussere Veranlassung war das Auffinden einer Species der Gattung *Pontocypris* mit sehr abweichend gestalteten Spermatozoen. Bei weiterem Eingehen stellte sich heraus, dass sich die Art in verschiedenen Beziehungen anders verhielt als die Süsswassercypriden, dass sie in mancher Beziehung ursprünglichere Verhältnisse zeigte, durch deren Erkenntniss wohl auch die sonderbaren Verhältnisse bei den Süsswassercypriden unserm Verständniss näher gerückt werden konnten.

Inwieweit diese Erwartung gerechtfertigt, mag das Folgende zeigen; in einer Beziehung ward meine Erwartung jedenfalls getäuscht, nämlich in der, den Vergleich mit den Süsswassercypriden an der Hand der vorhandenen Arbeiten durchführen zu können. Ich musste bald einsehen, dass das über die Spermatogenese der Süsswassercypriden Bekannte einer sehr gründlichen Nachuntersuchung bedurfte, und es nahmen schliesslich die Untersuchungen an den Süsswassercypriden einen grösseren Umfang an als die Untersuchungen an *Pontocypris*, zu deren Ergänzung sie lediglich hatten dienen sollen.



## Literatur.

Eine Reihe von Angaben über die Spermatogenese der Cypriden findet sich in ZENKER'S Monographie<sup>1)</sup>, weiter hat STUHLMANN kürzlich eine Arbeit über den Gegenstand veröffentlicht<sup>2)</sup>. Ich will hier nicht weiter auf die betreffenden Arbeiten eingehen, werde immer im Anschluss an die eigenen Beobachtungen die älteren Angaben referiren.

Was das Material anlangt, so wurden folgende Species, welche sämmtlich der Familie der Cypriden angehören, untersucht.

1) *Pontocypris* sp. (marin). Die Species ist noch nicht beschrieben; ich unterlasse es, dieselbe hier zu benennen und zu beschreiben, zumal sie voraussichtlich einen Platz in der demnächst erscheinenden Monographie von BRADY und NORMAN finden dürfte. Uebrigens ist die Art an den eigenthümlich gestalteten Samenfäden, die sich bei keiner anderen Art der Gattung wiederfinden, leicht wieder zu erkennen. Die Art findet sich überaus häufig im Golf von Neapel, wo sie in geringer Tiefe, besonders zwischen *Phyllochaetopterus socialis*, lebt.

Die folgenden Arten gehören dem süßen Wasser an.

2) *Cypris compressa* BAIRD (geht gewöhnlich unter dem Namen *punctata* JURINE, ob mit Recht?).

3) *Cypris dispar* FISCHER<sup>3)</sup>. Die Art findet sich bei Greifswald häufig im Mai und Juni, scheint sonst in Deutschland wenig verbreitet zu sein.

4) *Notodromas monacha* MÜLLER (geht gewöhnlich unter dem ZENKER'schen Namen *Cyprois monacha*, doch hat LILJEBORG seine Gattung *Notodromas* nicht nur ein Jahr früher aufgestellt, als ZENKER seine Gattung *Cyprois*, er hat die Gattung auch viel schärfer und zutreffender characterisirt als ZENKER, es liegt also keinerlei Grund vor, den älteren Namen zu ignoriren).

1) ZENKER, Anatomisch-systematische Studien an Kriebsthiereu, in: Archiv für Naturgeschichte, Jahrg. 20, 1854.

2) STUHLMANN, Beiträge etc., in: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 44.

3) Die Art steht der Species *Notodromas monacha* nahe, näher als der *Cypris compressa*, doch halte ich es nicht für berechtigt, sie, wie ZENKER will, mit *Notodromas monacha* in einer Gattung zu vereinigen, behalte deshalb den älteren Namen bei. Soll eine Trennung von der Gattung *Cypris* erfolgen, so wäre eine neue Gattung zu bilden.

5) *Candona candida* MÜLLER (wahrscheinlich verschiedene schwer zu unterscheidende Species).

Beiläufig untersucht wurden *Cypris ovum* JURINE; sie dürfte sich ganz wie *Cypris compressa* verhalten; weiter die seltene *Candona fabaeformis* FISCHER, schliesslich andere Arten von marinen Cypriden, den Gattungen *Pontocypris* und *Paracypris* angehörend.

Bei der Fixirung habe ich verschiedene Mittel versucht: Sublimatlösung, kalt und heiss, kochendes Wasser, Picrinsalpetersäure, Osmiumsäure, ohne wesentlich verschiedene Resultate zu erhalten. Bei den Süsswassercypriden habe ich mich mit Vorliebe des Aethers bedient, doch liess dies Mittel, das bei manchen Arten (*Cypris dispar* und *compressa*) für manche Zwecke sehr gute Dienste leistete, bei anderen Arten (*Notodromas*, *Candona*) im Stich, wo ich mich dann des kochenden Wassers bediente. Mit Picrinsalpetersäure behandelte Thiere eigneten sich besonders zur Präparation des Vas deferens.

Gefärbt wurde fast ausschliesslich mit Boraxcarmin nach der bekannten Methode, ausnahmsweise mit anderen Mitteln, die dann genannt. Die Thiere wurden dann unter der Präparirlupe in Nelkenöl zergliedert, entweder die entkalkten Schalen ganz eingebettet, was bei den meisten Arten ganz gute Uebersichtspräparate lieferte, oder die Hoden aus den Schalen befreit, zerzupft, die einzelnen Elemente möglichst isolirt.

Bezüglich der Anordnung des Stoffs will ich noch erwähnen, dass ich zunächst von allen Arten das Keimlager und die Reifung der Mutterzellen besprechen werde, bevor ich zur eigentlichen Spermatogenese übergehe. Stets beginne ich mit *Pontocypris sp.*, welche nach mehr als einer Richtung die ursprünglichsten Verhältnisse zeigt.

## Hoden, Keimlager, Reifung der Mutterzellen.

### *Pontocypris.*

Die Hoden (Taf. XXXII, Fig. 1) bestehen aus vier Schläuchen, welche zwischen beiden Schalenlamellen liegen, und zwar in der hinteren Körperhälfte, wo sie nach unten und vorn offene Bogen bilden. Ihr Umfang wechselt sehr bedeutend. Bei der Entleerung der Samenfäden contrahirt sich das jenseits der reifenden Mutterzelle liegende Stück auf  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  seiner Länge, um sich unter dem Druck der heranwachsenden Samenfäden wieder auszudehnen. Bevor die ersten Samenfäden gebildet werden, schliesst der Hoden dicht hinter den heranwachsenden Mutterzellen ab, welche letztere, dem Eingang stark genähert,

augenscheinlich dicht hinter dem Keimlager liegen. Das Keimlager selbst im Zusammenhang mit den Hoden zu erhalten, gelingt bei derartig jungen Thieren nicht. Die Thatsachen scheinen die Annahme zu befürworten, dass sich die Hodenschläuche lediglich unter dem Druck der einwandernden Mutterzellen und der heranwachsenden Spermatozoen bilden, resp. aus geringen Anfängen durch Dehnung entstehen.

Die Wandungen der Hoden sind sehr zart, erscheinen structurlos. Lassen sich Kerne in den Wandungen nachweisen? STUHLMANN hat die Frage für *Notodromas* bejaht (l. c. p. 543), er hält die zerstreuten Kerne für Reste eines Zellenschlauchs, von dem sich einzelne Kerne nicht zu den grossen Hodenzellen umgewandelt haben. Ich halte die von STUHLMANN beobachteten Kerne für einwandernde Zellen. Sie finden sich stets zwischen Keimlager und Reifungsstätte; nur ganz ausnahmsweise findet man zellenartige Gebilde jenseits der Reifungsstätte. Sie bestanden in den wenigen beobachteten Fällen aus einem verschwommenen Zelleib und einem ziemlich deutlichen bläschenförmigen Kern; ich vermüthe, dass wir es hier mit verirrtten, über ihr Ziel hinausgewanderten Mutterzellen zu thun haben, welche in Zerfall begriffen sind.

Ausser den genannten Gebilden können noch zu einem Irrthum verführen Kerne, welche der Schale angehören, bei der Präparation am Hoden haften geblieben sind; sie finden sich nur ausnahmsweise. Es würde in einzelnen Fällen schwer halten, wenn nicht unmöglich sein, direct nachzuweisen, dass sie nicht der Hodenwandung angehören, doch spricht schon ihr seltenes Vorkommen gegen diese Annahme.

Schliesslich finden wir ziemlich häufig am Eingang der einzelnen Hodenschläuche langgestreckte, kernartige Gebilde (Fig. 2 *K*); dieselben gehören unzweifelhaft der Hodenwandung an, liegen an der Innenseite, so dass sie, im Profil gesehen, nicht vorragen. Wir kommen auf die fraglichen Kerne noch einmal zurück.

Das Keimlager (Fig. 1 *Kl*, Fig. 2) befindet sich an der Vereinigungsstelle der vier Hodenschläuche. Wir finden in demselben folgende Elemente (vom Vas deferens aus vorgehend): zunächst langgestreckte, spindelförmige oder kommaförmige Kerne; dieselben zeigen ein sehr feines Kerngerüst, von einem Zelleib ist nichts zu bemerken. Sie unterscheiden sich durch Gestalt und Lage auf's deutlichste von den Kernen des Vas deferens, welche, stets rund, im Profil über die Wandung vorragen. Auf diese langen, spindelförmigen Kerne folgen kürzere, ebenfalls ohne Zelleib, sowie weiter ähnliche mit deutlichem Zelleib, (die Anzahl der Zellen ist stets grösser als in der Figur gezeichnet).

Schliesslich folgen im Eingang der Hodenschläuche wieder vereinzelt langgestreckte Kerne ohne Zelleib. Anscheinend sind die langgestreckten Kerne noch unveränderte Kerne des Keimepithels, sie lösen sich ab, contrahiren sich (vielleicht auch in umgekehrter Reihenfolge), umgeben sich mit einem Zelleib, bilden so die jungen Mutterzellen.

Im grossen Ganzen schreitet der Process von den Hoden nach dem Vas deferens hin vor, doch werden dabei manche der Kerne nicht umgewandelt, sie liegen noch unverändert zwischen oder vor den Zellen. Augenscheinlich gehören zu diesen Kernen auch diejenigen, welche wir im Anfangstheil der Hoden sehen (bei  $K$ ), zum mindesten unterscheiden sie sich weder durch Gestalt noch durch Structur von denen des Keimlagers; die grössere Entfernung erklärt sich zur Genüge aus der Dehnung, welche die gesammten Wände der Hoden erfahren haben. Dann würden auch diese Kerne ursprünglich dem Keimlager angehört haben. Ob sie die Fähigkeit, Mutterzellen zu werden, verloren haben, lässt sich nicht entscheiden.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass wir die Wandungen der ganzen Hoden betrachten als gebildet von den Zellen eines Keimepithels, welches an der Vereinigungsstelle der vier Hodenschläuche liegt. Die Schläuche sind entstanden unter dem Druck der heranwachsenden Mutterzellen und Spermatozoen. So liegen die Verhältnisse nicht nur für *Pontocypris*, sondern auch für alle anderen Cypriden.

Was schliesslich die auswandernden Zellen anbetrifft, so bemerken wir neben solchen mit deutlichem Zelleib andere, denen ein Zelleib zu fehlen scheint; wir kommen darauf zurück (Fig. 2 a). Im übrigen weisen diese Gebilde die gleiche Structur auf wie im Keimlager. Erwähnen will ich noch, dass neben Kernen mit feinem Kerngerüst, wie sie in Fig. 2 a gezeichnet, andere vorkommen, in denen das Chromatin einen unregelmässigen einfachen Körper bildet, doch finden wir in ein und demselben Thier immer nur die eine Form. Obwohl ich beiderlei Präparate von gleich behandelten Objecten erhalten habe, glaube ich doch, dass es sich um Verschiedenheiten in der Conservirung handelt, dass die Thiere mit einfachem Kernkörper bereits vor der Fixirung gestorben waren.

Wir wenden uns zum Inhalt der einzelnen Hodenschläuche, und zwar will ich mich bei der Besprechung zunächst an Fig. 1 halten. Wir sehen da im ersten Hodenschlauch ( $T_1$ ) eine Anzahl von Spermazellen im Anfang der Streckung, neben ihnen, ventralwärts gelegen, 7 Mutterzellen mit deutlichem bläschenförmigen Kern; im zweiten Hodenschlauch neben Samenfäden, die von gleicher Länge wie der

Hoden und reif zum Verlassen des Hodens, eine Gruppe von sechs Spermatocyten, ebenfalls ventralwärts gelegen, ausserdem ventralwärts von diesen 10 kleinere Zellen ( $M_2$ ), Mutterzellen zweiter Ordnung; ein ähnliches Bild bietet der dritte Hodenschlauch, in dem indessen Spermatozoen und Mutterzellen noch nicht so weit gereift sind wie in  $T_2$ , auch ist hier nichts von Mutterzellen zweiter Ordnung zu bemerken. In  $T_4$  schliesslich sehen wir nur 5 grosse Mutterzellen, ventralwärts von ihnen 12 kleinere Mutterzellen zweiter Ordnung. Die Mutterzellen von  $T_4$  sind die grössten, es folgen  $T_2$ ,  $T_3$ ,  $T_1$ . Ausserdem bemerken wir noch in  $T_1$  und  $T_2$  kleine Zellen auf dem Weg zwischen Keimlager und Reifungsstätte.

Es genügt schon fast ein Vergleich dieser wenigen Hodenschläuche, um uns im Allgemeinen eine Vorstellung von den Vorgängen in den Hoden zu geben. Wir finden stets neben den Spermatozoen eine Gruppe von gleich grossen Mutterzellen, welche in dem Maasse, wie die Spermatozoen reifen, heranwachsen. Nachdem die Spermatozoen den Hodenschlauch verlassen haben, fahren die Zellen noch kurze Zeit im Wachsthum fort, um schliesslich durch zweimal wiederholte Theilung in je vier Spermazellen zu zerfallen. Bevor aber der Process so weit gediehen ist, sind bereits jüngere Zellen eingewandert, welche sich ziemlich regelmässig ventralwärts von den grossen Mutterzellen lagern. Wir haben diese letzteren als Mutterzellen zweiter Ordnung bezeichnet im Gegensatz zu denen erster Ordnung, den grösseren. Die Mutterzellen zweiter Ordnung wachsen, wie ein Vergleich von  $T_2$  und  $T_4$  lehrt, in gleichem Maasse wie die erster Ordnung heran. Durch die Theilung der Mutterzellen erster Ordnung werden diese zu Spermazellen, die zweiter Ordnung zu solchen erster. Die neuen Mutterzellen erster Ordnung wachsen wieder mit den Spermatozoen heran, es wiederholt sich der eben geschilderte Process. Das sind zunächst die äusseren Verhältnisse bei der Reifung der Mutterzellen. Wie gesagt, erscheint ein Vergleich der in Fig. 1 abgebildeten Hodenschläuche schon fast genügend, um zu beweisen, dass die Reifung in dieser Weise erfolgt; ein Vergleich weiterer Hodenschläuche bestätigt unsere Ansicht durchaus.

Wir wenden uns nun zu einer specielleren Betrachtung der Schicksale der einwandernden Zellen. Eine Einwanderung scheint stattzufinden ganz unabhängig von der Reifung der Spermatozoen, das heisst, während die Spermatozoen sich in den verschiedensten Entwicklungsstadien befinden. Nur während einer Periode lässt sich eine solche Einwanderung nicht nachweisen, und das ist zur Zeit, wo die Spermatozoen den ganzen Weg zwischen Keimlager und Reifungsstätte er-

füllen, doch noch nicht ausgewachsen sind (Fig. 1  $T_3$ ). Während dieser Periode färben sich die Spermatozoen ziemlich intensiv, verdecken die blassen einwandernden Zellen. Nachdem die Spermatozoen ihre volle Länge erreicht haben, färben sie sich viel weniger intensiv, und dann gelingt es, zwischen den Spermatozoen die einwandernden Zellen zu erkennen (Fig. 1  $T_2$ ). Am leichtesten lassen sich dieselben natürlich nachweisen zur Zeit, wo der Weg zwischen Keimlager und Reifungsstätte frei ist. Sehen wir von der Periode ab, wo ungünstige Verhältnisse einen Nachweis einwandernder Zellen unmöglich machen, so finden wir dieselben zu jeder Zeit. Scheinbar im Widerspruch mit diesem Befund steht eine andere Thatsache: die jungen Mutterzellen erscheinen in der Regel an der Reifungsstätte erst zu dem Zeitpunkt, wo die Spermatozoen ihre volle Länge erreicht haben, und treten dann sofort in grösserer Anzahl auf. Nur in seltenen Fällen lassen sich einzelne Mutterzellen zweiter Ordnung bereits früher an der Reifungsstätte nachweisen, doch sind sie dann sehr klein und unscheinbar (Fig. 1  $T_1$ ). Wie passt dieses unvermittelte Auftreten zu der Annahme einer ununterbrochenen Einwanderung?

Ich denke mir die Sache so, dass die Spermatozoen, solange sie im Wachsthum begriffen (und ihr Wachsthum muss bei der bedeutenden Länge, die sie erreichen, ein sehr energisches sein), den übrigen Zellen desselben Hodenschlauchs mit wenigen Ausnahmen alle zuströmende Nahrung entziehen, vermuthlich entziehen sie den Zellen selbst Substanz. Es ist mir sogar wahrscheinlich, dass ein Theil der einwandernden Zellen zerfällt, den Spermatozoen als Nahrung dient. Mit dem Augenblick, wo die Spermatozoen aufhören zu wachsen, oder sobald das Wachsthum ein weniger lebhaftes, werden die Ernährungsverhältnisse ganz andere, die Mutterzellen zweiter Ordnung wachsen heran. Früher waren sie blass, lagen den grossen, intensiv gefärbten Mutterzellen erster Ordnung dicht an, waren deshalb nicht nachweisbar. In Folge der besseren Ernährung färben sie sich intensiver, wachsen heran, werden in Folge dessen sichtbar.

Die Annahme, dass, solange die Spermatozoen heranwachsen (genauer gesagt, von dem Zeitpunkt der Theilung der Mutterzellen an), die Ernährungsverhältnisse für die übrigen Zellen im Hodenschlauch sehr wenig günstig sind, lässt sich noch von anderer Seite stützen: die Anzahl der Mutterzellen betrug bei einer grösseren Anzahl von Hodenschläuchen, welche ich untersuchte 3mal 9, 1mal 8, 4mal 7, 19mal 6, 52mal 5, 51mal 4, 5mal 3, 1mal 2. Durchschnitt = 4,84. Spermamutterzellen zweiter Ordnung fand ich in folgender Anzahl:

1mal 12, 4mal 11, 4mal 10, 4mal 9, 2mal 8, 3mal 7, 7mal 6, 1mal 5, 1mal 4. Durchschnitt 8,14.

Wie man aus dieser Zusammenstellung ersieht, ist die Anzahl der Mutterzellen zweiter Ordnung bedeutend grösser als die erster Ordnung (4,84 : 8,14); das heisst mit anderen Worten: es werden nicht alle Mutterzellen zweiter Ordnung zu solchen erster Ordnung. Die Thatsache lässt sich fast direct beobachten. In Fig. 3 finden wir einen Hodenschlauch, dessen Mutterzellen erster Ordnung sich zum ersten Mal getheilt haben. Neben 6 jetzt zu Mutterzellen erster Ordnung gewordenen Zellen, welche einen deutlichen bläschenförmigen Kern besitzen, finden wir 3 etwas kleinere Kugeln, in denen kein Kern zu entdecken ist. Diese Kugeln liegen mit den Mutterzellen in einer Reihe, und schon diese Anordnung weist deutlich genug darauf hin, dass diese Gebilde früher ebenfalls Mutterzellen zweiter Ordnung waren, welche in der Entwicklung zurückgeblieben sind. Wahrscheinlich zerfallen diese Zellen, dienen den heranwachsenden Spermatozoen als Nahrung.

Wir brachten diese Thatsache, um die Annahme zu stützen, dass während des Heranwachsens der Samenfäden die Ernährungsverhältnisse für die übrigen Zellen wenig günstige sind, und in der That scheint die Thatsache in dieser Annahme ihre einfachste Erklärung zu finden. Solange die Theilung der Mutterzellen noch nicht vollzogen ist, genügt die zugeführte Nahrung, um alle im Hodenschlauch vorhandenen Zellen in gleichem Maasse heranwachsen zu lassen. Sobald die Theilung vollzogen ist, brauchen die Theilungsproducte mehr Nahrung für sich; der Rest vertheilt sich nicht etwa gleichmässig auf die übrigen Zellen, vielmehr nehmen ihn nur ein Theil, durch Lage oder Constitution begünstigt, für sich in Anspruch, und diese wachsen weiter (die Mutterzellen erster Ordnung), während der Rest nicht nur nicht weiterwächst, sondern sogar zerfällt.

Noch eine Thatsache will ich erwähnen, die, übrigens schwer verständlich, bei Zugrundelegung der vorgetragenen Ansicht eine sehr einfache Erklärung findet. Wie kommt es, dass die Mutterzellen zweiter Ordnung, sowie die erster Ordnung ziemlich genau gleich gross sind, obwohl sie doch zu verschiedenen Zeiten einwandern? Wie erklärt sich überhaupt die strenge Periodicität in der Bildung der Samenfäden, die Thatsache, dass sich alle Mutterzellen zugleich theilen, alle Samenfäden gleichaltrig sind? Dass diese Periodicität unabhängig von den Ernährungsverhältnissen des ganzen Körpers, unabhängig vom Alter und anderen physiologischen Verhältnissen ist, erhellt zur Ge-



nüge daraus, dass oft in ein und derselben Schale jeder Hodenschlauch auf einem anderen Punkt der Entwicklung steht. Ich denke, die Frage beantwortet sich sehr leicht auf Grund der oben entwickelten Ansicht: das Wachsthum aller Mutterzellen beginnt gleichzeitig, und zwar mit dem Zeitpunkt, wo das Wachsthum der Samenfäden erlischt.

Die Theilung, für deren Studium das Object ein sehr wenig günstiges ist, ist eine mitotische; nur einmal fand ich Zellen im Stadium des Aster. Einen Nebenkern konnte ich bei den Mutterzellen nie nachweisen.

Samenzellen fand ich in folgender Anzahl (es sind nur solche Zellgruppen gezählt, bei denen die Zahl mit Sicherheit erkannt werden konnte, was keineswegs immer der Fall, was um so schwieriger, je grösser die Zahl der Zellen ist. Letzterer Umstand erklärt es, dass Zahlen über 24 nicht vorkommen). Ich fand 1mal 10, 3mal 12, 1mal 14, 3mal 15, 8mal 16, 6mal 20, 2mal 22, 2mal 24. Es überwiegen unter diesen Zahlen die Multipla von 4, und zwar sind 4mal 4 und 4mal 5 häufiger als die anderen. Vergleichen wir mit diesen Zahlen die oben gegebenen über die Zahl der Mutterzellen, so erscheint es unzweifelhaft, dass jede Mutterzelle 4 Spermazellen liefert. Da indessen auch andere Zahlen vorkommen (14, 15, 22), so dürfte die Theilung nicht immer in gleicher Weise erfolgen. Augenscheinlich ist in den betreffenden Fällen die zweite Theilung bei einer oder mehreren Zellen unterblieben, und finden wir alsdann entsprechend 1—3 Spermazellen grösser als die übrigen.

#### *Cypris compressa.*

Von den Süsswassercypriden schliesst sich in der Reifung der Mutterzellen *Cypris compressa* (vermuthlich auch *ovum*) an *Pontocypris* am nächsten an. Leider bietet die Art bei der Präparation ganz besondere Schwierigkeiten, einmal, weil sie sehr klein ist (0,5 mm), besonders aber, weil die Schale aus sehr derbem Chitin besteht, durch Behandlung mit Säuren nicht weich und biegsam wird. Andererseits ist die Schale stark pigmentirt, so dass an ganz eingelegten Schalen wenig zu sehen ist, man daher gezwungen ist, die Hodenschläuche herauszupräparieren.

Von den vier Hodenschläuchen sind zwei nach oben, zwei nach unten gebogen, so dass die zwei oberen einen nach oben, die zwei unteren einen nach unten offenen Bogen bilden. Gewöhnlich (nicht ausnahmslos) enthalten nur zwei dieser Schläuche, und zwar ein nach oben und ein nach unten gerichteter, Spermatozoen, während die

beiden anderen nur Mutterzellen enthalten. Die von mir ausgesprochene irrthümliche Ansicht, dass die beiden letzteren einer Verbindung mit dem Vas deferens entbehrten, wurde bereits von NORDQUIST und STUHLMANN widerlegt.

Sehen wir die in Fig. 9 auf Tafel XXXII gezeichneten Hodenschläuche an, so leuchtet die Aehnlichkeit mit *Pontocypris* sofort ein: ein Hodenschlauch, prall mit Samenfäden gefüllt — es ist nur ein Samenfaden gezeichnet, vorhanden ist eine grössere Anzahl (etwa 20), die alle eben so lang, alle eine ähnliche Linie beschreiben, so dass man sich ein Gewirr von 20 ähnlichen Linien zu denken hat —, dahinter eine Gruppe von 6 Spermamutterzellen, dahinter 7 langgestreckte Kerne, welche reusenartig angeordnet sind und noch keinen abgegrenzten Zelleib erkennen lassen. (Es sind nur die dem Beschauer zugekehrten Kerne gezeichnet.) Im zweiten Hodenschlauch sehen wir 8 der Theilung nahe Mutterzellen erster Ordnung, dahinter 5 kleinere, deren Grenzen nur schwer erkennbar sind, dazwischen 3 längliche Kerne, und schliesslich im Anfangstheil 4 einwandernde Kerne (oder Zellen?).

Die Aehnlichkeit mit *Pontocypris* leuchtet sofort ein; wir haben es hier wie dort mit Mutterzellen verschiedener Ordnung zu thun, welche von einem Keimlager aus, das an der Vereinigungsstelle der Hoden liegt, ergänzt werden. Weiter entwickeln sich in jedem Hodenschlauch auf einmal nur die Abkömmlinge gleich alter Mutterzellen, alle Spermatozoen eines Hodenschlauchs stehen auf gleicher Entwicklungsstufe; bevor die Theilung der Mutterzellen beginnt, hat sich der Hodenschlauch entleert. Schliesslich schwankt die Zahl der Mutterzellen erster Ordnung und entsprechend die Zahl der Spermatozoen zwischen ähnlichen Grenzen, 3 und 8 resp. 12 und 32.

Die Unterschiede von *Pontocypris* sind folgende: die Reifungsstätte der Mutterzellen liegt am Ende der Hoden, die jüngeren Mutterzellen liegen hinter den älteren. Die Einwanderung erfolgt nicht ununterbrochen, sondern periodisch, und zwar zur Zeit, wo die Spermatozoen entleert werden, oder kurz nach der Entleerung bis zur beginnenden Theilung — zu dieser Annahme scheinen die vorhandenen Präparate zu zwingen. Die einwandernden Zellen finden bereits Mutterzellen erster und zweiter Ordnung vor, bilden Mutterzellen dritter Ordnung. Wir würden also von dem Zeitpunkt an, wo die Spermatozoen den Hoden verlassen, bis zur beginnenden Neubildung von Spermatozoen stets Mutterzellen erster bis dritter Ordnung, von da bis zur Entleerung solche erster und zweiter Ordnung vorfinden.

Darin liegt ein wesentlicher Unterschied von *Pontocypris*. Die Annahme einer Abhängigkeit der Periodicität in der Reifung der Mutterzellen von den besonderen Ernährungsbedingungen, geschaffen durch die Bildung der Spermatozoen, wie wir sie für *Pontocypris* glaubten annehmen zu dürfen, scheint nicht ausgeschlossen, doch gestatten die ungünstigen Verhältnisse keinen sichern Nachweis. Anscheinend wird die Periodicität durch die Art der Einwanderung bedingt. Ein Zerfall einzelner Mutterzellen scheint hier nicht stattzufinden.

Von geringer Bedeutung erscheint die Thatsache, dass die einwandernden Zellen (oder Kerne?) eine langgestreckte Form aufweisen. Merkwürdigerweise besitzen sie dieselbe noch nicht im Keimlager, nehmen sie erst im Anfangstheil des Hodenschlauchs an. (Ich habe nur ein einziges Präparat vom Keimlager erhalten, und auch hier war der grössere Theil abgerissen, Fig. 8, Taf. XXXII.)

*Cypris dispar, Candona, Notodromas.*

Ein ganz anderes Bild bieten schliesslich die Hodenschläuche der übrigen Süsswassercypriden dar. Da finden wir (Fig. 7, Taf. XXXII) im Endtheil der Hoden, etwa das hintere Drittel erfüllend, zahlreiche Zellen, Mutterzellen, die von hinten nach vorn an Grösse zunehmen; inwieweit sie am blinden Ende bereits den Namen von Zellen verdienen, scheint zunächst schwer zu entscheiden. Es folgen dann ganz junge Spermazellen, eventuell auch halbirte Mutterzellen, weiter Spermatozoen auf verschiedenen Entwicklungsstufen, welche den Rest des Hodenschlauchs erfüllen, sich noch zwischen die Mutterzellen drängen. Augenscheinlich schreitet die Reifung der Mutterzellen von vorn nach hinten vor, oder, was auf dasselbe herauskommt, die Mutterzellen reifen in dem Maasse, als sie vordringen. Zweifel kann nur herrschen über die Ursprungsstätte der Mutterzellen. STUHLMANN bezeichnet (l. c. p. 544) den Inhalt des blinden Endes als ein Syncytium, aus dem alle folgenden Zellen sich rekrutiren; hier muss eine Kerntheilung stattfinden (p. 554). Diese Deutung erscheint so selbstverständlich, dass ohne den Vergleich mit anderen Arten, speciell mit *Pontocypris*, ein Zweifel an ihrer Richtigkeit kaum aufgekommen wäre, doch muss uns dieser Vergleich vorsichtig machen. Eine ähnliche Verlegung des Keimlagers bei übrigens gleicher Gestalt der Hoden erscheint doch ziemlich unwahrscheinlich. Sehen wir uns zunächst das sogenannte Syncytium genauer an, so finden wir bei den meisten Präparaten eine solche Anhäufung von Kernen oder kleinen Zellen, dass es unmöglich erscheint, sich eine genaue Vorstellung von dem Inhalt zu bilden.

Auch eine Isolirung der Elemente will nicht gelingen. Bei manchen Schläuchen indessen, deren blindes Ende weniger stark gefüllt ist, gelingt es bei geeigneter Behandlung (Aether — Hämatoxylin, chroms. Kali in alcoholischer Lösung nach APATHY) nachzuweisen, dass wir es lediglich mit wohl abgegrenzten Zellen zu thun haben.

Weiter finden wir an der Vereinigungsstelle der vier Hodenschläuche, also dort, wo bei *Pontocypris* das Keimepithel lag, gerade so wie bei der genannten Art, langgestreckte Kerne. Bei *Cypris dispar*, der einzigen Art, bei der es mir gelang, diesen Theil und den Anfangstheil des Vas deferens im Zusammenhang zu präpariren, verlängert sich dieser Theil in einen scheinbar soliden, fasrigen Strang, der keine Kerne erkennen lässt, während sich das Vas deferens seitlich ansetzt, in entgegengesetzter Richtung verläuft. Die länglichen Kerne unterscheiden sich scharf von den runden Kernen des Vas deferens, gerade so wie bei *Pontocypris*. Jenseits der Vereinigungsstelle der Hodenschläuche oder, um es kurz zu sagen, des Keimlagers finden wir vereinzelt kleine Zellen. Derartige Zellen finden wir durch den ganzen Hodenschlauch zerstreut; sie ändern ihre Gestalt ziemlich bedeutend, ob activ oder unter dem Druck der umgebenden Zellen und Spermatozoen, muss unentschieden bleiben (Taf. XXXII, Fig. 11). Sie werden in dem Maasse, als wir uns vom Keimlager entfernen, immer kleiner, was, eine Wanderung der betreffenden Gebilde vorausgesetzt, vielleicht aus einer wiederholten Theilung zu erklären wäre (Fig. 11b). Weiter werden sie immer reicher an Chromatin, indem zu dem intensiv gefärbten Kern (Nucleolus?) immer zahlreichere peripher gelagerte Chromatinstücke kommen. Am Ende des Hodenschlauchs schliesslich glauben wir bei manchen Präparaten einen Uebergang dieser Gebilde in junge Mutterzellen direct verfolgen zu können, es bedarf zur Umwandlung lediglich einer Abrundung und einer Umhüllung mit Zellsubstanz. Freilich gerade die ersten Anfänge der Bildung eines Zellleibs zu erkennen, will nicht gelingen, das ist aber auch bei den hierfür möglichst ungünstigen Präparaten kaum zu erwarten. So liegen die Verhältnisse bei *Cypris dispar*. *Notodromas monacha* unterscheidet sich dadurch, dass die fraglichen Gebilde von Anfang an rund sind, ihre Gestalt nur wenig ändern. Nach der Analogie von *Pontocypris* bin ich geneigt, die betreffenden Gebilde für einwandernde Mutterzellen zu halten.

In der That ist die Uebereinstimmung mit *Pontocypris* eine so weitgehende, dass wir nicht daran zweifeln können, dass hier wie dort das Keimlager an der Vereinigungsstelle der Hodenschläuche

liegt, dass von diesem Keimlager aus eine beständige Einwanderung junger Mutterzellen erfolgt. Dies angenommen, bleibt nur die Frage zu beantworten, wie die Anhäufung von Mutterzellen im hinteren Ende des Hodenschlauchs entstanden ist. Die Annahme liegt nahe, dass in einem früheren Stadium die Einwanderung sehr zahlreicher junger Zellen erfolgte, welche in dem Maasse, wie sie heranwuchsen, den Hodenschlauch in die Länge dehnten. Die Annahme würde zunächst recht gut die geringe Anzahl von Kernen im Keimlager erklären. Vielleicht hat der fasrige Fortsatz früher einen Theil des Keimlagers gebildet, der jetzt in Folge zahlreicher Auswanderung verödet ist.

Leider habe ich diese erste Einwanderung nicht beobachten können, sie muss sich vollziehen, während das Thier noch sehr jung ist. Bei den jüngsten Männchen, von denen ich Schale mit Hoden präparirt habe (*Notodromas* von 0,6 mm Länge, das Thier hat mindestens noch zwei Häutungen bis zur Geschlechtsreife vor sich), hat der Hoden etwa seine halbe relative Länge, reicht noch nicht bis zur unteren Knickung; er ist vollständig mit Mutterzellen gefüllt, die, wie beim reifen Hoden, vom blinden Ende nach vorn bedeutend an Grösse zunehmen. Das Keimlager ist nicht erhalten. Der Befund beweist nichts, er gestattet uns nicht einmal, die Richtigkeit der Annahme vorausgesetzt, die Frage zu entscheiden, ob von Anfang an, wie später, die jüngeren Zellen sich an den älteren vorbei an das Ende des Hodenschlauchs drängen, so dass die vordersten grössten Zellen auch die ältesten sind, oder ob anfangs eine grosse Zahl von Zellen einwandert, von denen die vordersten, etwa in Folge günstigerer Ernährung, rascher heranwachsen. Trotz dieser Lücke in der Beobachtung halte ich die Annahme für unabweisbar, dass sich die fraglichen Arten, *Notodromas* etc., im Wesentlichen wie *Pontocypris* verhalten.

Ich will noch einmal kurz die gewonnenen Anschauungen über Keimlager und Reifung der Mutterzellen zusammenfassen. Bei allen untersuchten Arten liegt das Keimlager an der Vereinigungsstelle der Hoden. Von diesem Keimlager aus erfolgt eine beständige Wanderung von jungen Zellen zur Reifungsstätte, welche entweder in der Mitte der Hodenschläuche (*Pontocypris*) oder an ihrem Ende liegt (die übrigen Arten). Die Einwanderung kann beginnen, lange bevor die Bildung von Samenfäden anfängt (*Notodromas* etc.), oder kurze Zeit vorher (*Pontocypris*, *Cypris compressa*); entsprechend ist bei *Notodromas* etc. zur Zeit, wo die Bildung der Samenfäden beginnt, eine grosse Zahl von Mutterzellen im Hoden vorhanden, bei *Pontocypris* und *Cypris compressa* eine geringe. Bei *Pontocypris* finden wir in einem

Hodenschlauch nur Mutterzellen erster oder erster und zweiter Ordnung (sie sind alle gleich gross oder von zweierlei Grösse), bei *Cypris compressa* nur solche erster und zweiter oder erster, zweiter und dritter Ordnung, bei *Notodromas* etc. dagegen solche erster — nter Ordnung ( $n = 6$  und mehr). Bei *Pontocypris* und *Cypris compressa* schwankt die Zahl der Mutterzellen, welche sich mit einem Male theilen, zwischen 3 und 9 resp. 3 und 8, bei den übrigen Arten ist sie, was noch nicht erwähnt wurde, constant, *Cypris dispar* 2, *Notodromas monacha*, *Candona candida* und *fabaeformis* 4. Ausnahmen habe ich nie gefunden; die Zahl der gleich alten Spermatozoen eines Hodenschlauchs beträgt 8 resp. 16. Bei *Pontocypris* und *Cypris compressa* finden wir in einem Hodenschlauch nur Spermatozoen, die auf gleicher Entwicklungsstufe stehen, bei *Notodromas* etc. solche von verschiedenem Alter.

Schliesslich noch ein Wort über die Natur der einwandernden Gebilde. Bei *Pontocypris* kamen neben einwandernden Zellen mit deutlichem Zelleib anscheinend nackte Kerne vor; bei *Cypris compressa* hatten wir es nur mit nackten Kernen zu thun, und auch die bei *Cypris dispar* einwandernden Gebilde mussten wir nach der Art und Weise, wie sie sich schliesslich in Mutterzellen umwandeln, als nackte Kerne ansprechen. Ich glaube, dass wir es in allen diesen Fällen mit Kernen zu thun haben, welche von einem sehr dünnen Zelleib umgeben sind, der schwer nachweisbar ist. Speciell war die Fixirung mit Aether, die mir für Kernfärbung sehr gute Dienste geleistet hat, für den Nachweis eines Zelleibs möglichst ungünstig.

### Die eigentliche Spermatogenese.

#### *Pontocypris.*

Ich muss zunächst einige Formen beschreiben, über deren Zusammenhang ich mir keine klare Vorstellung habe bilden können. Gerade diese ersten Formen bedürften wohl eine Nachuntersuchung an frischem oder auf andere Weise conservirtem Material, vor allem aber mit stärkeren Systemen, als sie mir zur Verfügung stehen.

Fig. 13 stellt eine Zelle dar mit einem grossen Kernbläschen, welches ganz von einem stark lichtbrechenden, aber nicht färbbaren Fadenknäuel erfüllt ist. Die ganze Zelle nimmt kaum irgend welchen Farbstoff auf (während sich die Mutterzellen desselben Hodenschlauchs stark färben, eine durchaus normale Conservirung zeigen). Obwohl ich eine ganze Anzahl derartiger Zellen untersucht habe, habe ich

doch neben dem Fadenknäuel nie einen Kern entdecken können; in einzelnen Fällen glaubte ich ein dem fraglichen Kern anliegendes, stark lichtbrechendes Körnchen wahrzunehmen, habe aber keine volle Sicherheit über seine Existenz erlangen können.

Fig. 14 stellt eine ähnliche Zelle dar, in welcher der Kern stark excentrisch liegt; er weist die gleiche Structur und die gleiche geringe Färbbarkeit auf, während sich der Zelleib ziemlich intensiv färbt; zwischen beiden Formen fand ich verschiedene Uebergänge in Bezug auf Färbbarkeit des Zelleibs und Lagerung der Kerne. Alle Zellen eines Hodenschlauchs zeigten stets die gleiche Beschaffenheit.

Fig. 15 zeigt eine Zelle, in der an Stelle des Fadenknäuels ein einfacher heller Körper getreten ist. Derselbe lässt in seinem Inneren mehr oder weniger deutlich (Fig. 17) eine feinkörnige Structur erkennen; ich vermute, dass dieser Körper durch Verdichtung des Fadenknäuels, durch Contraction des Kernbläschens entstanden ist, wodurch die Fadenstructur für uns unerkennbar wird. Sobald sich der Körper wieder ausdehnt (Fig. 20), erscheint auch das Fadenknäuel wieder in ihm.

Neben diesem Körper erscheint ein zweiter (Fig. 16), über dessen erstes Auftreten ich keine bestimmten Angaben machen kann; in demselben lassen sich anfangs wenig deutlich, später deutlich Chromatinkörner erkennen, und zwar stets drei. Wir bezeichnen diesen kleineren Körper von jetzt ab als Kern, den grösseren als Nebenkern. Der Kern wächst heran, streckt sich, die drei Chromatinkörner verschmelzen zu einem stabförmigen Gebilde (Fig. 16—19). Dasselbe lagert sich dem bedeutend vergrösserten Nebenkern an, welcher in seinem Inneren wieder deutlich das Fadenknäuel zeigt.

Verweilen wir hier zunächst einen Augenblick. Man wird in Fig. 13—15 den helleren Körper als Kern bezeichnen, obwohl er sich nicht durch den Besitz von färbbarer Substanz auszeichnet. Man kann ferner annehmen, dass dieser Kern, nachdem er sich vorher verdichtet, wodurch die Fadenstructur undeutlich geworden, sich theilt, und dass der grössere Theil zum Nebenkern, der kleinere zum Kern wird. In diesem letzteren Vorgang kann ich nichts Ungewöhnliches erblicken; dass der Kern den Nebenkern aus sich hervorgehen lässt, ist verschiedenfach beobachtet, es würde sich hier nur um eine Umkehrung der Grössenverhältnisse handeln. Anders verhält es sich mit der Thatsache, dass der Nebenkern schliesslich die gleiche Structur annimmt, wie sie ursprünglich der Hauptkern aufwies. Darin könnte man einen Einwand gegen die hier gegebene Auffassung erblicken.



Wie gesagt, lassen gerade diese ersten Stadien eine Nachuntersuchung mit besseren Hilfsmitteln und veränderten Methoden dringend erwünscht erscheinen.

Bei den folgenden Formen ergibt sich die Deutung einfach; der Kern streckt sich weiter, verlängert sich in einen zarten Fortsatz (Fig. 21). Bei weiterer Streckung wird auch der Nebenkern mit in die Länge gezogen, bewahrt aber zunächst noch seine fadige Structur (Fig. 22), die er bei weiterer Streckung verliert (Fig. 23). An der Grenze von Kern und Nebenkern erscheint ein stärker lichtbrechender Faden, der augenscheinlich vom Nebenkern gebildet wird. Mit diesem Faden verbindet sich der zarte Fortsatz des Kerns. Formen wie die in Figur 23 gezeichneten, wie auch die folgenden, lassen es zweifelhaft erscheinen, ob der fragliche Faden, der Centrifaden, in ganzer Länge dem Nebenkern angehört, ob er nicht eine Verlängerung des Hauptkerns ist. Bei verschiedener Einstellung wechselt das Bild. Ein Vergleich mit den Süßwassercypriden wie auch mit anderen Arthropoden lässt keinen Zweifel daran aufkommen, dass der fragliche Faden aus dem Nebenkern hervorgeht. Der Centrifaden trägt in seiner Verlängerung jederseits einen Saum — die erste Anlage der Spiralbänder.

Die weiteren Veränderungen der Samenfäden lassen sich kurz characterisiren als eine sehr lang fortgesetzte Streckung, an der indessen der Kern in keiner Weise Theil nimmt.

Bald können wir an dem Samenfaden einen längeren breiteren Theil von einem verschmälerten Endtheil unterscheiden, welches am entgegengesetzten Ende wie der Kern liegt. Wir bezeichnen den breiteren längeren Theil als Kopf, den kurzen verschmälerten als Schwanz, selbstverständlich ohne damit irgendwie eine Homologie mit Kopf und Schwanz anderer Samenfäden ausdrücken zu wollen.

Zunächst umhüllt der Zelleib noch den ganzen Samenfaden (Taf. XXXIII, Fig. 24); im weiteren Verlauf wird aber der Körper, den er überziehen soll, zu gross, er löst sich in einzelnen Partien auf; welche sich als Tropfen besonders an solchen Stellen sammeln, wo der Samenfaden Biegungen macht (Fig. 26), wie das aus seiner Beschaffenheit als zähflüssige Masse ganz natürlich folgt, oft finden wir einen solchen Tropfen dem Kopfende anhaften (Fig. 27). Bei weiterer Streckung schwindet der Zelleib ganz. Während sich der Samenfaden so streckt, wird er gleichzeitig schlanker, der Kern erscheint in Folge davon als directe Fortsetzung des Centrifadens (Fig. 27). So wächst er heran bis zu seiner vollen Länge von 0,65 mm.

Bevor aber der Samenfaden den Hoden verlässt, macht er noch eine Veränderung durch, er bildet eine Hülle (Taf. XXXIII, Fig. 28). Diese Hülle erstreckt sich auf etwa ein Drittel des Samenfadens, und zwar liegt dieses Drittel am Ende des Kopftheils. Wie aus der Figur ersichtlich, ist die Hülle ziemlich dick, an beiden Enden scharf abgesetzt. Ueber ihr erstes Auftreten kann ich nur so viel sagen, dass ich sie nicht früher auffinden konnte, als wenn der Samenfaden eine Länge von 0,52 mm erreicht hatte. Sie unterschied sich alsdann von der Hülle ausgewachsener Samenfäden nur durch geringere Dicke, war bereits auf den gleichen Abschnitt des Samenfadens beschränkt.

Woher stammt diese Hülle? Man würde wenig geneigt sein anzunehmen, dass es sich hier um ein Secret der Wandungen des Vas deferens oder der Hoden handelt, doch muss ich kurz die Gründe anführen, die diese Annahme geradezu ausschliessen. Zunächst fehlen im Vas deferens wie in den Hoden durchaus Zellen, welche das Secret liefern könnten. Handelte es sich um ein Secret, das sich aus irgend einer unbekanntem Quelle in die Hoden ergösse, die Samenfäden umhüllte, so müsste dies Secret doch die ganzen Samenfäden umhüllen, oder wenn es sich nur in eine bestimmte Region des Hodens ergösse, dort wenigstens alle Samenfäden umhüllen. Indessen nicht einmal das letztere ist der Fall. Da die Samenfäden in verschiedener Weise angeordnet sind, ihr Schwanzende zum Theil dem blinden Ende, zum Theil der Mündung zukehren, da weiter die Hüllen an einer ganz bestimmten Stelle der Samenfäden auftreten, so liegen, was auch leicht zu beobachten ist, neben umhüllten hinteren Hälften die vorderen nicht umhüllten Hälften von Samenfäden. Ich denke, man wird danach die Möglichkeit, dass es sich bei der Hülle um ein Secret fremden Ursprungs handelt, das von aussen her die Samenfäden umgiebt, als ausgeschlossen betrachten, die einzige mögliche Annahme zulassen, dass die Hülle von den Samenfäden selbst ausgeschieden wird.

Wir wenden uns zum Schicksal der Samenfäden im Vas deferens und wollen zunächst die Art und Weise, wie sie wandern, kurz besprechen. Die Samenfäden eines Hodens verlassen denselben sämtlich gleichzeitig, natürlich sämtlich in der gleichen Anordnung, wie sie dort lagen, die einen mit dem Kopf, die anderen mit dem Schwanzende voran. Sehr bald tritt aber eine Trennung ein. In ganz geringer Entfernung vom Keimlager mündet in das Vas deferens der Blindschlauch, den wir durch NORDQUIST'S Untersuchungen kennen. Derselbe liegt hier wesentlich anders als bei den Süßwassercypriden, nicht

zwischen den Schalenlamellen, sondern dorsal im Körper. Ein sehr wesentlicher Unterschied gegenüber den Süßwassercypriden ist ferner der, dass die Fortsetzung des Vas deferens jenseits des Blindschlauchs die directe, annähernd geradlinige Verlängerung des Anfangstheils bildet, dass weiter der Blindschlauch unter einem Winkel von ungefähr  $90^\circ$  einmündet (vergl. die abweichenden Verhältnisse bei den Süßwassercypriden).

Die erwähnte Trennung verläuft nun in der Weise, dass nur diejenigen Spermatozoen, welche mit dem Kernende oder Kopfende vorangehen, ihren Weg im Vas deferens direct fortsetzen (und zwar immer in gleicher Linie, so dass die neben einander liegenden Hüllen das Vas deferens stark auftreiben), während die anderen, mit der Schwanzspitze vorauswandernden in den Blindschlauch abschwanken, der sie vollständig aufnimmt. Sie durchlaufen dort einen Theil ihrer Entwicklung, verlassen darauf den Blindschlauch wieder, jetzt natürlich in umgekehrter Lage, mit dem Kopfe voran, so dass jetzt alle Spermatozoen in gleicher Weise orientirt sind, alle mit dem Kopfende vorangehen. (Dass der Eintritt in den Blindschlauch eine Umkehrung zur Folge hat, erkannte STUHMANN, l. c.).

Diese partielle Umkehrung habe ich allerdings nicht direct beobachten können, das heisst, ich habe nie Präparate erhalten können, in denen etwa gerade eine Trennung der Spermatozoen am Scheidewege erfolgt, oder in denen wenigstens Spermatozoen gerade in den Blindschlauch eintreten oder ihn verlassen. Wenn ich solche nie erhielt, so liegt das besonders daran, dass, wie gesagt, alle Samenfäden eines Hodens (oder wenigstens alle von Anfang an gleich orientirten) neben einander als ein Packet wandern<sup>1)</sup>, nicht, wie bei den Süßwassercypriden, einzeln, dass es also ein günstiger Zufall wäre, wenn man Spermatozoen gerade an dieser Stelle, die sie vielleicht noch besonders rasch passiren, anträfe. Weiter liegt die Mündungsstelle des Blindschlauchs an einer für die Präparation recht ungünstigen Stelle, ungefähr da, wo das Vas deferens die Schale verlässt, in den Körper eintritt.

Obwohl also directe Beobachtungen fehlen — ein Mangel, der durch die genannten Schwierigkeiten entschuldigt werden mag —, glaube ich doch die Richtigkeit der obigen Annahme durch folgende Thatsachen genügend begründen zu können.

1) Der Umstand erschwert die Präparation des Vas deferens ganz ausserordentlich.

1) Die Samenfäden liegen im Hoden in verschiedener Weise angeordnet, verlassen auch so den Hoden. 2) Im Endtheil des Vas deferens sind alle in gleicher Weise angeordnet, gehen alle mit dem Kopf voran. 3) Im Blindschlauch liegen alle mit dem Schwanzende nach dem blinden Ende zu. 4) Es ist keine andere Stelle vorhanden, an der eine Umkehrung stattfinden könnte, vor allem ist der Weg zwischen Hoden und Blindschlauch zu kurz, als dass dort eine Umkehrung eines Theils erfolgen könnte. (Die letzte Bemerkung möchte überflüssig erscheinen, ist aber berechtigt mit Rücksicht auf die abweichenden Verhältnisse der Süßwassercypriden.)

Mit dem Nachweis einer Umkehrung der einen Hälfte der Samenfäden ist, denke ich, eine einfache und plausible Erklärung für das Vorhandensein eines Blindschlauchs gegeben. Es erscheint ja bei der complicirten Gestalt der riesigen Samenfäden, welche aller Wahrscheinlichkeit nach einzeln entleert werden, welche ferner höchst complicirte Einrichtungen zu ihrer Ueberführung erfordern, durchaus verständlich, dass eine gleiche Anordnung aller Spermatozoen nöthig ist, dass entweder alle mit dem Kopfende oder alle mit dem Schwanzende voraus den Ductus ejaculatorius<sup>1)</sup> passiren müssen, wenn dieser complicirte Apparat richtig functioniren soll. Schliesslich sei noch bemerkt, dass ich an einem frisch präparirten Stück des Vas deferens rhythmische Contractionen bemerkte, welche unzweifelhaft der Beförderung der Samenfäden dienen; Muskelfasern konnte ich nicht entdecken.

Die Veränderungen, welche die Spermatozoen im Vas deferens und Blindschlauch durchlaufen, betreffen sowohl den Samenfaden selbst als auch die Hülle, beiderlei Processe verlaufen einigermaassen unabhängig von einander. Was zuerst die Veränderungen des Samenfadens selbst anbelangt, so geht er aus der nicht gedrehten Form in die gedrehte über. Wie die Drehung zu Stande kommt, lasse ich hier unentschieden, wir kommen auf die Frage bei der Besprechung von *Candona* zurück. Nachdem sich die Drehung vollzogen, erscheint der

---

1) Ich brauche nach den neueren Untersuchungen von NORDQUIST und SCHWARZ kaum besonders zu erwähnen, dass das umstrittene Gebilde in der That dem Ausführungsgang angehört, die ZENKER'sche Ansicht, nach welcher das Gebilde eine Anhangsdrüse des Vas deferens (Schleimdrüse) wäre, eine Ansicht, die auch ich früher auf Grund durchaus ungenügender, ohne Kenntniss der neueren Technik angestellter Untersuchungen vertrat, eine irrige ist. Ob der Apparat den Namen Ductus ejaculatorius verdient oder nicht (wie SCHWARZ will), lasse ich zur Zeit unentschieden, bediene mich aber des Namens.

Samenfaden zusammengesetzt aus einem centralen Gebilde, das von vier Linien umzogen wird. Von diesen vier Linien sind zwei neben einander liegende deutlicher, die zwei anderen schwächer. Wie dieses Bild zu Stande kommt, kann ich nicht entscheiden; als ich lebendes Material zur Verfügung hatte, an dem sich die Frage wohl leicht hätte entscheiden lassen, war ich von der Anschauung beherrscht, dass wir es mit vier Spiralbändern zu thun hätten (obwohl STÜHLMANN bereits von zwei Bändern spricht, auch ZENKER, nach seinen Figuren zu urtheilen, die Sache richtig auffasst). Am Kopfende des Samenfadens finden wir den Kern wieder, der von Plasma umhüllt, aber nicht von Spiralbändern umzogen ist, in eine stark lichtbrechende Kugel endet (Fig. 34a nach einem frischen ungefärbten Präparat). Kernfärbung will bei reifen Samenfäden nicht mehr gelingen. Nur bei Behandlung mit Alauncarmin bemerkt man eine schwache Färbung, doch ist sie so blass, dass man sie übersehen würde, wenn nicht die Aufmerksamkeit auf den Punkt gelenkt wäre. Am Schwanzende verlieren sich von den Spirallinien zunächst zwei und zwar die beiden schwächeren, später von den beiden stärkeren auch die eine, so dass schliesslich das centrale Gebilde nur noch von einem einfachen schmalen Bande umzogen wird, welches bis zum Ende reicht.

Während der übrige Faden bereits seine definitive Form angenommen hat, gedreht ist, ist der umhüllte Theil entweder noch ganz ungedreht, oder die Drehung ist noch nicht vollendet. Im Allgemeinen schreitet der Process der Drehung innerhalb der Hülle in gleichem Maasse fort, als sich die Hülle ihrer definitiven Form nähert, doch scheint selbst bei den zur Entleerung reifen Samenfäden innerhalb der Hülle die Drehung noch nicht vollendet, die Windungen der Spiralbänder loser als am nicht umhüllten Theil (Fig. 34b). Augenscheinlich wirkt die Hülle als Hinderniss beim Zustandekommen der Drehung. Erwähnen will ich noch die Thatsache, dass innerhalb der Hülle die beiden schwächeren Spirallinien spurlos oder fast spurlos verschwinden (Fig. 32, 34). Offenbar besitzen diese Linien, oder richtiger das Band, dem sie angehören, das gleiche oder fast das gleiche Lichtbrechungsvermögen wie die Hülle.

Was schliesslich die Veränderungen der Hülle anbetrifft, so können wir dieselben kurz beschreiben als eine fortgesetzte Contraction, welche von der langgestreckten Form (Fig. 28) zur kurzen Birnform (Fig. 34) führt. Bisweilen scheint die Hülle an beiden Enden besonders fest mit dem Samenfaden verbunden, so dass derselbe durch die Con-

traction gezwungen wird, sich innerhalb der Hülle zu krümmen (Fig. 30, 31).

In Fig. 31 ist die Krümmung besonders stark, und wohl ganz ungewöhnlich, ich habe diese Form nur einmal gefunden. Meist wird, bevor die Contraction so weit gediehen ist, der Samenfaden vermöge seiner Elasticität so weit aus der Hülle herausgeschlüpft sein, dass er innerhalb derselben gestreckt liegt. Bisweilen bleibt der Samenfaden überhaupt gestreckt, er ist dann augenscheinlich nur an einem Ende fest mit der Hülle verbunden, und zwar ist dies stets das Schwanzende.

Ein Stadium verdient noch besondere Erwähnung, nämlich das in Fig. 33 dargestellte. Bei demselben erscheint die Hülle in gleichen Abständen eingeschnürt, den Einschnürungen entsprechend zerfällt die Hülle leicht in Ringe. Ich habe die Form, die wenig zu den Veränderungen passt, welche sonst die Hülle durchläuft, nur ganz im Endtheil des Blindschlauchs gefunden, und auch dort immer nur in einzelnen Exemplaren. Sollte es sich vielleicht um Samenfäden handeln, die sich dort sozusagen festgefahren, dort abnorm lange verweilt haben? Vielleicht wird eine fortschreitende Contraction der ganzen Hülle, welche stets mit einer Verdickung Hand in Hand geht, durch den hier sehr engen Blindschlauch verhindert, und so zerfällt das Ganze in eine Anzahl von Gliedern, welche sich gesondert contractiren.

Das Endresultat der Contraction ist die zierliche, in Fig. 34 dargestellte Birnform. In diesem Stadium macht sich innerhalb der Hülle eine Differenzirung bemerkbar: wir sehen einen dicken, stark lichtbrechenden Theil, welcher sich scharf von dem schwächer lichtbrechenden Rest abhebt. Im Receptaculum seminis wird die Hülle schliesslich abgeworfen, gerade so wie bei den Süßwassercypriden, wo die Hülle eine weniger auffällige Form zeigt. Die abgeworfene Hülle nimmt die Form einer flachen, in der Mitte durchbohrten Scheibe an, deren Gestalt nur annähernd kreisförmig ist. Die Samenfäden sind im Receptaculum seminis eben so unbeweglich wie im Vas deferens.

Die eigenthümliche Form der Hülle scheint sich bei keiner der anderen bekannten Species von *Pontocypris* zu wiederholen; bei den weiteren 6 oder 7 Species der Gattung, die mir durch oberflächliche Untersuchung bekannt sind, kommt sie sicher nicht vor. Dasselbe dürfte für die anderen bekannten Formen gelten, wenigstens erwähnt kein Autor etwas derartiges, was sicher geschehen wäre, wenn es be-

obachtet worden wäre. LEYDIG<sup>1)</sup> bemerkt, dass er bei einer Cypride des süßen Wassers Spermatozoen gefunden habe mit einem Kopfstück, welches scharf contourirt, kappenförmig war. Anscheinend handelt es sich hier um ähnliche Verhältnisse. Leider beschränkt sich unsere ganze Kenntniss auf diese Angabe LEYDIG's; nicht einmal die Art ist bekannt, doch dürfte sie neu sein, wenn es sich nicht um die sporadisch auftretenden Männchen irgend einer gewöhnlich rein weiblichen Art handelt.

### Die Süßwassercypriden.

Zunächst noch ein Wort über die Mutterzellen. Ein Nebenkern lässt sich mit Sicherheit bei *Cypris compressa* nachweisen, wo wir denselben als eine Gruppe von stark gefärbten Punkten am einen Ende des Kerns finden (Fig. 36 N). Bei *Cypris dispar* findet sich ausserhalb des Kerns ein heller, stark lichtbrechender Körper; er lässt sich nicht stets nachweisen; am deutlichsten war er bei Thieren, die mit Alkohol absolutus conservirt waren. Bei *Candona* und *Notodromas* konnte ich einen Nebenkern nicht mit Sicherheit nachweisen.

Die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoen innerhalb der Hoden habe ich vorwiegend an *Cypris dispar* studirt, welche Art das günstigste Object liefert. Fixirt wurde stets mit Aether. Ich übergehe die ersten Theilungsproducte, da mir ihre Beziehung zu den späteren Stadien nicht klar geworden sind (ich hoffe an anderem Ort auf die Vorgänge bei der Theilung zurückzukommen). Nur soviel glaube ich aus den beobachteten Formen schliessen zu können, dass die Nebenerne aus der achromatischen Substanz hervorgehen.

Wir beginnen mit dem in Fig. 38 dargestellten Stadium. In demselben bemerken wir innerhalb des abgerundeten, ziemlich stark gefärbten Zelleibs drei runde Körper. Der eine, das Kernbläschen, enthält drei Chromatinkörper, einen grösseren und einen kleineren kugligen, sowie einen langgestreckten, wandständigen, die beiden anderen Körper, die Nebenerne, lassen keinerlei Structur erkennen, färben sich nicht.

Das nächste Stadium schliesst sich eng an das beschriebene an, der Kern zeigt noch die gleiche Structur, an Stelle der beiden Nebenerne ist ein länglicher in der Mitte eingeschnürter Körper getreten, in dessen Mitte sich ein länglicher dunkler Körper befindet (Fig. 39).

---

1) LEYDIG, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. 1883, p. 116.



Augenscheinlich ist diese Form entstanden durch Verschmelzung der beiden Nebenkerne; ob der längliche Körper etwa direct das Resultat dieser Verschmelzung ist, derart, dass die als flach scheibenförmig zu denkenden Nebenkerne an der Stelle, wo sie sich berührten, zu dem länglichen Körper verschmolzen, ob die Verschmelzung der Bildung des fraglichen Körpers vorausging, kann ich nicht entscheiden; manches spricht für die erste Annahme. Die weiteren Veränderungen lassen sich kurz characterisiren als eine Streckung des länglichen Körpers in der Richtung seiner kürzesten Achse. Das Resultat dieser Streckung ist zunächst ein langer bandförmiger Körper (Taf. XXXIII, Fig. 40—43). An dieser Streckung hat auch der längliche Körper Theil genommen, welcher als „Centralfaden“ das Band in ganzer Länge durchzieht; neben ihm bemerken wir noch eine zarte blasse Linie.

Bis zu dem in Fig. 43 dargestellten Stadium hat der Zelleib mit dem Wachsthum des Bandes oder Samenfadens gleichen Schritt gehalten, hat als gleichmässige Hülle den Samenfaden überzogen. Gerade so wie bei *Pontocypris* erscheint nun auch hier ein Zeitpunkt, wo er im Wachsthum zurückbleibt, doch ist das Resultat zunächst ein anderes. Bei *Pontocypris* zerriss der von Anfang an ziemlich elastische Samenfaden die Hülle; der zarte, biegsame Samenfaden von *Cypris* vermag das nicht, die Hülle ist stärker als er; er biegt sich in Folge dessen innerhalb des Zelleibs vielfach (Fig. 44—46). Wenn er keinen Platz mehr findet, dann wird er schliesslich zum Theil frei, der Zelleib zerreisst in Tropfen. Diese Tropfen halten indessen einzelne Schlingen sozusagen noch gefangen; es entstehen so Bilder, wie sie in Fig. 47 dargestellt sind. Die eigenthümlichen Lichtbrechungsverhältnisse in derartigen Knoten haben STUHLMANN zur Annahme verleitet, dass es sich hier um Zellkerne handle (lange Fäden, in denen die Kerne spindelförmige Anschwellungen bilden, l. c. p. 553). Der ganze Samenfaden, welcher in einem gewissen Stadium aus einer ganzen Reihe derartiger knotenförmiger Verdickungen besteht, soll später in entsprechende Stücke zerfallen, jeder Theil einen Samenfaden liefern. Ich denke, die gesammte hier gegebene Darstellung der Spermatogenese, speciell das gleich zu besprechende Verhalten des Kerns, enthält eine genügende Widerlegung dieser Auffassung, und ich brauche nicht weiter auf dieselbe einzugehen; ganz unzweideutige Bilder erhält man bei Hämatoxylin-Chromsäurefärbung. Bei weiterer Streckung des Samenfadens verschwinden schliesslich die fraglichen Knoten ganz.

Wir haben bis jetzt den Kern unberücksichtigt gelassen, müssen

aber sein Schicksal jetzt kennen lernen. Zunächst schwindet im Kern das periphere Chromatinstück, später die kleine Kugel, so dass schliesslich nur der eine Körper übrig bleibt. In Folge der Streckung der ganzen Zelle nimmt auch der Kern eine längliche Gestalt an (Fig. 42, 43), zugleich wird das Kernbläschen undeutlicher. (in Fig. 43 konnte es nur an einer Zelle nachgewiesen werden, welche an der betreffenden Stelle zerrissen war).

Im weiteren Verlauf lagert sich der Zellkern dem Centralfaden parallel, um schliesslich, nachdem das Kernbläschen geschwunden ist, ganz mit ihm zu verschmelzen, und zwar in der Nähe des einen Endes. Gerade in diesem Stadium erscheint der Centralfaden überaus blass, das ganze Bild ist nicht leicht zu beobachten, doch lassen die Bilder keinen Zweifel an der Richtigkeit der Auffassung. Im weiteren Verlauf erscheint der Kern als ein Theil des Centralfadens, streckt sich mit ihm etc. Damit ist die Entwicklung innerhalb der Hoden im Ganzen abgeschlossen. Es erfolgt allerdings noch eine fortgesetzte Streckung, welche die Länge des Samenfadens vervielfacht, doch sind mit dieser Streckung keine wesentlichen Veränderungen im Aufbau verbunden.

Nur auf zwei Punkte will ich noch aufmerksam machen. Am Kopfende des Samenfadens erscheint anfangs undeutlich durch eine halsartige Einschnürung, später deutlich durch eine Furche ein kurzes Stück abgetrennt (Fig. 48). Das Stück weist durch Lage und Gestalt eine grosse Aehnlichkeit mit dem Kern bei *Pontocypris* auf, eine Aehnlichkeit die noch dadurch gesteigert wird, dass sich das Stück häufig intensiver färbt als der übrige Centralfaden, so dass ich lange Zeit glaubte, hier den Kern vor mir zu haben. Dass die Aehnlichkeit mit *Pontocypris* nur eine zufällige, äusserliche ist, dass das Gebilde nichts mit dem Kern zu thun hat, erhellt zur Genüge aus dem Gesagten. Das weitere Schicksal dieses kopfartig abgesetzten Stückes kenne ich nicht, am reifen Samenfaden finden wir es nicht wieder.

Zur Zeit, wo der Kern mit dem Centralfaden verschmilzt, erscheint der letztere überaus blass, während der weiteren Streckung nimmt er an Intensität der Färbung zu, färbt sich schliesslich so intensiv, dass es nur nach sehr starkem Auswaschen und bei sorgfältiger Untersuchung gelingt, den Kern nachzuweisen. Die Färbung ist so stark, dass STUHLMANN den ganzen Centralfaden als Kern ansprach. („Sie sind nur ein Band, durch welches sich der Kern als Faden der Länge nach hindurchzieht“, l. c. p. 560). In der That unterscheidet sich die Art der Reaction in nichts von dem, was wir

gemeinhin als Kernfärbung bezeichnen, wenn es auch, wie gesagt, gelingt, den Kern nachzuweisen. Die intensive Färbung verliert sich erst zur Zeit, wo die Samenfäden ihre volle Länge erreicht haben. Es lässt sich das nicht mit Sicherheit nachweisen, da es nicht gelingt, aus dem Gewirr einzelne Samenfäden zu isoliren und zu messen, doch finden wir ähnliche Verhältnisse bei *Pontocypris* wieder, wo indessen nicht lediglich der Centralfaden, sondern der ganze Samenfaden sich ziemlich intensiv färbt. Hier, wo nun alle Spermatozoen eines Hodenschlauchs gleich lang sind, wo die Länge des Hodenschlauchs die Länge der Samenfäden anzeigt, da lässt sich feststellen, dass die intensive Färbung des ganzen Samenfadens wenigstens annähernd mit dem Zeitpunkt schwindet, wo der Samenfaden aufhört zu wachsen. (Eine ähnliche Beobachtung finde ich bei LA VALETTE a. a. O.). Die Thatsache, dass die lebhaft wachsende Zelle sich lebhaft färbt, die intensive Färbung mit dem Aufhören des Wachstums schwindet, scheint einige Beobachtung zu verdienen.

Im ganzen Vas deferens erscheint der Centralfaden wieder ganz blass, der Kern leicht erkennbar, und gelingt es leicht, ihn an zur Entleerung reifen Samenfäden nachzuweisen (Fig. 49). Er bildet hier, wie der ganze Centralfaden, eine flache Spirale.

Noch einige Worte über die analogen Vorgänge bei den anderen Süßwassercypriden. Bei *Cypris compressa* ist der Ausgangspunkt der gleiche wie bei *Cypris dispar*, eine Zelle mit bläschenförmigem Kern, welcher drei Chromatinstücke enthält, und mit zwei Nebenkernen; die Chromatinstücke haben ähnliche Gestalt wie bei *Cypris dispar*. Ebenso bei *Candona*, wo wir aber nur einen Nebenkern finden (Fig. 37). Aehnlich wie *Candona* dürfte sich *Notodromas* verhalten, doch ist es mir hier nie gelungen, gute Bilder zu erhalten, den Nebenkern deutlich zu sehen, was jedenfalls an der Conservirung lag.

Bevor wir weiter gehen, will ich zunächst die Ansichten ZENKER'S und STUHLMANN'S über diesen Theil der Spermatogenese erwähnen. ZENKER (l. c. p. 52, 53) hat die erste Anlage des Samenfadens gesehen, seine Figur 5, Taf. XXXIII entspricht etwa unserer Figur 42, er hat aber, was wohl zu verzeihen, den Kern übersehen, hat andererseits die beiden Streifen zu beiden Seiten des Centralfadens für hinter einander liegende Theile desselben Bandes gehalten. Das Band soll sich noch weiter innerhalb der Zelle aufrollen; geht es 3—4mal um die Peripherie herum, so zerplatzt die Zelle, und ihre Wandung wird allmählich in der Ernährungsflüssigkeit der Zoospermien aufgelöst. —

Es ist schwer zu entscheiden, was für Formen ZENKER bei dieser Beschreibung vorgelegen haben.

STUHLMANN'S Ansichten über den Verlauf der Spermatogenese lassen sich nicht kurz referiren, ein Referat wäre ohne Wiedergabe der Figuren kaum verständlich, man mag deshalb entschuldigen, wenn ich hier nicht weiter auf dieselben eingehe. Den Grund für einige Irrthümer STUHLMANN'S glaube ich oben bereits gezeigt zu haben, ganz allgemein kann man wohl sagen, dass die Arbeit an der Schwierigkeit einer geeigneten Conservirung gescheitert ist, resp. dass STUHLMANN auf nicht gut conservirtes Material angewiesen war, welches ausserdem noch einer Art angehörte, die zur Untersuchung wenig geeignet ist (*Notodromas*). So kommt es, dass er bei der eigentlichen Spermatogenese den Kern anscheinend stets übersehen hat, und so konnte er zu Resultaten kommen, welche durchaus von den hier niedergelegten abweichen, welche die Spermatogenese der Ostracoden als eine Reihe von Vorgängen ohne Analogon in der Spermatogenese der Arthropoden erscheinen liessen.

### Die Umkehrung der Samenfäden.

Wir sahen, dass bei *Pontocypris* die Spermatozoen im Hoden in verschiedener, im Endtheil des Vas deferens in gleicher Weise angeordnet sind, die Umkehrung erfolgt, so glaubten wir annehmen zu dürfen, durch Eintritt in den Blindschlauch. Auch bei *Cypris dispar* sind die Spermatozoen im Hoden in verschiedener, im Endtheil des Vas deferens in gleicher Weise angeordnet, auch ein Blindschlauch ist vorhanden. Hat derselbe gleiche Function wie bei *Pontocypris*? STUHLMANN hat bereits festgestellt, dass die Spermatozoen durch den Eintritt in den Blindschlauch eine Umkehrung erfahren, doch sollen alle Spermatozoen in den Blindschlauch eintreten, alle umgekehrt werden (l. c. p. 547). Der erste Theil dieser Annahme folgt mit Nothwendigkeit aus der ganzen Art und Weise, wie die Spermatozoen wandern, aus dem Eintritt in den Blindschlauch überhaupt; auch der zweite Theil, der mit Rücksicht auf das Verhalten von *Pontocypris* besondere Beachtung verdient, ist richtig. Schon die Art der Verbindung zwischen Blindschlauch und Vas deferens (Fig. 6, Taf. XXXII), die Thatsache, dass der Blindschlauch die directe Verlängerung sowohl des zuleitenden als ableitenden Theils bildet, dass zuleitender und ableitender Schlauch fast parallel mit einander verlaufen, würde ein Vorbeigleiten am Blindschlauch geradezu unmöglich machen; die Samenfäden, welche nicht in den Blindschlauch eintreten, müssten sich

mit ihrer Spitze geradezu rückwärts wenden. Eine solche Art des Wanderns ist an sich überaus unwahrscheinlich. Fände sie dennoch statt, so müsste sich das bei der Untersuchung der Vereinigungsstelle von Vas deferens und Blindschlauch nachweisen lassen, doch treten bei allen darauf untersuchten Präparaten alle Samenfäden erst in den Blindschlauch ein, keines macht die geforderte scharfe Knickung. Auch der Einwand ist hinfällig, dass eine directe Wanderung mit Uebergehen des Blindschlauchs nur periodisch stattfindet, sich so der Beobachtung entziehe, da die Wanderung der Spermatozoen hier ganz continuirlich erfolgt.

Können wir nach dem Gesagten den Blindschlauch nicht für eine partielle Umordnung der Samenfäden verantwortlich machen, so muss die Umordnung an anderer Stelle erfolgen. Da weiter die Samenfäden bereits alle in gleicher Weise angeordnet in den Blindschlauch eintreten, und zwar mit dem Schwanzende voran, so muss die Umordnung zwischen Blindschlauch und Hoden erfolgen. Augenscheinlich erfolgt sie in der in Fig. 10 gezeichneten birnförmigen Erweiterung des Vas deferens (Fig. 6 B). Da die Samenfäden von der Seite eintreten, so werden sie nicht gleich den Ausgang finden, sich dort aufknäulen müssen, und ist die betreffende Blase fast stets von knäueiförmig aufgerollten Samenfäden erfüllt. Der Ausgang der Blase ist sehr eng, die Wände sind dort verdickt, treten stellenweise lippenartig vor. Ich denke, der Schluss liegt nahe, dass die Samenfäden nur dann den Weg aus der Blase herausfinden, wenn das spitze Schwanzende vorausgeht, so dass auf diese Weise die gleiche Anordnung aller Samenfäden bewirkt wird.

Ebenso wie *Cypris dispar* verhalten sich die anderen Süßwasser-cypriden, einschliesslich *Cypris compressa*, bei der die Lage des Blindschlauchs die gleiche wie bei *Cypris dispar*, bei der auch eine birnförmige Erweiterung im Vas deferens vorhanden ist. Diese Art, welche sich in mancher Beziehung enger an *Pontocypris* anschliesst, würde sich in dieser Hinsicht ganz verhalten wie die anderen Süßwassercypriden. Ich glaube daraus weiter schliessen zu dürfen, dass die Entleerung der Hoden bei *Cypris compressa* allmählich erfolgt, nicht mit einem Male wie bei *Pontocypris*, da sonst dieser Modus der Umkehrung nicht durchführbar wäre.

Einige interessante Gesichtspunkte ergeben sich aus dem Vergleich mit *Pontocypris*. Zunächst liegt die Annahme nahe, dass der Blindschlauch ursprünglich bei allen Cypriden, resp. bei der Stammform aller Cypriden, die Bedeutung hatte, eine Umkehrung eines Theils

der Samenfäden zu bewirken, wie wir das heute noch bei *Pontocypris* finden. Vielleicht in Folge einer Lageveränderung des Blindschlauchs, die ihn zu dieser Function ungeeignet machte, verlor er diese Bedeutung, es mussten alle Samenfäden in ihn eintreten, sich alle umkehren. An seine Stelle trat (war schon früher getreten, bevor die Veränderung der Lage erfolgte?) eine andere Vorrichtung für die partielle Umkehrung.

Das, denke ich, ist die einfachste Erklärung für das Vorhandensein des Blindschlauchs bei den Süßwassercypriden.

Im engsten Zusammenhang mit dem verschiedenen Modus der Umkehrung steht die Beschaffenheit der Samenfäden, wenn sie den Hoden verlassen. Bei den Süßwassercypriden sind dieselben schlaff, weich, sehr wenig elastisch, und das erscheint nothwendig, damit sich der Samenfaden in der birnförmigen Erweiterung aufrollen kann; bei *Pontocypris* sind sie ziemlich steif, anscheinend bereits ebenso steif wie im Endtheil des Vas deferens, ein ähnliches Aufrollen wäre hier ganz unmöglich (man vergleiche das verschiedene Verhalten der Samenfäden beim Zerreißen des Zelleibs). In Folge dessen muss der Samenfaden der Süßwassercypriden im Vas deferens erstarken, muss dort steif und elastisch werden, und diesem Zweck (abgesehen von der Bildung der Hülle, vergleiche weiter unten) dienen die eigenthümlichen Zellen, welche die Wandung des Vas deferens jenseits des Blindschlauchs auskleiden. Bei *Pontocypris*, wo der Samenfaden nicht starrer zu werden braucht, auch seine Hülle bereits im Hoden abgeschieden hat, bedarf es keiner Zufuhr von Substanz, die betreffenden Zellen sind überflüssig, und in der That fehlen sie durchaus.

Noch einen weiteren Unterschied will ich hier erwähnen. Bei allen Süßwassercypriden wird der Samenfaden länger als der Hoden, er muss sich krümmen, um im Hoden Platz zu finden (Fig. 9); bei *Pontocypris* erleidet der Samenfaden höchstens eine geringe Knickung, stets entspricht die Länge des Hodens der Länge der Samenfäden. Bei Arten von *Pontocypris* mit sehr langen Samenfäden findet entweder eine spirale Aufrollung der Hoden in der hinteren Hälfte statt, oder der Hoden wächst an der ventralen Seite der Schale hin bis zum vorderen Körperende, wo er sich schliesslich noch spiralig aufrollt (Fig. 4, Taf. XXXII; es ist nicht mit Sicherheit zu erkennen, wie viel Windungen ein Hodenschlauch hier noch macht, doch scheinen es 3 oder 4 zu sein). Eine solche Ausdehnung der Hoden wäre aber kaum möglich, wenn der Hoden einen nach oben offenen Bogen bildete, er wird dann keinen Platz finden, würde bei der Streckung mit Keimlager und

Ausführungsgang in Collision gerathen; sie ist nur möglich, so lange der Hoden einen nach unten offenen Bogen bildet. Deshalb erscheint es bemerkenswerth, dass bei allen Cypriden mit partieller Umkehrung der Samenfäden durch den Blindschlauch, die Hoden nach unten offene Bogen bilden (ich kenne aus dieser Gruppe nur die Gattung *Pontocypris*, andere marine Gattungen dürften sich anschliessen), dass bei allen Cypriden mit partieller Umkehrung der Samenfäden zwischen Hoden und Blindschlauch, also bei allen Süßwassercypriden, denen sich die marine Gattung *Paracypris* anschliessen dürfte, die Hoden wenigstens zum Theil nach oben offene Bogen bilden. *Cypris compressa* und *ovum* mit ihren zum Theil nach oben, zum Theil nach unten gebogenen Hoden stehen, wie auch in anderer Beziehung, in der Mitte zwischen beiden Gruppen.

Schliesslich könnte man noch annehmen, dass eine Anhäufung von Mutterzellen im Hoden, wie sie bei *Notodromas* etc. vorhanden ist, unvereinbar mit den Verhältnissen sei, wie wir sie bei *Pontocypris* im Zusammenhang mit der Steifheit der Samenfäden finden (Veränderlichkeit des Volums etc.), dass eine solche Anhäufung erst stattfinden konnte, nachdem die Spermatozoen biegsam geworden.

Es sind eine ganze Reihe von Verschiedenheiten, die wir glaubten mit dem verschiedenen Modus der partiellen Umkehrung in Zusammenhang bringen zu können. Verschiedene Elasticität der Samenfäden beim Verlassen der Hoden, Reifung der Mutterzellen. Freilich ist der Zusammenhang zwischen diesen Verschiedenheiten nicht etwa in der Weise aufzufassen, als hätte die eine Veränderung die andere nothwendig zur Folge gehabt, sondern in der, dass die eine Veränderung erfolgen musste, bevor die andere eintreten konnte, und zwar erscheint die geringere Elasticität als Ausgangspunkt.

### Die Veränderungen der Samenfäden im Vas deferens.

Das geeignetste Object für das Studium der Veränderungen, welche die Samenfäden im Vas deferens durchlaufen, bietet *Candona*, weil hier alle Theile stärker entwickelt, alle Elemente leichter gesondert zu erkennen sind. Alle Untersuchungen sind, soweit es nicht ausdrücklich anders bemerkt ist, an frischem Material ausgeführt; präparirt wurde in einer Lösung von Na Cl von 0,6 %; häufig wurden die Objecte in verdünntes Glycerin mit Gentianaviolett eingelegt.

Jenseits des Blindschlauchs bieten die Samenfäden anfangs annähernd dasselbe Aussehen dar wie in den Hoden, sie sind vor allem



noch nicht gedreht. Sie setzen sich zusammen aus folgenden Elementen (Fig. 50): 1) dem Centralfaden *Cf*, 2) dem contractilen Band *cB* und 3) den zwei Spiralbändern *Spb*. Der Centralfaden ist stark lichtbrechend, durchzieht den Samenfaden in ganzer Länge. Das contractile Band liegt dem Centralfaden dicht an. Es weist eine eigenthümliche Structur auf, besteht aus zwei Reihen stark lichtbrechender Punkte, die bei hoher Einstellung hell, bei tiefer Einstellung dunkel erscheinen. Das contractile Band reicht nur bis zum Beginn des Schwanztheils. Es färbt sich mit Gentianaviolett ziemlich intensiv, was Centralfäden und Spiralbänder nicht thun. Den Nachweis, dass das contractile Band seinen Namen mit Recht führt, werden wir später liefern. Was die begleitenden Spiralbänder betrifft, so kann man über Zahl und Beschaffenheit derselben in Zweifel sein. Neben Präparaten, in denen wir, wie im gezeichneten, 2 Säume die centralen Gebilde begleiten sehen, finden wir solche mit 4 oder 5 Linien, welche zum Theil blass, zum Theil deutlich, zum Theil gestreckt, zum Theil vielfach gefaltet sind. Es handelt sich hier unzweifelhaft um Kunstproducte, die einzelnen Linien stellen die Ränder der abgelösten Spiralbänder dar. Vollständige Sicherheit über die Zahl der begleitenden Bänder liefern uns Samenfäden mit noch nicht vollendeter Torsion (Fig. 53), an denen wir sehr deutlich zwei gesonderte breite Ränder die centralen Gebilde umziehen sehen. Besonders deutlich wird das Bild, wo der Samenfaden zum Theil in seine Elemente aufgelöst ist. Am Schwanztheil erscheinen die Spiralbänder zarter, schmaler, sie sind aber noch in ganzer Länge nachweisbar.

Wie geht aus dieser Form die definitive, spiralgedrehte hervor? Wie kommt die Spiraldrehung zu Stande? Ich will, bevor ich versuche, eine Antwort auf diese Frage zu geben, die Samenfäden in dem Stadium beschreiben, welches der Bildung einer Hülle vorausgeht, in der Entwicklung der Samenfäden einen gewissen Abschluss bezeichnet.

Wir finden in diesem Stadium (Fig. 55, 56, 52) das centrale Gebilde umzogen von vier Linien, welche den Gedanken nahe legen, dass wir es mit vier Spiralbändern zu thun haben. Wie dieses Bild aufzufassen ist, lehrt ein Vergleich mit älteren Stadien (Fig. 53). Augenscheinlich haben sich die Spiralbänder dicht neben einander gelegt, so dass die benachbarten Ränder als einzige Linie erscheinen, welche in der Profilansicht des Bandes ihre Fortsetzung finden; so entsteht täuschend das Bild von vier gesonderten Linien.

Das centrale Achsengebilde besteht aus einer schwach lichtbrechenden, mit Gentianaviolett ziemlich intensiv färbbaren Grundsub-

stanz, *cB*, augenscheinlich hervorgegangen aus dem contractilen Band, und einer in dieselbe eingesenkten, kaum merkbar über dieselbe hervorragenden stärker lichtbrechenden, wenig färbbaren Spirale, dem Centralfaden. Da, wo die Spiralbänder aufhören, also an der Grenze von Kopf und Schwanz, hört die Grundsubstanz ebenfalls auf, der Centralfaden verliert seine spirale Drehung, setzt sich gestreckt fort.

Wir sind damit schon zum Schwanztheil übergegangen, den wir noch kurz beschreiben wollen. Derselbe (Fig. 52) besteht aus dem gestreckten Centralfaden; um denselben schlingen sich am Ende in loser Windung zwei Spiralbänder. Das eine derselben hört nach wenigen Windungen plötzlich auf, das andere umzieht in sich immer enger anlegenden Windungen den Centralfaden. Bald werden die Windungen undeutlich; sie sind an gefärbten und in verdünntem Glycerin liegenden Samenfäden noch auf 0,08—0,13 mm, an trocken liegenden auf 0,19—0,27 mm zu erkennen, dann hört auch dieses Spiraland auf, der Centralfaden erscheint auf eine Entfernung von 0,38—0,43 mm ganz isolirt, bis an der Grenze von Kopftheil und Schwanztheil beide Spiralbänder plötzlich wieder erscheinen.

Was die Uebergangsformen zwischen dieser und der in Fig. 50 gezeichneten Form betrifft, so unterscheiden sie sich durch weitere und losere Windungen der Spiralbänder, denen losere Windungen des Centralfadens entsprechen. Die Spiralbänder haben sich noch nicht dicht an einander gelegt, erscheinen noch deutlich als gesonderte Bänder mit blassen Rändern. Dabei zeigen die Bänder, wenn wir am Faden aufsteigen, nicht gleichen Abstand von einander, sondern abwechselnd grösseren und kleineren, was darauf hinweisen würde, dass die Bänder ursprünglich nicht genau an gegenüberliegenden Seiten des centralen Achsengebildes befestigt waren.

Zwischen Fig. 53 und Fig. 55 habe ich noch verschiedene Uebergangsformen beobachtet, zwischen Fig. 50 und Fig. 53 fehlen mir dieselben, vermuthlich werden diese Stadien ziemlich rasch durchlaufen.

Ich will im Anschluss an diese Beschreibungen noch einige Maasse geben, wobei ich als Einheit den Theilstrich des Micrometers bei SEIBERT, System IV (= 0,027) zu Grunde lege.

	Kopf	Schwanz	Summa
Samenfaden, ungedreht	26	13	39
	25	12	37
Uebergangsstadium	19	?	?

	Kopf	Schwanz	Summa
Drehung vollendet	15	22	37
	15	24	39
	14	20	34
	13,5	23	36,5
	15	26	41

Zu diesen Maassen sei noch folgendes bemerkt: es gelingt ziemlich selten, nicht gedrehte Samenfäden so weit zu isoliren, dass man sie vom einen bis zum anderen Ende mit Sicherheit verfolgen kann. Sind sie einigermaassen isolirt, so sind sie noch nicht gestreckt, bilden meist ein wirres Knäuel, und nur selten liegt ein Samenfaden leidlich günstig für eine Messung, doch bleibt diese Messung wegen der mancherlei Krümmungen immer einigermaassen ungenau. Den Schwanztheil konnte ich noch an sechs weiteren Individuen messen, stets mit gleichem Resultat.

Die Uebergangsformen sind fast noch schwerer zu isoliren als die ungedrehten; ich konnte nur ein einziges Mal einen Kopf messen. Auch das in Fig. 55 gezeichnete Endstadium zu isoliren, gelingt nicht leicht, nur die erste der angeführten Zahlen stammt von einem solchen Samenfaden; die anderen stammen von solchen, welche bereits von einer Hülle umschlossen waren, wie sie aus dem Endtheil des Vas deferens (vor dem Ductus ejaculatorius) überaus leicht zu isoliren, auch leicht zu messen sind. Da die Bildung der Hülle die Länge der einzelnen Theile sicher nur sehr wenig ändert (wahrscheinlich gar nicht), so können wir die fraglichen Zahlen ruhig mit verwerthen.

Was beim Ueberblicken der gegebenen Zahlen sofort auffällt, ist die starke Verkürzung des Kopfes; die Gesamtlänge ist die gleiche geblieben, der Schwanz hat entsprechend an Länge zugenommen. Derjenige Theil, der bei der Verkürzung des Kopfes wirklich kürzer geworden, ist augenscheinlich das contractile Band, bei den Spiralbändern ist die Verkürzung ausgeglichen durch die spirale Drehung, der Centalfaden hat überhaupt kaum an Länge verloren, da die Gesamtlänge des Samenfadens die gleiche geblieben.

Versuchen wir jetzt eine Antwort auf die oben aufgeworfene Frage: wie kommt die Spiraldrehung zu Stande? so muss die Antwort lauten: durch Contraction, und zwar durch Contraction des contractilen Bandes. Setzen wir den Fall, dass von drei neben einander liegenden, in ganzer Länge an den

Rändern mit einander verbundenen Bändern sich das mittlere contractirt, so wird der Erfolg nach den besonderen Bedingungen ein verschiedener sein. Leisten beide seitlichen Bänder gleichen Widerstand, so werden sich beide, bei einem gewissen Verhältniss zwischen Contraction und Widerstand, falten, gleichgültig, ob das Ganze frei beweglich ist oder, wie es hier der Fall, durch irgend welche Führung an einer Krümmung verhindert wird. Leisten beide seitlichen Bänder der Contraction ungleichen Widerstand, so wird sich das Ganze, wenn es frei liegt, schneckenförmig krümmen oder, wenn es an der Krümmung verhindert wird, zur Schraube zusammenziehen, so dass die äusseren Bänder das innere contractirte spiralg umziehen (immer ganz bestimmte Verhältnisse zwischen Contraction und Widerstand vorausgesetzt). Der letztere Fall ist ganz genau der unsrige, und es erübrigt nur, zu zeigen, welche Rolle die einzelnen Theile spielen.

Das contractile Band würde natürlich die Rolle übernehmen müssen, die Contraction zu bewirken, und wir müssen nur nachweisen, dass es seinen Namen mit Recht führt. Ich will zum Beweis folgende Beobachtung anführen: an einem noch frischen, ungedrehten, zerrissenen Samenfaden sah ich, wie sich das Band unter meinen Augen verkürzte; während es anfangs in gleicher Linie mit den abgelösten Stümpfen der Spiralbänder endigte, wurde es nach wenigen Minuten deutlich von den letzteren überragt. Dabei änderte es seine Structur, die stark lichtbrechenden Punkte wurden feiner, zahlreicher.

Dass die beiden Spiralbänder die Rolle der seitlichen begleitenden Bänder übernehmen, ist klar; nachzuweisen bleibt nur, dass der Widerstand, den sie einer Contraction entgegenstellen, nicht auf beiden Seiten gleich ist. In dieser Beziehung ist zunächst zu erwähnen, dass, wie oben wahrscheinlich gemacht, die Spiralbänder nicht genau an gegenüberliegenden Punkten des contractilen Bandes befestigt sind, der Samenfaden (ganz abgesehen vom Centalfaden) nicht streng symmetrisch gebaut ist (vergl. Fig. 53). Beachtung verdient hier weiter die Anordnung der Spiralbänder am Schwanzende. Ich denke mir dieselbe in folgender Weise zu Stande gekommen: beide Bänder sind an beiden Enden fest mit dem Centalfaden verbunden. Erfolgt nun am Kopfteil die Contraction und in ihrem Gefolge die spirale Drehung, so werden, da sich der Centalfaden nicht mit verkürzt, die Spiralbänder am Schwanzende entweder zerreißen müssen oder sich dehnen. Während nun das eine Spiralband sehr bald zerreisst, dehnt sich das andere sehr bedeutend, wobei es immer zarter wird, sich dem Central-

faden immer fester anlegt, bis es schliesslich auch zerreisst. So spricht die Beschaffenheit des Schwanzendes deutlich genug für eine Verschiedenheit der beiden Spiralbänder.

Was schliesslich die Führung anbelangt, welche ein Krümmen, ein schneckenförmiges Aufrollen des ganzen Gebildes verhindern soll, so dachte ich eine Zeit lang an das Vas deferens, welches als Röhre den sich contrahirenden Samenfaden umschliesst; augenscheinlich würde aber diese Führung nicht genügen, vielmehr übernimmt der Centralfaden diese Rolle. Ich machte schon oben darauf aufmerksam, dass der gesammte Samenfaden bei der Contraction kaum kürzer wird, was der Kopf an Länge verliert, gewinnt der Schwanz; das heisst mit anderen Worten weiter nichts, als dass contractiles Band und Spiralbänder am Centralfaden herableiten. Andererseits ist der Centralfaden so steif, dass er sehr wohl geeignet ist, eine Krümmung zu verhindern, die Führung zu besorgen. Immerhin ist er nicht ganz starr, und auch das scheint von Wichtigkeit. Da er nicht central liegt, vielmehr zwischen contractilem Band und einem Spiralsband, oder wenigstens seitlich am contractilen Band, so wird bei der Contraction eines von beiden nachgeben, eines sich um das andere schlingen müssen. Wie aus Fig. 53 ersichtlich, geben beide Theile etwas nach, doch streckt sich der Centralfaden, sobald er in Folge fortgesetzter Contraction aus seiner Zwangslage befreit wird, stets sofort, weshalb er im ganzen Verlauf des Schwanzes ganz geradegestreckt erscheint. Selbstverständlich muss die Krümmung, die er innerhalb des Kopfes erleidet, sich als eine Verkürzung des ganzen Samenfadens geltend machen, doch ist diese Verkürzung zu gering, als dass sie nachweisbar wäre. Für einen derartigen Nachweis sind einmal die Messungen nicht genau genug, vor allem aber ist die Länge der Samenfäden nicht hinreichend constant.

Noch eine Frage will ich versuchen zu beantworten. Wodurch wird das Aufhören der Contraction bestimmt? Anfangs findet sich zwischen den Spiralbändern ein Zwischenraum; in dem Maasse, als die Contraction fortschreitet, nähern sich die Bänder, um sich schliesslich mit ihren Bändern zu berühren. Augenscheinlich wird mit dem Augenblick der Widerstand, den die Contraction findet, ein sehr viel grösserer. Möglich, dass sie noch kurze Zeit fortdauert und so ein Emporwölben der Ränder bewirkt, jedenfalls muss der Widerstand jetzt sehr rasch wachsen, dadurch der Contraction eine Grenze gesetzt werden, ohne dass deshalb die Contractionsfähigkeit erschöpft zu sein braucht.

Ich will schliesslich noch einige Thatsachen erwähnen, welche geeignet sind, die hier vorgetragenen Anschauungen zu stützen. Befreien wir bei einem frisch getödteten Thier die ungedrehten Samenfäden aus dem Blindschlauch, so krümmen sich dieselben zum Bogen, zu einer Schneckenlinie, die indessen nie mehr als einen Umlauf hat. Die Thatsache erklärt sich leicht aus dem Gesagten, wenn wir berücksichtigen, dass der Centrifaden hier noch nicht so steif ist, einer Krümmung nicht genügenden Widerstand bietet. Derselbe erstarkt erst im weiteren Verlauf des Vas deferens, eine Thatsache, auf deren Bedeutung wir bereits oben aufmerksam machten.

Hier will ich ferner erwähnen, dass sich auch bei *Notodromas* eine unsymmetrische Anordnung der Spiralbänder nachweisen lässt (Fig. 60); eine ungleiche Ausbildung der Bänder war auch sehr deutlich bei *Pontocypris*. Auch eine Zunahme des Schwanzes auf Kosten des Kopfes konnten wir bei *Notodromas* nachweisen.

Ganz allgemein scheint eine verschiedene Befestigung der Bänder am Schwanztheil, doch dürfte der gewöhnliche Fall der sein, dass nur eines der beiden Spiralbänder am Schwanzende fest mit dem Centrifaden verbunden ist, welches sich dann zu einer sehr weit gedehnten, zarten Spinale auszieht, während das andere ungehindert am Centrifaden herabgleitet.

Wir wenden uns zur Bildung einer Hülle. Nachdem die Contraction vollendet ist (Fig. 55), was ungefähr in der Mitte zwischen Blindschlauch und Ductus ejaculatorius erfolgt, beginnt die Bildung einer Hülle. Zunächst erscheint der vorher scharf contourirte Samenfaden, der ein sehr klares Bild bot, undeutlich contourirt, von den Windungen ist kaum noch etwas zu erkennen, das ganze Bild ist sehr undeutlich, es erscheint unmöglich, dasselbe durch eine Zeichnung zu veranschaulichen. Im weiteren Verlauf wird das Bild wieder schärfer, und ein zum Entleeren reifer Samenfaden bietet etwa das Bild wie in Fig. 57, doch müssten auch hier alle Linien verschwommener erscheinen. Die Zickzacklinien, welche die gleichzeitig sichtbaren oberen und unteren Ränder der Spiralbänder repräsentiren, müssten hell auf dunklerem Grund gezeichnet sein. Wie es kommt, dass diese Linien in der Mitte unterbrochen sind, vermag ich nicht zu entscheiden. Man muss dafür die eigenthümlichen Lichtbrechungsverhältnisse des Samenfadens selbst und der Hülle verantwortlich machen. Wie bekannt, rührt diese Veränderung des Bildes von der Bildung einer Hülle her; woher stammt aber diese Hülle? ZENKER lässt dieselbe aus dem Secret der Schleimdrüse entstehen, welches gleichzeitig mit den Samen-

fäden entleert wird (l. c. p. 54). STUHLMANN vermuthet (l. c. p. 549), dass es sich um ein Secret handle, welches das Vas deferens abscheide. Die letzte Antwort erscheint ganz selbstverständlich mit Rücksicht auf die die Wandungen des Vas deferens bekleidenden Zellen, welche augenscheinlich secretorische Function haben. Doch sollten uns die Resultate, die wir bei *Pontocypris* gefunden haben, vorsichtig machen. Dort wurde die Hülle vom Samenfaden selbst gebildet, und es erscheint einigermaassen unwahrscheinlich, dass homologe Gebilde, mit denen wir es doch unzweifelhaft zu thun haben, auf so verschiedene Weise entstehen. Die Gründe, die mich zu der Annahme bestimmen, dass die Entstehung die gleiche wie bei *Pontocypris*, sind ähnliche wie bei dieser Art; es handelt sich darum, nachzuweisen, dass die Hülle nicht den ganzen Samenfaden überzieht, sondern nur einen Theil desselben.

Die abgeworfenen Hüllen im Receptaculum seminis, welche bekanntlich ein sehr treues Bild des Samenfadens liefern, reichen stets nur bis zur Grenze von Kopf und Schwanz, resp. einem Punkt dicht hinter derselben; nie finden wir eine Hülle, an der ein grösseres Stück vom Schwanz erhalten wäre. Nun könnte man annehmen, dass die Hülle stets an dieser Stelle zerreisst. Der einfachste Weg zur Entscheidung der Alternative: abgerissen oder begrenzt abgeschieden, wäre natürlich der, nachzusehen, wie weit die Hülle reicht. So leicht indessen das Vorhandensein einer Hülle am Kopftheil zu erkennen ist, da hier die complicirte Structur undeutlich wird, so schwierig scheint das am Schwanztheil, da hier keine complicirte Structur zu verwischen ist. Von einem Wahrnehmen der Hülle als äussere Contour, welche nur bis zu einem gewissen Punkt reicht, kann keine Rede sein, und so erscheint die Thatsache, dass wir am Schwanz keine Hülle entdecken können, werthlos. Freilich könnte man geltend machen, dass eine Hülle, wenn sie vorhanden, wenigstens am Ende des Schwanzes, wo derselbe von zwei Spiralbändern umgeben ist, nachweisbar sein müsste. Dass sie dort fehlt, könnte man schon als verhängnissvoll für die Annahme einer Abscheidung von aussen betrachten. Doch lässt sich der Nachweis, dass die Hülle wirklich nicht weiter reicht als bis zur Grenze von Schwanz und Kopf, noch auf andere Weise führen.

An frischen Präparaten färbt sich der Centralfaden mit Gentianaviolett sehr wenig. An stark macerirten Präparaten färbt er sich sehr intensiv, doch beschränkt sich die Färbung auf eine oberflächliche Schicht, nach deren Entfernung man auf den ungefärbten Centralfaden



stösst. Augenscheinlich ist eine oberflächliche Schicht durch die Maceration derart verändert (gequollen?), dass sie zu intensiver Aufnahme von Farbstoff geeignet ist. Die intensive Färbung oder die Wirkung der Maceration reicht nun an umhüllten Samenfäden genau bis zur Grenze der Hülle, jenseits derselben hat die dichte Hülle den Samenfaden fast vollständig gegen Veränderung geschützt, er färbt sich nur schwach mit Gentianaviolett (Fig. 54). Ich halte es damit für bewiesen, dass die Hülle nicht weiter reicht, sowie weiter, dass die Hülle vom Samenfaden selbst gebildet wird, nicht von den Wandungen des Vas deferens einfach abgeschieden wird.

Eine andere Frage ist die, ob die Hülle überall vom Samenfaden selbst gebildet wird. Ich will, um wenigstens auf die Möglichkeit der anderen Art der Bildung hinzuweisen, die Verhältnisse besprechen, wie wir sie bei *Notodromas* finden. Hier zeigen die abgestreiften Hüllen, dass auch der Schwanz umhüllt gewesen ist. Nie besitzen die entsprechenden Hüllen die volle Länge des Schwanzes, doch sind sie sehr verschieden lang, sind augenscheinlich an sehr verschiedenen Stellen abgerissen, und es ist mir hier wahrscheinlich, dass der ganze Samenfaden, einschliesslich des Schwanzes, umhüllt wird. Dies Vorkommen lässt wenigstens die Annahme zu, dass hier die Hülle von aussen her den Samenfaden umfließt, doch ist auch die andere Art der Bildung nicht ausgeschlossen. So gut wie bei *Pontocypris* ein Theil des Kopfes, bei *Candona* der ganze Kopf, so könnte ja hier der ganze Samenfaden eine Hülle ausscheiden. Freilich bei *Candona* und *Pontocypris* sind es augenscheinlich die Spiralbänder, welche die Hülle abscheiden, ebenso bei *Notodromas* am Kopf, am Schwanz müsste der Centralfaden diese Rolle übernehmen, und darin könnte man einen Grund gegen die Annahme einer Abscheidung von Seiten des Samenfadens finden. Andererseits muss es unwahrscheinlich erscheinen, dass gleichwerthige Gebilde auf so verschiedenem Wege gebildet werden, doch könnte man sich über die letztere Schwierigkeit durch folgende Annahme hinweghelfen: bei *Candona* ist es das Secret der Wandungen des Vas deferens, welches zunächst vom Samenfaden aufgenommen, vielleicht auch chemisch verändert, dann wieder als Hülle abgeschieden wird; bei *Notodromas* würde dieser Weg abgekürzt, das Secret wird nicht erst aufgenommen, sondern bildet direct die Hülle.

Einen entscheidenden Grund für die eine oder andere Ansicht finde ich nicht, muss mich deshalb damit begnügen, auf die Möglichkeit einer Umhüllung von aussen hingewiesen zu haben.

Ueber die Samenfäden von *Candona* im Receptaculum seminis ist wenig zu sagen. Wir finden sie zum Theil noch in der Form wieder, die sie vor dem Eintritt in den Ductus ejaculatorius besaßen. Bei anderen ist das Bild ein sehr unklares, verworrenes, was wahrscheinlich auf einer Lösung der Hülle von dem Samenfaden beruht, doch geht diese Form nicht nothwendig einer vollständigen Lösung voraus, wie man an z. Th. von ihrer Hülle befreiten Samenfäden sehen kann. Schliesslich finden wir Samenfäden, die z. Th. aus ihrer Hülle befreit sind, wo dann der befreite Theil das gleiche Bild gewährt wie vor der Bildung einer Hülle. Ganz von der Hülle befreite Samenfäden habe ich im Receptaculum seminis nie finden können. Die Hülle wird anscheinend stets in der Richtung nach dem Kopfende hin abgestreift, wobei natürlich der ganze Kopf das kurze, enge Stück, welches den Anfangstheil des Schwanzes umgab, passiren muss. Die abgeworfene Hülle (Fig. 58) bietet das Bild von vier parallelen Schraubenlinien, welches in ganz entsprechender Weise zu Stande kommt, wie das für den ganzen Samenfaden geschildert wurde.

Was die bekannte Bewegung der Spiralbänder betrifft, so habe ich dieselbe nur an umhüllten Samenfäden beobachten können. Sie besteht in Wellen, welche gewöhnlich von der Grenze zwischen Kopf und Schwanz, selten von einem anderen Punkt beginnen und anscheinend stets in der Richtung vom Schwanz zum Kopf verlaufen. Anfangs sind die Wellen einzeln, um sich dann in so kurzen Zwischenräumen zu folgen, dass die Bänder in ganzer Länge in schwingender Bewegung sind. Wir kommen auf Ursprung und Bedeutung dieser Bewegung bei Besprechung von *Notodromas* zurück.

### *Notodromas monacha.*

Die Samenfäden eignen sich viel weniger zur Untersuchung als die von *Candona*, alle Theile habe ich überhaupt nicht nachweisen können, doch zweifle ich nicht daran, dass die Zusammensetzung die gleiche ist wie bei *Candona*.

Das Stadium mit loser Aufrollung der Bänder oder beginnender Contraction habe ich hier verschiedenfach beobachtet (Fig. 60), doch konnte ich an denselben kein centrales Gebilde erkennen. Wie aus der Figur ersichtlich, sind hier, wie bei *Candona*, die Abstände der Bänder nicht gleich. Zwischen dem umgedrehten und dem in Fig. 60 dargestellten Samenfaden konnte ich noch ein Uebergangsstadium mit sehr losen Windungen beobachten, doch habe ich mir

über den Verlauf der Bänder keine ganz klare Vorstellung bilden können.

Die Form, welche der Bildung der Hülle direct vorausgeht, bietet ein Bild, dessen genaue Auffassung ebenso viele Schwierigkeiten bereitet wie seine Deutung. Wir erblicken da (Fig. 61) zwei Reihen von parallelen, hellen, in der Figur dunkel gezeichneten Linien, welche sich schneiden. Jede Linie des einen Systems setzt sich scheinbar in eine des anderen Systems fort, während sie zwei Linien schneidet. Es entstehen so drei parallele Zickzacklinien. Es scheint unmöglich, dieses Bild mit der Vorstellung von zwei um das centrale Gebilde geschlungenen Bändern in Einklang zu bringen, auch wenn man vier Linien, repräsentirt durch die Ränder der nicht vollständig genäherten Bänder, zu Hülfe nimmt; die Figur scheint deutlich für das Vorhandensein von drei Bändern zu sprechen. Trotzdem sind es in Wirklichkeit vier Linien, welche den Centralfaden umziehen, wie das aus dem Bau der Samenfäden unzweifelhaft hervorgeht, wie man das auch mit Sicherheit an solchen Samenfäden feststellen kann, bei denen nicht alle Linien gleich stark ausgeprägt sind. Vermuthlich entsprechen zwei der Linien den Rändern, zwei den Mittellinien der Bänder. Wie das fragliche Bild zu Stande kommt, kann ich nicht sagen, man muss dafür die eigenthümlichen Lichtbrechungsverhältnisse der Samenfäden verantwortlich machen.

Was die Bildung der Hülle anbetrifft, so beobachten wir zunächst, ganz wie bei *Candona*, ein Stadium, in welchem die Umrissform durchaus verschwommen sind. Das Stadium, in welchem die Ueberführung in das Receptaculum seminis erfolgt, unterscheidet sich wesentlich von dem betreffenden bei *Candona*. Zunächst erscheinen die Ränder nicht geschwungen oder gewellt, sondern gerade, was sich aus der abweichenden Gestaltung der Spiralbänder erklärt (Fig. 53 und 60). Von dem Verlauf der Spiralbänder bemerken wir an ganz frischen Präparaten bei schwacher Vergrößerung (SEIBERT IV) weiter nichts als eine helle Wellenlinie auf dunklem Grund (Fig. 62). Dieselbe stellt die eine Trennungslinie zwischen beiden Spiralbändern dar. Bei stärkerer Vergrößerung bleibt bei manchen Samenfäden das Bild unverändert, bei anderen erscheint mehr oder weniger deutlich eine zweite, die erste schneidende Wellenlinie — die andere Trennungslinie. Schliesslich können wir an manchen Samenfäden zwischen beiden Systemen die oben erwähnte Mittellinie der Spiralbänder erkennen, doch stets viel blasser als an den nicht umhüllten, wo sie von den Rändern nicht zu unterscheiden waren. Zweierlei scheint dabei bemerkenswerth, ein-

mal das verschiedene Verhalten der Trennungslinien, weiter die auffällige Veränderung, welche in dem ganzen Bild durch die Bildung der Hülle bewirkt wird (vergl. Fig. 61 und 62). Dass diese Veränderung des Bildes nicht durch eine Veränderung in der Lage der Bänder bewirkt wird (obwohl eine geringe Veränderung in der Lage der Bänder keineswegs ausgeschlossen ist), bedarf keines Beweises.

Im Receptaculum seminis bieten die Samenfäden zunächst das Bild, wie wir es eben beschrieben, darauf, nach Abwerfen der Hülle, wieder das in Fig. 61 dargestellte. Gewöhnlich sind fast sämtliche Samenfäden von ihrer Hülle befreit. Das Abwerfen der Hülle geschieht in umgekehrter Richtung wie bei *Candona*, also derart, dass die Hülle über den Schwanz hin abgestreift wird, was unzweifelhaft damit im Zusammenhang steht, dass ein längeres Schwanzstück vorhanden ist, welches mit über den Kopf gestreift werden müsste, was kaum möglich. An den abgeworfenen Hüllen erkennen wir leicht zwei den Rändern der Spiralbänder entsprechende Zickzacklinien (Fig. 63); dieselben sind nicht gleich stark, was wohl die deutlichere Ausprägung der einen Linie (Fig. 62) bei umhüllten Samenfäden erklärt.

Die Bewegung der Samenfäden ist eine ganz andere als bei *Candona*. Zunächst schlagen dieselben bisweilen hin und her, schlängeln sich in grossen Bogen, doch scheint diese Bewegung unabhängig von der gleich zu erwähnenden zu sein. Um die andere Art der Bewegung zu beschreiben, will ich zunächst an eine jedem geläufige Erscheinung erinnern. Wenn wir eine frei hängende, unten beschwerte Schnur stark über ihre Ruhelage hinaus zusammendrehen, so dreht sie sich, sobald der Zwang aufhört, mit zunehmender Geschwindigkeit in entgegengesetzter Richtung auf, überschreitet die Gleichgewichtslage, kehrt, bei einer gewissen Grenze angekommen, um, um wieder die Gleichgewichtslage zu überschreiten, wobei die Zahl der Drehung mit jedem Male kleiner wird. Diese Art von Pendelbewegung ist von einer abwechselnden Verkürzung und Verlängerung der Schnur begleitet. Ist die Schnur nicht genügend belastet, so windet sich bei starkem Zusammendrehen die Schnur um sich selbst.

Ich müsste, wollte ich die Bewegung der Samenfäden von *Notodromas* beschreiben, die obige Beschreibung fast Wort für Wort wiederholen. Das abwechselnde Drehen nach rechts und links, die damit verbundene Verkürzung und Verlängerung, das Kleinerwerden der Schwingungen, das Zusammendrehen der Samenfäden mit sich selbst, das alles ist hier überaus deutlich zu beobachten. Freilich werden wir es niemals mit einer Schnur von ähnlicher Elasticität zu thun

haben. So erklärt es sich, dass das Abnehmen der Schwingungen viel langsamer erfolgt oder, mit anderen Worten, das Hin- und Herpendeln verhältnissmässig länger dauert. Weiter verharrt ein Samenfaden, der sich mit sich selbst zusammengedreht hat, nicht in der Lage, wie es eine Schnur thun würde, sondern die Verschlingung löst sich wieder, um sich auf's neue zu schlingen. Das sind Differenzen, die sich aus der Verschiedenartigkeit des Materials, aus der grossen Elasticität der Samenfäden erklären. Die Uebereinstimmung ist deshalb nicht weniger auffallend.

Diese weitgehende Uebereinstimmung zwingt zur Annahme, dass der Samenfaden, bevor er seine Bewegung beginnt, sich in einer ähnlichen Spannung oder Zwangslage befindet wie ein stark zusammengedrehter Faden. Woher rührt aber diese Zwangslage? Ich will hier eine Hypothese über Ursprung und Bedeutung geben, überlasse es den Lesern, sich ein Urtheil über die Berechtigung derselben zu bilden.

Die Hypothese lautet. Die im Vas deferens abgeschiedene Hülle schrumpft, contrahirt sich, bringt dadurch den Samenfaden in eine Zwangslage. Nachdem der Zusammenhang gelockert ist, was vermuthlich beim Passiren der sehr engen Narbe des Ductus ejaculatorius erfolgt, führt die Spannung zunächst zu einem Abstreifen der Hülle. Damit ist aber die Spannung nicht vollständig ausgeglichen, der Druck, welchen das prall mit Samenfäden gefüllte Receptaculum seminis sowie die umgebende Körpermusculatur ausüben, halten den Samenfaden in seiner Zwangslage fest, aus der er sich erst befreien kann, wenn er das Receptaculum seminis verlässt. Dabei kommt ihm aber gerade die Spannung zu Statten. Die Bewegungen, welche er in Folge der Spannung ausführt, dienen ihm als Beförderungsmittel durch den langen Ausführungsgang, ermöglichen ihm noch das Eindringen in das Ei, und darin sehe ich die eigentliche Bedeutung des ganzen Vorgangs.

Ich will noch einige Gründe anführen, welche geeignet scheinen, die Hypothese zu stützen. Was zunächst die Contraction der Hülle anbetrifft, so erinnere ich an *Pontocypris*, wo sich eine sehr weitgehende Contraction der Hülle direct beobachten liess. Auch bei *Notodromas* erscheint die Hülle zunächst viel umfangreicher, umgiebt als lose Masse den Samenfaden, dessen Structur sie ganz verwischt. Später umhüllt sie ihn dicht, worauf seine Structur wieder deutlich wird. Das eine lässt sich also auch hier direct beobachten, dass nämlich die Masse der Hülle schrumpft. Nun ist es sehr wohl denkbar,

dass eine solche Schrumpfung den Samenfaden einengt (was bei *Candona* direct nachweisbar ist), auch dass das Resultat des Zusammen-drückens ein engeres Anziehen der Schraubenwindungen ist, ist sehr wohl denkbar. Leider lässt sich aber gerade dieser Punkt nicht direct durch die Beobachtung bestätigen. Ein Versuch, die Breite der einzelnen Windungen direct zu messen, erweist sich als aussichtslos. Eine Differenz in der Gesamtlänge des Kopfes, als des zusammengepressten Theiles, wäre vielleicht nachweisbar, doch ist dabei die Variabilität in der Gesamtlänge der Samenfäden störend.

Die weitere Annahme, dass Hülle und Samenfaden zunächst sehr fest mit einander verbunden sind, dass dieser Zusammenhang erst beim Passiren des Ductus ejaculatorius gelockert wird, scheint geeignet, die merkwürdige Thatsache zu erklären, dass die Samenfäden im Vas deferens keinerlei Bewegungen ausführen.

Für die Behauptung schliesslich, dass auch nach dem Abstreifen der Hülle der Samenfaden in einer Zwangslage sich befindet, scheint das oben geschilderte Verhalten der Samenfäden deutlich genug zu sprechen. Uebrigens führen auch bereits im Receptaculum seminis, sobald man dasselbe isolirt hat, die Samenfäden Bewegungen aus, wenn auch, in Folge des geringen Spielraums, wenig ergiebige. Augenscheinlich befinden sie sich in Folge der Isolirung des Receptaculum seminis unter geringerem Druck, vermögen sich wenigstens zum Theil aus ihrer Zwangslage zu befreien.

Schliesslich will ich eine Thatsache nicht verschweigen, welche allerdings wenig im Einklang mit der gegebenen Hypothese steht. Zerreisst man das Receptaculum seminis, so beginnen die meisten Samenfäden sofort ihre Bewegung, einzelne aber verharren noch kürzere oder längere Zeit in Ruhe, bevor sie beginnen, um dann die Bewegung in der beschriebenen Weise zu Ende zu führen. Nach irgend einem Hinderniss, welches vor Beginn der Bewegung beseitigt würde, sieht man sich vergeblich um. Während so die ganze Bewegung den Eindruck einer von aussen aufgezwungenen macht, scheint doch für die Auslösung der Bewegung die eigene Initiative bestimmend.

Wie verhält sich *Candona*, passt ihr Verhalten zu der hier gegebenen Hypothese? Eine Thatsache lässt sich hier direct beobachten, die nämlich, dass durch Bildung, resp. Schrumpfung der Hülle die Samenfäden zusammengepresst werden. Man vergleiche nur Fig. 55 und 57, sowie in Fig. 59 den umschlossenen und den befreiten Theil. Man sieht in letzterer Figur den Samenfaden so zu sagen aus der Hülle



herausquellen, die Spiralbänder erscheinen viel voluminöser, nachdem sie die Hülle verlassen. Hier erfolgt die Zusammenpressung des Samenfadens in ganz anderer Weise, als wir es für *Notodromas* annehmen. Dort wurde die ganze Spirale zusammengezogen, hier werden die Bänder zusammengepresst. Der Unterschied liegt direct in der Gestalt des Samenfadens begründet; bei *Notodromas* sind es flache Bänder, die dem centralen Achsengebilde dicht anliegen, bei *Candona* erscheinen die Bänder in der Mitte emporgewölbt. Möglich, dass die Bänder hier nur an den Rändern aufliegen, sich in der Mitte frei abheben, die Wölbung einer Höhlung entspricht, möglich aber auch, dass die Bänder in der Mitte so viel dicker sind als am Rand. Die erstere Annahme würde die Thatsache des Zusammenpressens einfach erklären, die indessen auch bei der zweiten verständlich erscheint.

Wie der Samenfaden hier dem durch die Contraction der Hülle ausgeübten Druck in anderer Weise nachgiebt, so ist auch die Art und Weise der Befreiung eine andere. Hier schlüpft zunächst ein winziges Stückchen des Spiralbandes aus der umgebenden Hülle, die entstandene Lücke wird durch ein nachrückendes Stück ausgefüllt, und so fort, die Lücke läuft als Welle über das ganze Spiralband; jeder Welle entspricht ein winziges, aus der Hülle geschlüpfes Stück des Spiralbandes. Dass hier keine Spannung zurückbleiben wird, nachdem der Samenfaden einmal die Hülle verlassen hat, dass der Druck der umgebenden Samenfäden einen vollständigen Ausgleich der Spannung nicht verhindern kann, liegt auf der Hand. So stimmt es vollständig zu unserer Auffassung, wenn wir an den aus ihrer Hülle befreiten Samenfäden jede Bewegung vermissen. Lässt sich einer derartigen Bewegung irgend welche Bedeutung für die Beförderung der Samenfäden aus dem Receptaculum seminis zuschreiben? Man könnte annehmen, dass es nur dann den Samenfäden gelingt, aus der Hülle herauszuschlüpfen, wenn sie sich bereits mit der Schwanzspitze im Ausführungsgang des Vas deferens befinden; das Ausschlüpfen aus der zwischen den übrigen Samenfäden fixirten Hülle wäre dann gleichbedeutend mit einer Fortbewegung im Ausführungsgang. Das Beförderungsmittel wäre wohl kein so ergiebiges wie bei *Notodromas*, es würde den Samenfaden nicht weiter im Ausführungsgang befördern, als er selbst lang ist.

Leider fand ich zur Zeit, als ich mir diese Frage gestellt hatte, keine Gelegenheit mehr, die Annahme durch Untersuchung an frischem



Material zu bestätigen, da im Herbst bei *Candona* die Männchen verschwinden; an conservirtem Material will eine Untersuchung nicht glücken.

Uebrigens erhält die ziemlich auffallende Thatsache, dass wir im Receptaculum seminis nie vollständig von ihrer Hülle befreite Samenfäden finden, in der fraglichen Annahme ihre einfachste Erklärung.

Schliesslich sei nochmals auf das Verhalten von *Pontocypris* hingewiesen. Dass hier die Gestaltung der Hülle nicht geeignet ist, die Samenfäden irgendwie in Spannung zu erhalten, liegt auf der Hand, und in der That fehlt hier den Samenfäden jede Bewegung. Wie hier die Beförderung der Samenfäden erfolgt, ist eine Frage, auf die ich die Antwort schuldig bleiben muss.

---

### Literarisches.

ZENKER (l. c. p. 53 ff., Taf. IIB) scheint, nach den Figuren zu urtheilen, im Ganzen eine richtige Vorstellung von der Zusammensetzung der Samenfäden gehabt zu haben. Er erkannte, dass sich die Achse aus zwei Stücken zusammensetzt, scheint auch zwei Spiralbänder angenommen zu haben, doch spricht er sich nirgends klar darüber aus. Seine Vorstellung von der Gestaltung der einzelnen Theile, besonders der Spiralbänder war eine wenig zutreffende. Die Spiraldrehung soll durch Thätigkeit der Spiralbänder zu Stande kommen, welche den Centrifaden herumdrillen, sich um ihn schlingen. Die Hülle wird bei der Begattung von dem Secret der gleichzeitig entleerten Schleimdrüse (in Wirklichkeit Ductus ejaculatorius) gebildet. ZENKER hat zuerst die Wellenbewegung der Spiralbänder gesehen (richtiger MAX SCHULTZE, der ihn darauf aufmerksam machte). Die Bewegung soll zu einem Abwerfen der Hülle führen.

Nach STUHLMANN (p. 561 f.) besteht der Samenfaden aus dem Centrifaden, dessen Zusammensetzung aus zwei Fäden einmal beobachtet wurde, und zwei um denselben geschlungenen Spiralbändern. Dazu kommt dann noch ein Spiralsaum, der auf den hinteren Theil der Fäden beschränkt ist (nach unserer Auffassung die schmale Fortsetzung der Spiralbänder auf den Schwanz). Ausserdem kommt noch ein Spiralfaden (oder identisch mit dem Spiralsaum?) vor. Was damit gemeint ist, kann ich nicht entscheiden, ich habe das Gebilde nie gefunden. Die Bewegung, welche zur Spiraldrehung führt, scheint durch

den erwähnten Spiralsaum hervorgerufen zu werden. Die Windungen sollen von der Spitze des Spermatozoons nach hinten fortschreiten; während vorn schon eine ziemlich dichte Drehung zu sehen ist, ist dieselbe hinten noch ziemlich weit, eine Beobachtung, die ich nicht bestätigen kann. Die Hülle entsteht vielleicht in den Schlingen des Vas deferens, vielleicht erst im Ductus ejaculatorius. Ihre Bedeutung besteht vermuthlich darin, die Bewegung während der Uebertragung zu hindern, da sie dieselbe erschweren würde.

In Bezug auf letztere Hypothese will ich nur daran erinnern, dass die Samenfäden im Vas deferens nie eine Spur von Bewegung zeigen, obwohl sie, soweit wir zu erkennen vermögen, reif sind, und obwohl sie der Hülle entbehren.

### Rückblick.

Die Resultate der Untersuchung lassen sich etwa in folgenden Sätzen zusammenfassen.

Das Keimlager befindet sich an der Vereinigungsstelle der vier Hodenschläuche, welche letztere unter dem Druck der heranwachsenden Mutterzellen und Samenfäden entstehen. Die Reifungsstätte der Mutterzellen liegt in der Mitte der Hodenschläuche (*Pontocypris*) oder an ihrem Ende (Süsswassercypriden).

Die Einwanderung der Mutterzellen erfolgt entweder in der Weise, dass sich Zufuhr und Verbrauch annähernd das Gleichgewicht halten, in welchem Fall ein Hodenschlauch stets nur Samenfäden von gleichem Alter und Mutterzellen von nur zwei oder drei verschiedenen Grössen enthält (*Pontocypris*, *Cypris compressa*), oder es findet eine starke Einwanderung von Mutterzellen während der Jugend, vor Beginn der Bildung von Spermatozoen statt, doch hört mit diesem Zeitpunkt die Einwanderung nicht auf. Die Mutterzellen nehmen von vorn nach hinten an Grösse ab, entsprechend erfolgt die Umwandlung der Mutterzellen in Spermatozoen, von vorn nach hinten fortschreitend. Bei den betreffenden Arten finden wir stets Samenfäden und Mutterzellen in sehr verschiedenem Alter, von sehr verschiedener Grösse. So bei *Cypris dispar*, *Candona*, *Notodromas*.

Die Zahl der Mutterzellen, welche mit einem Male sich theilen, schwankt bei *Pontocypris sp.* zwischen 3 und 9, bei *Cypris*

*compressa* zwischen 3 und 8, bei den anderen untersuchten Arten ist sie constant, und zwar *Cypris dispar* 2, *Notodromas* und *Candona* 4. Jede Mutterzelle liefert 4 Spermazellen, ausnahmsweise nur 3 oder 2.

Die eigentliche Spermatogenese schliesst sich eng an die anderer Arthropoden an. Ein oder zwei Nebenkern bilden ein Schwanzstück, das ganz ausnahmsweise lange weiterwächst und sehr complicirt gebaut ist; der Kern lagert sich entweder ganz dem Ende des so entstandenen Körpers (*Pontocypris*) oder in der Nähe des einen Endes (Süsswassercypriden) dem Centralfaden an. Der aus dem Nebekern hervorgegangene Theil, den wir in toto als Schwanz zu bezeichnen hätten, gliedert sich in einen breiteren und in einen schmälern Theil, die wir als Kopf und Schwanz bezeichnen.

Da die Samenfäden im Hoden verschieden angeordnet sind, da weiter die complicirten Apparate der Ausführungswege eine gleiche Anordnung aller Samenfäden fordern, so muss eine Umkehrung eines Theils der Samenfäden erfolgen. Bei *Pontocypris* wird diese theilweise Umkehrung in der Weise bewirkt, dass nur diejenigen Samenfäden, welche mit dem Schwanzende vorausgehen, in einen Blindschlauch eintreten, den sie natürlich mit dem Kopfende voran wieder verlassen. Bei den Süsswassercypriden treten alle Samenfäden in den Blindschlauch ein, alle werden dort umgekehrt, die partielle Umkehrung wird hier bewirkt in einer birnförmigen Erweiterung des Vas deferens, welche zwischen Hoden und Blindschlauch liegt.

#### Zustandekommen der Spiraldrehung.

Der Samenfaden besteht aus dem Centralfaden und drei neben einander liegenden, in ganzer Länge mit einander verbundenen Bändern, von welchen letzteren das mittlere contractil ist. Eine Contraction dieses Bandes bewirkt die spirale Drehung, wobei der Centralfaden als Leitstange dient, welche ein schneckenförmiges Aufrollen verhindert, während die seitlichen Spiralbänder durch unsymmetrische Anheftung und ungleiche Beschaffenheit für eine Verschiedenheit der seitlichen Widerstände sorgen.

Die Hülle wird bei einigen Arten (*Pontocypris*, *Candona*) vom Samenfaden selbst abgeschieden, während bei anderen Arten (*Cypris*, *Notodromas*) die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass die Hülle von den Wandungen des Vas deferens abgeschieden wird, die Spermatozoen von aussen umhüllt.

## Bedeutung der Hülle.

In einem Falle wenigstens können wir mit Sicherheit nachweisen, dass sich die Hülle contrahirt, und zwar sehr stark (*Pontocypris*); eine geringere Contraction findet sich wahrscheinlich auch bei den Süßwassercypriden, und es dürfte die Bewegung der Samenfäden auf eine Spannung oder Zwangslage zurückzuführen sein, in der sie sich in Folge der Contraction der Hülle befanden. Die Spannung, resp. die Bewegungen, welche der Samenfaden in Folge der Spannung ausübt, dient vielleicht als Beförderungsmittel beim Verlassen des Receptaculum seminis.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Prisma gezeichnet, und zwar mit folgenden Systemen: SEIBERT I, II, IV, V, VII; ist die Zeichnung nachträglich verkleinert, so ist das durch einen beigetzten Bruch angezeigt.

#### Abkürzungen.

<i>B</i> Birnförmige Erweiterung.	<i>M r</i> Mutterzellen in Rückbildung.
<i>Bs</i> Blindschlauch.	<i>N</i> Nebenkern.
<i>cB</i> Contractiles Band.	<i>S</i> Samenfaden.
<i>Cf</i> Centrifaden.	<i>Sb</i> Spiralband.
<i>e Z</i> einwandernde Zelle.	<i>T</i> Hoden.
<i>Kl</i> Keimlager.	<i>T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub></i> erster, zweiter Hoden, von oben gezählt.
<i>K</i> Kern.	<i>Vd</i> Vas deferens.
<i>M</i> Mutterzelle.	
<i>M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub></i> etc. Mutterzellen erster, zweiter Ordnung.	

#### Tafel XXXII.

Fig. 1—3. *Pontocypris* sp.

Fig. 1. Hoden (IV, Osmiumsäure).

Fig. 2. Keimlager und Anfang der Hodenschläuche (kochendes Wasser, VII,  $\frac{2}{3}$ ).

Fig. 2a. Einwandernde Zellen (heisses Sublimat, VII).

Fig. 3. Hodenschlauch nach vollzogener erster Theilung der Mutterzellen (V).

Fig. 4. *Pontocypris*, andere Species, Schale mit dem stark verlängerten Hoden (Sublimat, II).

Fig. 5—7. *Cypris dispar*.

Fig. 5. Vereinigungsstelle der Hodenschläuche (Pikrinsalpetersäure, IV).

Fig. 6. Schale mit dem Hoden und dem Anfangstheil des Vas deferens. Die Pfeile sollen die Art und Weise characterisiren, wie die Sper-

matozoen wandern, und zwar bedeutet das dicke Ende den Kopf, das dünne Ende den Schwanz (Pikrinsalpetersäure, I).

Fig. 7. Ende eines Hodenschlauchs (Pikrinsalpetersäure, IV).

Fig. 8, 9. *Cypris compressa* (Aether).

Fig. 8. Stück des Keimlagers mit zwei anhaftenden Hodenschläuchen (V,  $\frac{2}{3}$ ).

Fig. 9. Zwei Hodenschläuche (V,  $\frac{2}{3}$ ).

Fig. 10, 11. *Cypris dispar*.

Fig. 10. Birnförmige Erweiterung des Vas deferens (Pikrinsalpetersäure, IV,  $\frac{2}{3}$ ).

Fig. 11 a, b, c. Einwandernde Mutterzellen (Aether, VII).

a Anfangstheil, b Mitte, c Endtheil des Hodenschlauchs.

Fig. 11 d. Junge Mutterzellen aus dem Endtheil des Hodenschlauchs (Aether, VII).

Fig. 12. *Notodromas monacha*, einwandernde Zellen (Aether, VII).

#### Tafel XXXIII.

Fig. 13—34. *Pontocypris* sp., 13—23 VII, 13—17 heisse concentrirte Sublimatlösung, 18 Osmiumsäure, 19, 20 heisses Sublimat, 21—23 Osmiumsäure, 24 V, heisses Sublimat, 25—27 VII.

Fig. 25. Kopfende von 24 stärker vergrößert.

Fig. 26. Kopfende eines Samenfadens von 0,16 mm Länge. Osmiumsäure.

Fig. 27. Dasselbe von einem fast ausgewachsenen Samenfaden von 0,57 mm Länge.

Fig. 28. Samenfaden reif zum Verlassen der Hoden (heisses Wasser, IV). 28 a, b. Anfang und Ende des umhüllten Theiles VII.

Fig. 29—34. Der umhüllte Theil von Samenfäden aus dem Vas deferens, nach frischen Präparaten. 29, 30 V; 31 VII  $\frac{1}{2}$ ; 32 VII. 33 gefärbt mit Hämatoxylin, V.

Fig. 34. Samenfaden reif zum Entleeren. a Kopf, b Schwanz mit Hülle.

Fig. 35. *Cypris dispar*, Mutterzelle, der Theilung nah. Alk. absol., VII  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 36. *Cypris compressa*, ebenso. VII. Aether.

Fig. 37. *Candona*, junge Spermazelle. VII  $\frac{1}{2}$ . Aether.

Fig. 38—49. *Cypris dispar*, Aether. 38—43 VII  $\frac{1}{2}$ , 44—49 VII. 38—42 die ganze Spermazelle, 43—46, 48 das Kopfende; 47 Stück aus der Mitte mit anhaftenden Protoplasmatropfen.

Fig. 49. Samenfaden, reif zur Entleerung, Kopfende mit Kern.

Fig. 50—59. *Candona*.

- Fig. 50. Stück an der Grenze von Kopf und Schwanz von einem ungedrehten Samenfaden. VII  $\frac{1}{2}$ , frisches Präparat.
- Fig. 51. Contractiles Band. VII, frisches Präparat.
- Fig. 52. Schwanzende mit Gentianaviol. gefärbt. VII  $\frac{1}{2}$ .
- Fig. 53. Stück des Samenfadens mit noch nicht vollendeter Drehung. VII.
- Fig. 54. Achsengebilde von der Grenze von Kopf und Schwanz. Macerationspräparat, Gentianaviolett. VII.
- Fig. 55. Stück aus dem Kopf eines Samenfadens. VII.
- Fig. 56. Grenze von Kopf und Schwanz. VII.
- Fig. 57. Stück aus dem Kopf eines umhüllten Samenfadens. VII.
- Fig. 58. Abgeworfene Hülle. VII.
- Fig. 59. Samenfaden, zum Theil aus der Hülle geschlüpft.
- Fig. 60—63. *Notodromas monacha*, frische Präparate. VII.
- Fig. 60. Samenfaden mit noch nicht vollendeter Torsion.
- Fig. 61. Samenfaden vor beginnender Bildung der Hülle.
- Fig. 62. Umhüllter Samenfaden.
- Fig. 63. Abgeworfene Hülle.
-



## Morphological Studies.

### Nr. 3. The Nature of the Teeth of the Marsipobranch Fishes<sup>1)</sup>.

By

**J. Beard, Ph. D., B. Sc.,**

Zoologist to the Scottish Fishery Board, University of Edinburgh.

(Aus dem Anatomischen Institut zu Freiburg i./Br.).

---

With Plates XXXIV—XXXV.

#### Introduction.

Wherever one turns for information as to the nature of the teeth of the Marsipobranch fishes the only answer met with is that they possess horny teeth. And, as the morphologist attaches no particular importance to the possession of horny teeth, — for horn is a structure which can be developed in very various situations on the body surface, — one finds that no one has thought it worth while to investigate the Marsipobranch teeth more closely.

WIEDERSHEIM, in the last edition of his „Lehrbuch“ — a book which represents the latest phases in our knowledge of Vertebrate anatomy — writes on p. 483: „Ich werde ganz absehen von den Hornzähnen, beziehungsweise Hornscheiden, wie wir sie schon anlässlich der Betrachtung des Kopfskeletes bei Cyclostomen, Amphibien, Schildkröten, Vögeln und Schnabelthieren kennen gelernt haben. Alle diese Bildungen sind — darauf weisen jene Fälle hin, wo sich,

---

1) Being a small appendix to Prof. HUXLEY's memoir „On the nature of the craniofacial apparatus of the Marsipobranch Fishes“.

wie wir dies bei *Trionyx* gesehen haben, in embryonaler Zeit noch echte Zähne anlegen — im Sinne einer regressiven Metamorphose aufzufassen.“

For all the groups WIEDERSHEIM mentions, except one, most zoologists would find little difficulty in accepting this dictum. But the true gnathostomatous nature of the Marsipobranchs has been disputed by men of such high scientific rank as Profs. BALFOUR, HAECKEL and GEGENBAUR; and the horny teeth are regarded by them as formations with no relationships to true teeth. The facts to be here recorded modify their conclusions, and lend support to the views so long upheld by Profs. DOHRN and HUXLEY (4, p. 34).

At about the time I discovered the true teeth of *Myxine*, POULTON (17) had found teeth in young *Ornithorhynchus*. It is known that the horny teeth of Amphibian larvae are secondary developments. *Acipenser* possesses teeth in the larval stages (13). The whalebone whales also are furnished with teeth in the foetal condition, and the earliest birds are also known to have had teeth.

So now one may confidently assume that teeth are characteristic of all Vertebrates above the Marsipobranchs. Nor need the assertion stop here, but must be made to include the Myxinoids, and most probably the more degenerated Petromyzontidae.

### Historical.

This section need not detain us long, for very little is known about the teeth of the group.

To go no further back than J. MÜLLER (15, p. 84); in his beautiful researches one finds the statement that the teeth of the Cyclostomata are horny, and beyond this only the topography of the teeth in the mouth is mentioned.

F. E. SCHULZE (18, p. 310, Tf. 17, Fig. 10) examined the teeth of *Petromyzon fluviatilis*, and described correctly the simple horny plates, showing that they rest on a slight dermal papilla, and fit into special epidermal depressions at the base of the papilla.

LANGERHANS (14, p. 39) in a very valuable paper on the anatomy of the freshwater *Petromyzon* could naturally only confirm SCHULZE's results regarding the teeth.

C. S. TOMES (21, p. 153) speaks of the horny teeth of the Cyclostomata, and points out how entirely different they are to the teeth of the rest of the Vertebrata.

And finally Prof. W. K. PARKER (16, p. 398) in his beautiful monograph on the skull of the Marsipobranch fishes mentions very briefly the bright yellow horny teeth of the Myxinoids.

So far as the Myxinoids are concerned, as will be seen in the sequel, the negative results of all observers regarding the presence of true teeth have arisen solely because no one has made microscopical sections of them.

It is no easy matter to make decent sections through the head of *Myxine*, and to obtain sections of *Bdellostoma* teeth one must employ special methods, for the horn of those teeth will turn the edge of any razor in existence.

### The horny teeth of *Petromyzon planeri*.

The teeth of this species are the simplest, and as F. E. SCHULZE (18, p. 310) shewed they consist of simple horny plates resting on a slight dermal papilla, and arising from a special groove at the base of the papilla. I have figured such a tooth in longitudinal section in fig. 11. The figure shews that the groove in which the tooth rests is a horn-producing organ (*hg*).

In some of the teeth (and this is represented in the particular figure), one sees traces of a second horny plate below the first in the deeper layers of the epidermis. This second plate appears to be a reserve tooth. The only other point to be noticed is that the teeth of *P. planeri* are very small.

At no time in the life-history of *Petromyzon planeri* are real teeth developed. I have studied their earliest development during the metamorphosis or shortly after, and shall for the sake of comparison with the Myxinoids first describe it after I have given the account of their teeth.

### The horny teeth of *Petromyzon marinus*.

We have seen above that a reserve tooth may be sometimes formed beneath the functional tooth of *Petromyzon planeri*: the presence of such reserve teeth becomes the rule in the marine form. Indeed, one may almost describe the teeth of the latter as compound. Each and every tooth of this form is made up of three horny cones, one above the other like a nest of Chinese bones. This arrangement is figured in diagrammatic section in fig. 12.

Prof. HOWES tells me he has known of this peculiarity of the teeth of *Petromyzon marinus* for some time. The marine *Petromyzon*

is a large animal, and its teeth are also of fair size. Probably they are rapidly used up, and hence must be re-formed so rapidly that one always finds three cones to each cusp.

There are no points of much morphological interest in the teeth of *P. marinus*, and except that the biting surface is horn, they possess no points in common with the true teeth of *Myxine* and *Bdellostoma*.

---

### The teeth of the Myxinoids.

The differences obtaining between the teeth of *Myxine* and those of *Bdellostoma* are so slight, that there would be no particular advantage in giving full and separate descriptions of each. The most striking difference is the much greater size of those of *Bdellostoma*; the latter are also better developed histologically. While the median tooth of *Bdellostoma* has a length of from five to six millimetres, that of *Myxine* only measures one or two millimetre. The same proportion also holds for the lingual teeth of the two genera.

The arrangement of the teeth in the mouth has been described by JOHANNES MÜLLER (15, pp. 78, 79, more fully p. 120). It need hardly be remarked that his account is perfectly correct.

In both forms there is a large median tooth on the gum, not very far within the oral cavity, and there are two rows of teeth on the tongue, the lingual teeth. In *Myxine* there are eight teeth in the first lingual row, and eight or nine in the second. *Bdellostoma* has more: either eleven (*B. hexatrema*), or twelve (*B. heterotrema*)<sup>1)</sup> (15, p. 79). This shows that the forms with the most gill clefts have also most teeth, and, a priori, points out that we have a gradual degeneration in the teeth from *B. heterotrema* to the Petromyzonidae. It will be worth while to quote in full what JOHANNES MÜLLER has to say about the teeth, more especially as his account is the fullest we possess: and, so far as it goes, it is exceedingly good.

He devotes an entire „Capitel“ to these structures and writes as follows (15, p. 120).

„Die Zähne der Bdellostomen und Myxinen gleichen im Allgemeinen denen der Petromyzen, sie sind hornartig, hohl, nur sind sie

---

1) According to Dr. GÜNTHER there is but one species of *Bdellostoma*. The species distinguished by MÜLLER are merely varieties.

viel härter und spitziger. Der schalige Zahn sitzt auf seiner Matrix auf. Bei *Bdellostoma* und *Myxine* sind die Zähne von gleicher Bildung. Unter dem vorderen Ende der Gaumenleisten liegt ein einfacher nach hinten gekrümmter Zahn (Taf. I c, Taf. III, Fig. 6), nicht auf dem Knochen selbst, sondern auf einer halbweichen Matrix befestigt. Man unterscheidet an dem Zahne die hohle, wulstartige, breitere Basis und den conischen, nach hinten gekrümmten, ebenfalls hohlen Haken. Die breitere Basis ist von dem Conus des Zahnes abgesetzt. Die Matrix ist ein linsenförmiger, oben nämlich und unten erhabener, ziemlich weicher Körper, auf der Mitte ihrer unteren Fläche erhebt sich der weiche Kern des Zahns, der Form des letzteren analog, nur weniger spitz. Die Matrix des Gaumenzahns liegt unter der vorderen Commissur der Gaumenleisten auf einer festen fibrösen Platte angewachsen. Diese Platte ist durch feste fibröse Haut vorn und hinten befestigt: vorn an das hintere Ende des Schnauzenknochens, hinten durch eine fibröse Haut, die zu der Commissur der Gaumenleisten in die Höhe geht (Taf. IV, Fig. 11). Der Rand der Matrix verbindet sich mit der fibrösen Platte zu einem Saum, der mehr der fibrösen Platte angehört und sich um die Basis des Zahns als Zahnfleisch dicht anlegt, und fast eine Scheide um die Basis des Zahns bildet. Diese Scheide ist von der Schleimhaut des Mundes überzogen.

Die übrigen Zähne am unteren Theil der Mundhöhle sind Zungenzähne, und zusammengesetzt wie die Zungenzähne der Petromyzen, nur viel spitziger und härter, übrigens in der allgemeinen Anordnung mit diesen übereinstimmend. Sie bilden auf den Zungenplatten zwei hinter einander liegende, in der Mittellinie des Mundes unterbrochene Zahnreihen oder Reihen von Spitzen. Denn eigentlich liegen auf jeder Seite der Zunge zwei Zähne hinter einander, die kammförmig noch in eine Reihe von Spitzen auslaufen, während die Basen der Spitzen verbunden sind. Bei *Myxine* waren auf jeder Seite in der ersten Reihe 8 Spitzen, in der zweiten 8—9. Die mittleren Zahnspitzen einer seitlichen Reihe sind die grössten, die innersten, welche an die untere Mittellinie des Mundes grenzen, sind kaum kleiner. Nach aussen nehmen die Zahnspitzen zuletzt wirklich ab: die äussersten sind sehr klein. Bei *Bdellostoma* verhält es sich ebenso; nur die Zahl der Zahnspitzen ist verschieden etc.“

The figures of the arrangement of the teeth given by MÜLLER and Prof. W. K. PARKER (16) are very good and perfectly correct.

Both these observers only describe the teeth as horny, but J. MÜLLER, who appears to have examined them very closely, did not overlook

the true odontoblast pulp, though he did not recognise its nature. The true pulp is, however, not so soft as appears from his description. I have found it — especially in *Bdellostoma* — very hard indeed.

I will now describe the appearances presented by a vertical section of the median tooth of *Bdellostoma*, and then compare it briefly with the lingual teeth of the same animal, and afterwards with all the teeth of *Myxine*.

Such a section is partially figured in fig. 1, and in fig. 7. I have given a semi-diagrammatic representation of the whole tooth. Except in the diagrammatic arrangement of the pulp elements it is fairly true to nature. Such a section is not to be made by means of a razor; for it is impossible to soften the horn, and when the whole tooth is embedded in paraffin it is as hard as a stone.

**Method.** I have embedded such whole teeth in paraffin, and afterwards, by means of a very strong knife a series of sections of about one millimetre in thickness were cut; only one or two of these are of use. Those which pass near the centre of the tooth are then fastened on a glass slide by means of canada balsam, and, after the latter is hardened (in the warm oven), the section is ground down in the manner practised by v. KOCH for corals. To save time and to obtain thinner sections with less trouble, one may file away a portion of the thick section with a fine file before grinding it.

### *Bdellostoma.*

The tooth of *Bdellostoma* is roughly divisible into three portions. Outside of all is a cap of horn (fig. 7 *hg*), beneath this a stratified epithelium (fig. 7 *se*) is met with, and finally more internally is situated the odontoblast pulp (figs. 1 and 7 *oc*). In *Bdellostoma* the outer horny layer is very thick and strong, and of a bright yellow colour (fig. 1 *h*). Its diameter is about 0,275 millimetre and its length about 4 millimetres.

It has the form of a cone over the pulp of the tooth, and is fitted into an epidermal or horn groove (*hg*) at its base. It increases in length from the cells of the horn groove becoming converted into horn, and in thickness from the cells of the stratified epithelium.

We may now pass to the description of the odontoblast pulp, because certain other structures lying outside it are more easily described after it.

The odontoblast pulp is a hard, conical, massive, cellular structure, which is very broad at its base (figs. 1 and 7 *oc*) and

tapers off rapidly towards its apex (fig. 1 *oc*). Below it is partially hollowed out, forming a pulp cavity (fig. 7 *pc*) filled with blood vessels, connective tissue, and (probably) nerves.

This odontoblast cone is very hard and obviously calcified. After lying in picocarmine for weeks it is still unmacerated.

In section it is seen to be made up of several rows of cellular elements which radiate from the centre towards the circumference of the tooth and slope away from above downwards. These elements (fig. 4) are calcified odontoblasts. Each of them has a large somewhat rounded nucleus, and the cells have a polygonal tapering form. They are on the average about 0,1 millimetre in length. These cells are very markedly longitudinally striated (fig. 24). The striae are somewhat wavy, and appear to be the optical expression of structures corresponding to the dentinal tubules of ordinary teeth. If Prof. WALDEYER'S view<sup>1)</sup> of the mode of formation of the dentine by the conversion of odontoblast substance into the former structure be correct, then the correspondence would be exact, and as these odontoblasts in the Myxinoid tooth are most certainly partially calcified cells, the appearances they present go a long way towards confirming his view.

The pulp does not consist of a single row, but of many rows of such odontoblasts. This is represented in figs. 1 and 5 and semi-diagrammatically in fig. 7.

The apex of the odontoblast cone in *Bdellostoma* is occupied by a small bright structureless cap of something which I take to be enamel (*e*). It has a maximum diameter of 0,075 millimetre and presents more the appearance of enamel than of anything else.

In my preliminary note on these teeth I was very much in doubt whether this cap could be called dentine or enamel. My doubts were removed after meeting with WALDEYER'S opinion of the dentine development of ordinary teeth as mentioned above. Further, the enamel nature of this cap is rendered acceptable to general belief, when I add that, since that time, I have been fortunate enough to discover an epithelium corresponding to the so called enamel-organ.

I shall here call this structure an enamel organ or enamel epithelium in a strict morphological sense, since it is an epithe-

---

1) See STRICKER'S Handbook of Histology. English Edition. Vol. I, p. 489.



lium which rests upon the enamel. And in order to create no confusion by the introduction of a new term, I may describe it under the old name without prejudice as to its taking part in the enamel formation or not. The arrangement of the epithelium under the horn including the enamel epithelium, is somewhat complicated. It will be best understood by first examining fig. 2, which is a diagram showing the sole way in which the Myxinoid tooth differs in its mode of development (as deduced from the adult conditions) from the tooth of any ordinary Vertebrate. To illustrate this I have taken the diagram of a developing tooth as given by WIEDERSHEIM (24, p. 484, fig. 367), and from it I have constructed the diagram (fig. 2) for comparison. It is important to notice at once that the horn is formed from the epidermis just outside the involution which gives rise to the enamel epithelium. Here a horn-groove is formed at *hg*, and within the area thus circumscribed the epidermis is doubly folded-in over the developing tooth, — over the odontoblast papilla. The odontoblast papilla — and it is the same in the developing tooth of any Vertebrate, — is thus surrounded by two layers of epiblast: next it, and resting on it, is the enamel epithelium; outside this is a second layer of epithelium (*oe*) which is usually named the external epithelium of the enamel organ: I shall here simply call it the outer epithelium. So far, in speaking of these two layers of epithelium, I have been describing such appearances in the developing tooth of *Myxine* or *Bdellostoma* as one can deduce from the anatomical facts to be described.

As no one has yet been fortunate enough to obtain an embryo of either of these fishes, it is, of course, not likely that the development of the teeth could be described from actual preparations. But we do not know at what stage of their life-history the teeth are developed in the Myxinoids, and it may just happen that those stages in which the teeth are first developed are obtainable. As yet I have not had very young *Myxine* at my disposal. The semi-diagrammatic fig. 7 shows the actual state of these two layers of epithelium (*de* and *oe*) in my specimen <sup>1)</sup>, which was probably a fairly young individual.

On comparing the figure with the diagram just described, it is easy to recognise the two layers of the epidermis, which were originally involuted over the papilla. Owing to the growth of the tooth the enamel

---

1) As a matter of fact the enamel epithelium was continued further into the pulp cavity than represented in the figure.

epithelium is no longer complete, but is ruptured at its apex, and only extends partly along the odontoblast cone.

This enamel epithelium in *Bdellostoma* has all the characteristics usually ascribed to such an epithelium. Fig. 6 and 8 (*ee*) are intended to illustrate these peculiarities. The figures are taken from near the apex of the enamel epithelium in a tooth like that figured in fig. 7. Fig. 6 is a drawing of a portion of this epithelium under high magnification.

It shows a high columnar epithelium (*ee*) resting on the odontoblast cone (*oc*). The cells form that beautiful pallsade epithelium so characteristic of the so called enamel organ. Any one acquainted with the appearance of that epithelium in the developing tooth of a shark or lizard will find no difficulty in admitting the resemblance. The bases of the cells rest on the odontoblast cone, and it is worthy of notice that a few small cells lie at the basis of the enamel epithelium (fig. 6 *sc*).

Each cell is longitudinally striated. It is long and narrow, about 0,02 millimetre in height, and the nucleus lies not far from the outer end.

This enamel epithelium extends down along the cone to the borders of the pulp cavity, nay, it even seems to be continued for some distance up the pulp cavity, but closely embracing the odontoblast cone. Ultimately, however, it is reflected from the tooth, and passes over into the outer epithelium.

In the other direction, that is, towards the apex of the tooth, it slopes off gradually, and almost flattens out on the cone (fig. 7). It ends somewhat suddenly about half-way along the cone.

The outer epithelium (*oe*) which begins at the inner side of the horn groove, and passes downwards along the cone to the border of the pulp cavity, ends in the enamel epithelium as described above.

It has the characters of the deeper layer of the ordinary epidermis, and, like the latter, gives rise to a stratified epithelium (*se*) which grows up between the odontoblast cone and the horny cap, and probably helps to thicken the latter, at least in young animals.

It appears to me that a portion of this stratified epithelium also arises from the enamel epithelium (fig. 8). At least so I explain the split in fig. 8 in the middle of the stratified epithelium.

Probably in more mature animals both outer- and enamel epithelia disappear. — Evidently such is the case in *Myxine*.

As we have seen, except for the presence of a very small cap of enamel at its apex, the tooth is destitute of enamel, and although figs. 1 and 7 were taken from a fully developed and powerful median tooth, there is no trace of enamel in the region of the tooth on which the enamel epithelium rests.

Whatever may be the case in the teeth of other animals, the evidence does not go to show that in the Myxinoid tooth the enamel epithelium forms the enamel. — On the contrary, everything appears to point to its having other functions.

Finally, I ought to point out the curious pyramidal arrangement of the cells of the stratified epithelium above the enamel-cap (fig. 7). In my preliminary paper I stated that these teeth present nothing equivalent to the so called enamel organ of other teeth. The discovery was only made after a great many sections of *Bdellostoma* teeth had been prepared, and then I was only able to find it in one tooth near the close of the research. Afterwards I got portions of it in several.

Although I have made a great many teeth sections from several individual *Myxine* (such sections are easily prepared from the animal), I have not found this enamel organ in any tooth. One *Myxine* was obviously a young individual, but its teeth presented no enamel epithelium. Probably it disappears sooner or later; its position with reference to the odontoblast cone cannot be a very favourable one for nutritive purposes.

### The teeth of *Myxine*.

As the teeth of *Myxine* possess nearly the same characters as those of *Bdellostoma* they need not detain us long.

I have figured a longitudinal section of a *Myxine* tooth under low magnification in fig. 11, and a small portion of the apex of the odontoblast cone under high magnification in fig. 4.

The arrangement of the teeth was given in the extract from JOHANNES MÜLLER, and it must be remembered that the members of each row of lingual teeth are united together by their horny cones, like those of *Bdellostoma*; thus forming compound horny teeth with true odontoblast pulps underneath them.

The teeth of *Myxine* are very much smaller and weaker than those of *Bdellostoma*. They are not so richly calcified, and the horn is not so hard, and with a little care one can cut longitudinal sections of the whole head with the teeth in situ. As before stated, they have a length of about one millimetre.

The horny cone of each tooth has the same appearance and characteristics, and arises in the same manner as that of *Bdellostoma* (fig. 13 *h g*).

Underneath it (fig. 13 *s e*) a stratified epithelium is met with as in the latter form; following it comes a true cellular odontoblast pulp (fig. 13 *o c*). The cell elements are like those of *Bdellostoma*.

The enamel epithelium could not be found in any of the numerous preparations, though many of the sections were by no means bad. At the apex of the odontoblast cone a very small enamel cap can, on careful search, be sometimes detected (figs. 5 and 13 *c*). It is much smaller than that of *Bdellostoma*, and appears to be often absent. Its diameter is about  $\frac{1}{125}$  of a millimetre, whereas that of *Bdellostoma* is nearly ten times as thick.

### The development of the horny teeth of *Petromyzon planeri*.

After this work was already written <sup>1)</sup> in the form in which it now appears (with the exception of this section), my friend, Prof. HOWES, drew my attention to a paper by Dr. W. B. SCOTT (19) which treats of the development of teeth in the Lamprey. SCOTT'S researches only appeared in a rather inaccessible Journal (Science), and have received no mention in either of the chief „Jahresberichte“ for 1883. Fortunately for my work Prof. WIEDERSHEIM was able to place at my disposal a number of newly metamorphosed *Petromyzon* which had been caught on Oct. 31<sup>st</sup> 1888 <sup>2)</sup> in the neighbourhood of Kirnhalde in the Schwarzwald.

I will at once state what I was able to find in those specimens, and then compare my results with those of SCOTT.

---

1) April 1888.

2) I mention the exact date as such matters are often of extreme importance with reference to questions of the life-history of the animal.

Most of the individuals were already too old, and the teeth were so far advanced that a reserve tooth was being formed behind and within the first tooth. One or two however showed the very earliest stages in the tooth formation. In passing, I may remark that in even the oldest *Ammocoetes* no trace of tooth development could be detected. The teeth are among the latest developments in the metamorphosing *Petromyzon*.

Their development takes place in individuals which have apparently acquired all the Petromyzontoid characters, and the mouth has lost its Ammocoetoid horse-shoe shaped character and become oval.

Transverse sections shew best the evolution of the teeth. In fig. 3 the appearance presented in such a section is depicted, a smaller portion of one such section is figured in fig. 9. In the first place, it must be noticed that the mouth is lined by a thick stratified epithelium (*se*). Lying in the deeper layers of this epithelium, that is, forming its basis, one notices a somewhat symmetrical row of what at first sight look like true tooth sacs. In fact, these sacs would be in all respects comparable to those of ordinary developing teeth but for one fact. Though they possess a dental papilla (*dp*) they have no odontoblasts. Even in younger stages before traces of horn are present no odontoblasts are developed.

The papilla is mesoblastic (of reticulate connective tissue) and upon it there rests an „enamel epithelium“, which passes over, as in other cases, into what I have termed the outer epithelium. The curious circumstance is that from the start the enamel epithelium and the circular horn groove into which it passes externally produce horn (*h*), and, beyond the imitation of a true tooth sac in which, if ever present, the odontoblasts never become functionally active, there is no trace of true tooth structure ever produced in *Petromyzon planeri*. The first horny tooth formed is a very thin one, and even before that has cut its way through the overlying stratified epithelium, a reserve tooth is in course of formation.

Not all the teeth in the mouth of the fresh-water form are developed in this way. It is only in the case of a certain number of teeth near the anterior margin of the mouth in which these dental sacs are developed. The teeth more inwardly situated are formed simply in the basal layers of the stratified epithelium, without the intervention of a tooth sac. There are two ways in which this modification might be explained.

It might be supposed that the time at which they possessed true tooth structure, i. e. that of the Myxinoid tooth, was so remote that they had lost all trace of the mode of development of true teeth. Or, again, we might consider these posterior teeth as secondary developments which never possessed the structure of Myxinoid teeth. The latter explanation appears to be the true one.

If the horny teeth of *Petromyzon* stood alone without the Myxinoid teeth, which explain their development and morphology, we could hardly assume that the Petromyzontidae ever had true teeth.

The formation of these tooth sacs would be a very curious circumstance, and might make us cautious as to the morphology of the Petromyzontoid teeth, but we should hardly be justified in assuming the former existence of true dental structures in the group.

### The comparison of Myxinoid and Petromyzontoid teeth.

The Myxinoid teeth bridge over the gulf between horny teeth and true teeth, for they shew us the way in which starting from true dental structures we may end in having only horny teeth. And not only is this true for the Marsipobranchs, it also holds for all other cases of horny teeth. We see also the course along which the teeth of some other Vertebrates: birds, reptiles and Monotremes, have passed, in order to finally degenerate to purely horny structures. In this sense horny teeth are substitution products of true teeth. Nor is this all. I take it that the horny jaws of Chelonians and birds were at one time substitutions of teeth. — The fusion of the lingual teeth of the Myxinoids shews clearly how from separate horny teeth there may ultimately be a compound horny plate formed. It requires but the fusion of a number of such horny teeth in the lower, and again in the upper jaw, to produce a biting apparatus identical with that of a Chelonian.

The horny carapace etc. of a Chelonian is a structure which is endeavouring to strengthen and finally perhaps supplant and substitute a series of dermal bones, and thus ultimately it too is a substitution product of tooth scales. But here I am anticipating. In the same way as the horny teeth of *Petromyzon* are the degenerate remains of true teeth, the scales of reptiles may fairly be considered as substitutions of the skin-scales of fishes. LEYDIG<sup>1)</sup> has shown that the

1) In *Scincus* and *Cyclodus* among Lizards „the dermis beneath  
Zoolog. Jahrb. III. Abth. f. Morph.

scales of *Anguis* possess a bony basis. And thus here again it is not difficult to see that it is the so called enamel organ, which has become the horn-producing organ. But need we stop here? Hairs and feathers are ultimately related to horny scales, and the formation of a hair sac has analogies at least to the formation of a horny tooth sac in *Petromyzon*. And so, once more, one may venture the hypothesis that hairs and feathers are substitutions of the scales of fishes. Not direct substitutions, as the teeth of *Petromyzon* are, but indirectly derived from them through stages, some of which still exist in the horny scales of Reptiles, but others of which are perhaps unknown.

Returning to *Petromyzon*, there seems to be now no doubt that the horny teeth are degenerate products of teeth exactly like those of the Myxinoids, and it is very significant to notice that it is just that epithelium, usually believed to be the enamel-forming organ in true teeth, which is concerned here in the formation of horn.

Thirty five years ago Prof. HUXLEY (12) tried to establish the view that the whole tooth is an enderonic formation and that no part of it owes its origin to the enamel epithelium. The discoveries here recorded tend to support his view. Without entering into a discussion of the literature of tooth development, one or two objections to the current view may be here urged.

Firstly, as others have noticed, the enamel in nearly all cases only arises under a very small portion of the enamel epithelium. In other words, by far the greater portion of the enamel epithelium is certainly not concerned in enamel formation.

Then again the disappearance of the enamel epithelium on the enamel formation can be explained in other ways, i. e. increase of pressure and absence of nutrition.

Lastly, the fact observed by SPEE (20) viz that certain particles in the enamel epithelium reduce osmic acid in the same way as does enamel, need not be evidence of the enamel-forming function of that epithelium. They may have absorbed those particles (assuming them to be enamel), for purposes of nutrition. The position of the enamel

the horny scales is ossified, and the body has a complete armor of bony scutes, corresponding in form with the scales" (HUXLEY 11, p. 186). It is hardly necessary to consider here all those cases of recent or fossil reptiles in which the body is furnished with bony scutes, but the opinion may be expressed that the possession of bony scutes in all these cases is a more primitive condition than that in which horny scales alone are present.



epithelium on the apex of the odontoblast papilla cannot be a very favourable one for its nutrition. If it is to be sustained, it must obtain nourishment from within, and whence if not from the developing enamel?

Further, I may mention that I possess preparations of the developing teeth of *Petromyzon* (stained with osmic acid) in which several layers of the stratified epithelium above the papilla and many cells of the epidermal part of the papilla itself contain numerous blackened particles.

I do not know what the real nature of these particles is in either SPEE'S case or my own, but it is a little hazardous to pronounce them straight away to be half-elaborated enamel. SPEE says they are not of a fatty nature, but may they not be none the less products of cell degeneration?

Returning now to SCOTT'S work. The earliest stage he describes and figures is one in which there is no longer any trace of a „tooth-sac“ such as I figure in figs. 3 and 9. In fact, the first tooth is just breaking through the stratified oral epithelium, and a reserve tooth is already in course of formation. His figure looks as though it were taken from one of the posterior teeth, which, as mentioned above, never present much resemblance to true tooth formations.

As a preliminary to the tooth formation, the „epiblast which lines the cavity of the mouth becomes extremely thick“ (SCOTT 19, p. 731):

When he continues that „the essential parts of a tooth are here present“, it is impossible to agree with him. The most essential part of a developing tooth is absent, viz., the odontoblasts.

His opinion that the enamel epithelium functions in *Petromyzon* as a sort of tooth gland, forming horn, harmonises with the views enunciated in this memoir, but Dr. SCOTT hardly proved his thesis, for he never saw the true tooth-sac as figured in fig. 9, and had not the evidence for his conclusions which the comparison of the Myxinoïd tooth with the developing *Petromyzontoid* tooth has yielded us.

SCOTT concludes (19, p. 732) that his view of the peculiarities of dental development in *Petromyzon* „implies, of course, that this group of fishes was derived from ancestors possessed of teeth of the ordinary or Selachian type. Further, as it is now very generally admitted that teeth are only modified placoid scales, it follows that the

lampreys are descended, ultimately at least, from forms provided with placoid scales“.

And now Dr. SCOTT finds it „necessary to qualify this opinion, he thinks that, such a conclusion, however, does not by any means commit us to the view that the Myxinoids are degenerate descendents of some Gnathostomatous group, as this is no more implied in the possession of ordinary calcareous teeth than in the presence of the horny teeth, which the group has long been known to possess“.

This argument, which has been made to me by others, is in simple words, that true teeth do not postulate the existence, now or in the past, of true jaws. The argument is only used for the Marsipobranchii, in which the morphology of head is and has been difficult to solve. If the structures found in the head of a Myxinoid cannot be homologised with structures in the head region of an ordinary Vertebrate or Vertebrates then the argument may be worth something.

But, considering the comparisons and discoveries in the morphology and development of the Marsipobranchs which have been made by J. MÜLLER, HUXLEY, PARKER, DOHRN, AHLBORN and by SCOTT himself it is not too much to say that the presence of true teeth in the Myxinoids does postulate the former existence of true jaws in the whole group.

### Comparison of results and general considerations.

It is generally agreed that the more degenerate members of the group are the Petromyzontidae, and the degree of development of some of the various members of the class <sup>1)</sup> as deduced from other points in their anatomy would be *P. fluviatilis* or *planeri*, *P. marinus*, *Mordacia mordax*, *Geotria* <sup>2)</sup>, *Myxine glutinosa* and *Bdellostoma*.

The phylogenetic development is the reverse of this — that is, the Myxinoids, *Myxine* and *Bdellostoma*, are the most primitive forms, indeed the most primitive Vertebrates now existing.

---

1) A thorough comparative investigation of the anatomy of the whole group of the Marsipobranchs is one of the greatest desiderata of Vertebrate morphology.

2) Thanks to Dr. GÜNTHER's great kindness I was able to examine the teeth of *Geotria*. They are Petromyzontoid.

The order of degeneration, taking the most degenerate forms first, as above, is identical with that one can deduce from the teeth.

For other reasons it is especially interesting and important that the Myxinoids should present more primitive conditions than the *Petromyzontidae*. The identification of the oral hypophysis as the remains of the old Vertebrate mouth depends on that point, and it is hence very satisfactory to find there is evidence, stronger than any yet adduced, for the older and more primitive nature of the Myxinoids. It should not be forgotten that Profs. HUXLEY (12, p. 428) and W. K. PARKER have already expressed themselves in this sense.

What the relations of the group to other fishes are shall now be examined, and, as far as possible, the question be answered: — are the *Marsipobranchii* degenerate, or primitive fishes, or both?

According to Prof. HAECKEL (9, p. 425) they „sind von den Fischen weiter entfernt als die Fische vom Menschen. Wir müssen sie daher als die letzten Ueberbleibsel einer sehr alten und sehr tief stehenden Wirbelthierklasse betrachten, welche noch lange nicht die Organisationshöhe eines wirklichen echten Fisches erreicht hatte“. At the same time he regards the sucking mouth as a secondary adaptation, and in this respect he differs, as we shall see, from Prof. BALFOUR.

GEGENBAUR (8, p. 409) speaks with much more caution about the position of the group, and maintains that „the Cyclostomata should be placed apart from the rest of the Craniota, for their whole organisation shows that they branched off very early from the Craniota“.

WIEDERSHEIM (23, p. 126) also expresses himself with reserve on the matter, but is rather disposed to accept, at any rate partially, HUXLEY'S comparison of the cranial skeleton of *Petromyzon* with the larval amphibian skull.

He writes (p. 126): „Die isolirte Stellung der Cyclostomen macht es sehr schwierig, diese Fischgruppe in irgend welche genetische Beziehung zu anderen Wirbelthieren zu bringen, und alle darauf gerichteten Speculationen müssen vor der Hand als sehr gewagt bezeichnet werden. Gleichwohl will ich nicht unerwähnt lassen, dass gewisse Entwicklungsstadien der ungeschwänzten Batrachier auffallende Aehnlichkeit mit dem Schädel des *Ammocoetes* besitzen, so dass man vielleicht beide als aus einer gemeinsamen Stammform entsprungen betrachten darf (HUXLEY).“

Prof. HUXLEY (12, p. 412 et seq.), like BALFOUR and DOHRN, took up a much more decided position, and showed that in the skull

of the Lamprey there were rudiments of a mandibular and hyoid apparatus, and he concluded (p. 427) that „the craniofacial apparatus of the Lamprey can be reduced to the same type as that of the higher Vertebrates, by means of the intermediate terms afforded by the tadpole's skull“, and he adds „there appears to me to be no sufficient foundation, in the present state of knowledge, for regarding the Marsipobranch skull as one which departs in any important respect from the general Vertebrate type“.

And on p. 428: „that the parts of the face of the Lamprey present no structures, which are not to be found in one shape or another among the higher Vertebrates, appears to me to be clear.“

DOHRN (4, p. 34 et seq.), as long ago as 1875, insisted and still continues to urge, that the Cyclostomata are degenerate offspring of true jaw-bearing fishes, and that the suctorial mouth is a secondary adaptation from a biting one.

BALFOUR (1, vol. II, p. 68), while admitting the degeneration refuses to assent to DOHRN's view that the Cyclostomata are descended from a relatively highly organised type of fish, and remarks: „It appears to me that they belong to a group of fishes in which a true skeleton of branchial bars had not become developed, the branchial skeleton they possess being simply an extra-branchial system: while I see no reason to suppose that a true branchial skeleton has disappeared. If the primitive Cyclostomata had not true branchial bars, they could not have had jaws, because jaws are essentially developed from the mandibular branchial bar. These considerations, which are supported by numerous other features in their anatomy, such as the character of the axial skeleton, the straightness of the intestinal tube, the presence of a subintestinal vein &c., all tend to prove that these fishes are remnants of a primitive and prae-gnathostomatous group. The few surviving members of the group have probably owed their preservation to their parasitic or semi-parasitic habits, while the group as a whole probably disappeared on the appearance of gnathostomatous Vertebrate.“

And on p. 264 in a footnote: „I am acquainted with no evidence, embryological or otherwise, that they are degraded gnathostomatous forms &c.“

Summarising the reasons which led BALFOUR to reject the gnathostomatous nature of the Marsipobranchs, they are 1) the sucking mouth, 2) the so-called extra-branchial skeleton, and 3) the absence of limbs.

These points stand now in a very different position to that in which they were when BALFOUR died. In the fifth of his „Studien“ (5, p. 52 et seq.) DOHRN has shewn that in *Petromyzon* each branchial bar arises as one piece and never, as in Selachians, becomes segmented into several pieces, and he concludes that the latter condition is secondary, and that there can be no doubt that the single bars of *Petromyzon* are homologous with the inner branchial skeleton of Selachians.

With his demonstration of the true nature of the branchial skeleton of *Petromyzon*, DOHRN has removed one of the main supports of BALFOUR'S conclusions, for BALFOUR'S view of the nature of the branchial skeleton — originally enunciated by RATHKE and supported by GEGENBAUR — was employed as an additional argument as to the character of the Cyclostome mouth.

We can here leave the presence or absence of limbs out of question, remembering, none the less, that DOHRN has produced some evidence for their former existence in the Cyclostomata in the presence of the „Kuppel-Zellen“ of *Ammocoetes* (6, p. 405). After all the main point is the nature of the mouth.

BALFOUR'S argument in this matter has been disposed of by DOHRN, so far as the a priori question is involved, but of course the problem is not settled by that refutation.

BALFOUR was of opinion that a sucking mouth was a very primitive character. To this view he inclined because a sucking mouth (more correctly a mouth with an intrinsic or extrinsic sucking apparatus) is to be found in *Lepidosteus* (larvae), Cyclostomata, and some larval Amphibians.

On the other hand, DOHRN has pointed out that the sucking apparatus is derived from very different structures in the three cases, and has promised a special Study in which the suckers shall be investigated, and referred to their proper origin in the different cases.

Now, it appears almost certain that the suckers of *Lepidosteus* and the larval Amphibians are homologous structures, but derived from the mucous sacs of very different segments. — The one of a segment or segments in front of the mouth, the other of a segment behind the mouth. I mean here mucous sacs homologous with the segmental sacs of *Myxine*.

EISIG, very rightly, sees in these latter structures very primitive structures, corresponding to the spinning glands of Annelids. He hints that he and DOHRN are of opinion that in other fishes the mucous organs are bound up with the lateral sense organs (7, p. 420).

Nothing could have less of a glandular character than the mouth of a Cyclostome, and the mouth of *Myxine* is not a sucking mouth at all but a boring mouth<sup>1</sup>).

Whether a sucking mouth be primitive or not — a question which there can be no hesitation in deciding in the negative — the mouth of the Marsipobranchs is evidently something quite different from the suckers of *Lepidosteus* &c. The discovery of true teeth in the Myxinoid fishes places a very different complexion on the question of the nature of their mouth.

Whether the teeth sit on mandibular or maxillary skeletal portions or not has nothing to do with the evidence they afford of the gnathostomatous characters of the Marsipobranchii. Their evidence throws light in three directions.

In the first place, WILLIAMSON (25) shewed long ago, and HERTWIG (10) more recently confirmed and extended the discoveries, that the teeth of Vertebrata are derived from dermal scales, and hence the ancestors of the Marsipobranchii must have possessed scales in their skin.

In the second place, unless we make a first and only exception to the rule, true teeth postulate the existence at one time or another of a true biting mouth, for originally a biting mouth is as necessary to true teeth as they were primitively to every Vertebrate biting mouth. Hence the ancestors of the Marsipobranchs must have possessed biting jaws, and the sucking mouth is a secondary development, which is accompanied by a total or partial degeneration of the true teeth. This degeneration is complete in the Petromyzontidae, incomplete in the Myxinoids.

And lastly to reverse BALFOUR'S argument and employ its converse against his views: if they had true teeth they must have had a true branchial skeleton, for true jaws are developed from a portion of the branchial skeleton.

The discovery of true teeth in the group only confirms HUXLEY'S view indirectly: by lending an a priori probability to the conclusion that some remains of the true jaws are also present. I need hardly remark that teeth occur on so many bones in the mouth of fishes, that the presence of a tooth or teeth on a particular oral cartilage in a Myxinoid does not of itself afford evidence of the homology of

---

1) In the lingual apparatus of the Myxinoids Nature has tried to make a weapon analogous to the radula of a Mollusc.

that particular structure to some other structure in the mouth of an ordinary fish.

### Position of the Marsipobranchii.

The question of the position of this group with regard to other fishes is one which is not easy to settle definitely. Doubtless the embryology of the Myxinoids would throw a good deal of light upon the matter; for, while they are in some particulars more degenerate than the Petromyzontidae, I think one must support HUXLEY as against DOHRN in his conclusion that the former group are on the whole the more primitive. The organs, which in the Myxinoids are more degenerate than in the Petromyzontidae, are the eyes and the branchial apparatus. It is, of course, easy to understand why the eyes have degenerated: a life passed within other fishes, and the development of powerful muscles in the region of the visual organs must exercise a degenerating influence in these sense organs. I may remind the reader that WIEDERSHEIM (24) has demonstrated that in certain coral-eating fishes, Tetrodons, a tremendous development of biting muscles has sufficed to put the nose, wholly or partially, out of existence. While accepting some degeneration in the Marsipobranchs along with DOHRN, the truth of BALFOUR's view that they are very primitive forms must also be allowed.

The persistence of the hypophysis-gut passage is a very important factor in this conclusion: for it is not unlikely (2, p. 22) that we have in this structure and its special nervous system a very old organ: in fact, the old Annelidan mouth of the ancestors of Vertebrates.

The parietal eye of the Petromyzontidae is another point in which the group shew more primitive conditions. In the segmentally arranged slime sacs of *Myxine* we also have very ancient organs, which again point towards the Annelida. Other primitive characters have been enumerated by BALFOUR. As I have already given his views and the reasons for them, I need not repeat them.

The group of the Marsipobranchii must undoubtedly be added to the gnathostomatous Vertebrata. And the name Cyclostomata may very fitly give place to that proposed by BUONAPARTE, and adopted by Profs. HUXLEY and PARKER: the Marsipobranchii.

The Marsipobranchii stand between the Selachians and



Ganoids<sup>1</sup>), but are far more related to the latter than to the former. Not that they are descended from either group; in all probability they are a degenerate offshoot of the gnathostomatous ancestors of the two groups.

In the number of gill clefts, and the presence of a subintestinal vein, they stand nearer to the Selachians than to the Ganoids, while in the great development of the oral and neural hypophysis, the condition of the urino-genital organs, and the great modification of the mouth parts they find allies among the Ganoids, with which group they agree in their migration wholly or partially to the rivers and fresh-water streams.

And finally, in the segmentally arranged slime or mucous sacs of the Myxinoids, the high development of the parietal eye in *Petromyzon*, and the persistence of the hypophysial-gut passage in the Myxinoids they are far more primitive than any existing Ganoid or Selachian. And there seems to be no reason for supposing that the group is a degenerate offspring of either Selachians, or Teleosteans.

And thus one can say with BALFOUR that the Marsipobranch fishes are the remnants of a very primitive group, nay more, that they are the most primitive of existing Vertebrates. But his view of their prae-gnathostomatous nature must be rejected, and certainly BALFOUR himself would now have relinquished it.

One word more from Prof. DOHRN and I have done. He says: — „Die Trennung, welche die bisherige Morphologie zwischen eigentlichen Fischen und Petromyzonten glaubte annehmen zu müssen, beruht auf irrthümlicher Interpretation von Verhältnissen, welche in ihrem Zustandekommen nur begriffen werden müssen, um sofort die viel grössere und nähere Zusammengehörigkeit der beiden Gruppen erkennen zu lassen“ (5, p. 52).

---

I desire to express here my best thanks to Profs. WIEDERSHEIM and HOWES for their good counsel; and to Dr. GÜNTHER's and Prof. HOWES' kindness I am, moreover, indebted for some of the rare material used in this small research.

---

1) The relationship of the Marsipobranchii to the Ganoidei will be treated of in a future memoir on Ganoid morphology.

### List of Literature cited.

---

1. BALFOUR, F. M., A treatise of Comparative Embryology. Vol. 2.
2. BEARD J., The old mouth and the new, in: Anat. Anz. Nr. 1, 1888; also in: Nature, Jan. 1888.
3. — — The teeth of the Myxinoid Fishes. Ibid. Nr. 6, 1888, p. 169; also in: Nature, Mar. 22<sup>nd</sup> 1888, p. 499.
4. DOHRN, A., Der Ursprung der Wirbelthiere. 1875.
5. — — Die Entstehung der Visceral-Bogen bei Petromyzon Planeri. „Studien“ Nr. V, in: Mittheil. Zool. Stat. Neapel 1884, Heft 1, p. 52.
6. — — Die Bedeutung der unpaaren Flosse etc. Studien Nr. IX. Ibid. Bd. 6, Heft 3.
7. EISIG, H., Die Capitelliden, in: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 16. Monographie. 1887.
8. GEGENBAUR, C., Elements of Comparative Anatomy. English translation. 1878.
9. HAECKEL, E., Anthropogenie. 1875.
10. HERTWIG, O., Ueber das Hautskelet der Fische, in: Morph. Jahrb. Bd. 2.
11. HUXLEY, T. H., The anatomy of Vertebrated animals. 1871.
- 11 a. — — On the enamel and dentine of teeth, in: Quart. Journ. Microsc. Sci. 1855.
12. — — The nature of the cranio-facial apparatus of Petromyzon, in: Journ. Anat. and Physiol. Vol. 10, 1876.
13. KNOCH, J., Die Beschreibung der Reise zur Wolga etc., in: Bull. Soc. Nat. Moscou, 1871.
14. LANGERHANS, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri, in: Nat. Gesell. zu Freiburg i./B. Bd. 6, 1873.
15. MÜLLER, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.
16. PARKER, W. R., On the skeleton of the Marsipobranch Fishes. Part I. The Myxinoids, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1883, Pt. 2.

17. POULTON, E. B., True teeth in young *Ornithorhynchus paradoxus*, in: Proc. Roy. Soc. London, Feb. 9, 1888; also for the full paper, in: Quart. Journ. Microsc. Sci. Vol. 29, July 1888.
  18. SCHULZE, F. E., Ueber cuticulare Bildungen etc., in: Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 5.
  19. SCOTT, W. B., On the development of the teeth in the Lamprey, in: Science, Vol. 2, 1883, pp. 731—2.
  20. SPEE, F. v., Ueber die ersten Vorgänge der Ablagerung des Zahnschmelzes, in: Anat. Anz. 1887, Nr. 4, p. 89—92.
  21. TOMES, C. S., Anatomie der Zähne. German translation. 1877.
  22. WALDEYER, W., Structure and development of the teeth, in: STRICKER'S Handbook of Histology, Vol. 1, pp. 463—496.
  23. WIEDERSHEIM, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 2. Auflage 1886.
  24. — — Das Geruchsorgan der Tetrodonten, in: Festschrift für A. v. KÖLLIKER, 1887.
  25. WILLIAMSON, W. C., Investigations into the structure and development of the scales and bones of Fishes, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1851, Vol. 2.
-

## Description of Plates.

## Alphabetical references.

*dp* dental papilla, *e* enamel, *ee* enamel epithelium, *h* horn, *hg* horn groove, *o* odontoblast, *oc* odontoblast cone, *oe* outer epithelium of enamel organ, *pc* pulp cavity, *se* stratified epithelium, *ss* tooth sacs.

## Plate XXXIV.

- Fig. 1. Longitudinal section of apex of a lingual tooth of *Bdellostoma*, to show the horny layer (*h*), the apex of the odontoblast cone (*oc*), and the enamel cap. ZEISS, C. oc. 2 cam. luc. Mag. 120.
- Fig. 2. Diagram to illustrate the supposed mode of development of a Myxinoid tooth. For comparison with the figure on p. 484 of WIEDERSHEIM'S *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*, 2. Auflage, 1886.
- Fig. 3. Portion of mouth epithelium (transverse section) of a nearly metamorphosed *Petromyzon planeri* showing three tooth sacs (*ss*) and the first horn formation (*h*), odontoblasts are absent.
- Fig. 4. Odontoblasts from a Myxinoid tooth. Highly magnified. ZEISS F. oc. 2. Mag. 460.
- Fig. 5. Apex of a tooth of *Myxine* to show the small cap of enamel (*e*) under high magnification. Longitudinal section. ZEISS F. oc. 2. Mag. 460.
- Fig. 6. Portion of enamel epithelium from the same *Bdellostoma* tooth-section as fig. 8, *ee* enamel epithelium, *oc* odontoblast cone.
- Fig. 7. Semi-diagrammatic figure of a complete section of a tooth of *Bdellostoma* to show its anatomy. About twenty times the natural size.
- Fig. 8. Small portion of a median tooth of *Bdellostoma* in longitudinal

section to show the enamel epithelium (*ee*), the outer epithelium of the enamel organ (*oe*) and the stratified epithelium (*se*) between them.

Plate XXXV.

The figures of this plate are reduced to two-thirds of their original size.

Fig. 9. One tooth sac from fig. 3 (*Petromyzon planeri*) under high magnification. ZEISS F. oc. 2. Mag. 460.

Fig. 10. The horn groove of a *Bdellostoma* tooth, in longitudinal section. ZEISS F. oc. 2. Mag. 460.

Fig. 11. Section of a horny tooth of *Petromyzon planeri*, with reserve tooth.

Fig. 12. Diagram of the three-coned horny tooth of *P. marinus*.

Fig. 13. Section of a tooth of *Myxine* under low magnification. ZEISS C. oc. 2. Mag. 48.

# Morphological Studies.

## Nr. 4. The Nose and Jacobson's Organ.

By

**J. Beard, Ph. D., B. Sc.,**

Zoologist to the Scottish Fishery Board, University of Edinburgh.

Aus dem Anatomischen Institut zu Freiburg i./Br.

---

With Plates **XXXVI—XXXVIII.**

### Introduction.

In the following pages it is proposed to review and extend our knowledge of the morphology and development of the Vertebrate olfactory organ, and to examine to what extent its development conforms to the description given in the second of these Studies (37) on the development of the cranial sense organs, ganglia, and nerves. In a former paper (36) on the branchial or lateral sense organs, some new views of the nature of the nose were enunciated and supported by certain facts of development. In fine, it was attempted to bring the nose and ear into the same category of sense organs as those of the lateral line, or as they were then called, the branchial sense organs.

The conclusions then published have been challenged by three morphologists, whose views and statements we shall have occasion to examine and criticise.

Dr. VAN WIJHE (55) and Prof. EMERY (50), (through his pupil MADRID-MORENO), have opposed my conclusions on the grounds of embryological researches, on the other hand, Prof. GEGENBAUR (45) has challenged them from the standpoint of the comparative anatomist.

One criticism of Prof. GEGENBAUR'S can be here at once admitted, for it is a just one, viz., that the figures in my former contribution (36) were not as clear or as well drawn as ought to have been the case, and if an error lay in this fact, an attempt is here made to remedy it. If my conclusions as to the morphology of the nose are once more persistently urged in this paper, it is not because I see fit to uphold my views at any price, but because the renewed series of researches here recorded, when considered in the light of recent work (37) of mine on the peripheral nervous system, lead, as I think, irresistibly to the conclusion that the nose, like the ear, is part of one system of sense organs; a system which Vertebrates have inherited from their Annelidan ancestors. This statement is meant to be a modified support of Dr. EISIG'S valuable comparisons (41, 42) of the lateral sense organs of Annelida and of Vertebrata. In a future Study the conditions under which this homology can be accepted will be clearly laid down.

The power to evolve new sense organs from indifferent foundations must, in my opinion, be absolutely refused to Vertebrates. A Vertebrate, now or at any time in its past history as a Vertebrate, can only form sense organs by further differentiations of the segmentally arranged sense organs, inherited from its Annelidan ancestors, and from its eyes which have nothing to do with the latter sense organs. The eyes certainly do not „swim in the same boat“ as the nose and ear, as Dr. HILL expresses it (46, p. 5).

To refer to some of these supposed differentiations. It is impossible to understand the development of the parietal eye except as a differentiation of a part of the sensory tissue of the paired eyes, and, as insisted on in the first of these Studies, it is not difficult to make out the evolution of the parietal eye in this manner.

If the position taken up for the parietal eye is partly hypothetical, the matter is very different when the evolution of JACOBSON'S organ of Lacertilia and Ophidia is considered. Its actual development is described in the following pages, and it will then be demonstrated that what is practically a new sense organ is merely derived from a portion of an old sense organ, the nose.

That which has happened in the case of JACOBSON'S organ in Lacertilia and Ophidia has taken place in all Vertebrates (except the outcast *Amphioxus*) to a greater or less extent in the ear. There from a low sense organ, homologous with a lateral or branchial sense



organ, a series of very complicated sense organs, the cochlea, semi-circular canals &c., has been evolved. All, as can be shewn developmentally, by the growth and differentiation of one small piece of sensory epithelium.

Another case may be instanced of the formation of sense organs in Vertebrates from other sense organs. It is a well known fact, originally noticed by MALBRANC (51), and afterwards confirmed by SOLGER, myself and others, that the lateral sense organs multiply by division. All these facts appear to go a long way towards establishing the dictum that Vertebrates cannot form new sense organs out of indifferent cells.

Whence then is the Vertebrate olfactory organ derived? MARSHALL (52) and DOHRN (39) have supposed from a gill-cleft. The position taken up in this and some earlier memoirs by me is that it is a higher differentiation of a preexisting segmental lateral or branchial sense organ, just as JACOBSON'S organ is also a further derivative and differentiation of the olfactory sense organ, which was there before it.

Besides the researches on the olfactory organ proper it is proposed to give some account of the development and minute structure of JACOBSON'S organ in lizards and snakes.

In this account some very interesting facts will be recorded, facts which shew that very little is known about this organ, although it has been investigated in Reptilia by LEYDIG, FLEISCHER, SOLGER and BORN.

### History of Jacobson's organ.

Since the discovery of this organ at the beginning of the present century by the Danish anatomist whose name it bears (15), it has been investigated by many morphologists. Though the literature is not very extensive, it is rather difficult to collect together, and there are one or two memoirs in the literature cited, which I have not been able to obtain. They are marked by an asterisk.

One of the earliest investigators, RATHKE, describes his researches as follows (29, p. 88): „Noch ehe die Bildung einer Nasenhöhle bewerkstelligt ist, entsteht auch schon die den Schlangen eigenthümliche Nasendrüse. Unfern des künftigen unteren Nasenloches bildet sich ungefähr um die Mitte dieser Periode aus der Riechhaut, wenn diese schon zu einer Mulde zusammengebogen ist, und zwar aus der gegen die Mittellinie des Kopfes zugekehrten Hälfte derselben, eine Ausstülpung,

die sehr rasch sich vergrössert, sich von der Riechhaut so abschnürt, dass die ganz einfachen Höhlen beider zuletzt nur durch eine enge Oeffnung in einander übergehen, und am Ende der zweiten Periode ein fast kugelrundes Bläschen darstellt. Merkwürdigerweise geht die Vergrösserung dieses Bläschens in dem Maasse vor sich, dass es am Ende der zweiten Periode ungefähr ebenso gross, als das von der Riechhaut gebildete Säckchen ist. Auch nimmt die Dicke seiner Wandung bedeutend zu, so dass diese zu der angegebenen Zeit um mehr als das Doppelte grösser ist als die der Riechhaut. Doch entwickelt sich das beschriebene Bläschen eigentlich nicht bloss zu der Nasendrüse selbst, sondern es theilt sich jetzt schon seine Wandung offenbar in zwei Schichten, zu denen die viel dickere äussere als der Boden für die Knochenkapsel erscheint, (?) welche späterhin die Nasendrüse einschliesst. — Das Bläschen der Nasendrüse liegt dicht über einem Flügel des Stirnfortsatzes, ist bedeckt von dem vorderen unteren Theile des Nasendaches, welcher auf jenen Fortsatz übergeht, und befindet sich an der gegen die Mittelebene des Kopfes gekehrten Seite des Säckchens, welches von der Riechhaut gebildet ist, und welches jetzt schon einen starken Eindruck von ihm erhalten hat, so dass es durch ihn sehr stark von den Seiten abgeplattet worden ist.“

Thus, according to RATHKE, JACOBSON'S organ arises as an invagination of the olfactory mucous membrane, and the organ becomes differentiated from this invagination.

FLEISCHER (8) was the first who made this sense organ the object of a very complete series of investigations, from fishes to mammals. Unfortunately his researches were only published in the form of a preliminary note, and the complete memoir has never appeared. As BORN states (4, p. 79), FLEISCHER'S work has not rendered it certain whether JACOBSON'S organ is a new formation, or whether it is part of the nose.

BORN, in his very thorough, complete, and beautiful series of papers on the lachrymal duct of various Vertebrates, has treated of the organ but very slightly and not correctly, and, along with RATHKE and FLEISCHER, he found the organ in question in late stages as an invagination of the olfactory mucous membrane. BÉRANECK (2) is the last observer who has recorded any facts about the early development of the organ. His statements are not very correct and are unaccompanied by figures, and the stage at which his researches begin is a pretty late one.

BORN writes as follows: — „Bei ganz jungen Embryonen sah ich die Mündung des JACOBSON'schen Organes so sehr nach vorn gewendet, dass sie mehr neben als in der Oeffnung der Riechgrube erschien, es liegt dies die Frage nahe, ob dasselbe aus der Riechgrube ausgestülpt werde oder zugleich mit und neben dieser entstehe, und erst später in dieselbe eingesenkt werde“ (4, p. 79).

And FLEISCHER, in describing his researches among Reptiles, says: „In den frühesten Stadien, die zur Untersuchung vorgelegen haben, ist bereits ein vom Nasenhöhlenepithel ausgehendes Divertikel nachweisbar, wie wir bei den Säugern beobachtet haben. Nur ist dasselbe viel grösser als das bei letzteren beschriebene. Von einem Epithel ausgekleidet, nimmt es fast die Hälfte der ganzen Nasenhöhle ein.“

Indeed, examination of the literature of JACOBSON's organ shows clearly that just in the group of animals, the Reptilia, in which alone it can be considered as something more than a rudimentary organ, a thorough comparative investigation is a desideratum.

Of the structure of JACOBSON's organ we have many researches by KLEIN (16 to 19), LEYDIG (22, 23), WRIGHT (34), and BORN (3, 4, 5, 6): while BORN and SOLGER (31) have given good accounts of the anatomical relationships of the organ and its position in the cranium. Hence in the following pages only the most important points of the nature and origin of JACOBSON's organ will be considered. For this purpose its early development will be described in connection with the olfactory nerve of Reptiles, and following this, some points in the embryonic and adult structure which have important bearings on the question of the morphology of the nose will be discussed.

### Material.

The investigations were made on a great number of embryos of *Lacerta agilis* and *Anguis fragilis*, and also on some half a dozen typical stages of *Tropidonotus natrix*.

For the olfactory nerve I was able to make use of the large series of sections made for a recent study (37) of the peripheral nervous system of Vertebrates, and have thereby been able to correct, confirm, and extend my former statements (36, pp. 33 to 42).

### The development of the olfactory organ and nerve in Elasmobranchii.

The first account of the development of the olfactory nerve of Elasmobranchs is that of MARSHALL (52, 53). He concludes that the

olfactory nerve develops in precisely the same way as the cranial segmental nerves: they arise at first from the upper part of the fore brain, and gradually shift downwards, acquiring by so doing a secondary connection with the cerebral hemispheres, of which they are at first completely independent; and finally, the olfactory lobe or vesicle, so far from being the earliest part to be developed, is actually the last, no vestige of it appearing in the chick until the seventh day of incubation, in the salmon till long after hatching, or in the dogfish until stage O of BALFOUR'S nomenclature.

HOFFMANN (48, p. 88) has also made some observations on the olfactory nerve and organ, directed mainly to test MARSHALL'S and DOHRN'S view of its gill-cleft nature.

The description given by myself (36, p. 36) of the development was as follows: — „the development of the nerve of the first segment is practically that of a typical segmental nerve in which post- and prae-branchial branches are aborted.

The nerve grows down from the brain to a thickening of epiblast, it fuses with this thickening, and a ganglion is formed at the point of fusion. Even with the limited amount of material at the writer's disposal, it can fairly well be shewn that the ganglion is formed from the skin“.

For further particulars the reader is referred to the work cited, and the above passage is only quoted in order that in what follows the interpretations and extensions, so far as they differ from the former account, may be obvious to the reader.

Soon after the publication of my work, Dr. VAN WIJHE (55) published some observations of his own, in order to refute my conclusions. His observations are correct, but as a matter of fact they support instead of disprove my position.

He remarks: — „Ich finde, dass der Olfactorius zu Anfang von BALFOUR'S Stadium I noch nicht vorhanden ist; er tritt erst zu Anfang der Periode J auf, wann die vierte Kiementasche schon angelegt, aber noch keine nach aussen durchgebrochene ist. Das Riechorgan und der Nerv entstehen beide aus dem vorderen Neuroporus<sup>1</sup>). Der Olfactorius entwickelt sich nicht aus der Nervenleiste, denn er tritt in einer Periode auf, wann dieselbe im Kopfe schon längst geschwunden ist; auch ist er vom Anfang an mit der Haut in Verbindung und unterscheidet sich durch diese zwei Merkmale von allen übrigen dorsalen

---

1) Not „aus dem vorderen Neuroporus“ but in the region of it.

Nervenwurzeln. Der Riechnerv entsteht also erst nach dem Acranierstadium, und in Uebereinstimmung damit ist seine Abwesenheit beim *Amphioxus*."

This passage, along with the true statement of the origin of the olfactory nerve as an epiblastic differentiation, contains a number of theoretical conclusions which I do not support; all we have to do here is to accept the one simple statement of the actual origin of the nerve (better neural ganglion of the olfactory) and the denial that it arises, as the neural ridge was supposed to do, as an outgrowth of the central nervous system.

Before making renewed investigations on the development of the olfactory nerve and organ, in order to test VAN WIJHE'S observations, I came to the conclusion that there was a good deal of truth in what he stated. For the results of a very extended and complete series of observations on the early beginnings of the cranial and spinal ganglia, part of which has already appeared (37), led to the recognition that these ganglia are formed as epiblastic differentiations, and not, as usually supposed by nearly all observers, as outgrowths of the central nervous system. But this was not sufficient, for it became necessary to examine once again whether, like other cranial segmental nerves, there is also a double origin of ganglionic elements in the case of the olfactory metamere. The result is given in the following lines.

Figs. 22 and 24 (pl. XXXVIII) are from a section passing through the anterior neuropore of a very young Elasmobranch embryo, the portion of the lip of the „neuropore“ marked by the closed figure in fig. 22 is drawn under high power in fig. 24.

The epiblast of the reentering angle between epiblast and fore-brain is seen to be very thick, and we shall see that it is this thickened portion of the epiblast which gives rise to a portion of the olfactory ganglion. I may here mention that later on this portion becomes converted into the olfactory nerve. Most nerves in the Vertebrata are transformations of ganglion cells, just as muscles are transformations of muscle-cells.

In fig. 17 (pl. XXXVIII) we have the appearances presented by a transverse section through a young *Torpedo* embryo. The plane of section passes through both fore brain (*fb*) and hind brain (*hb*). In the latter region is seen a portion of the „Anlage“ or foundation of the trigeminal ganglion (*V*).

The upper portion of the section shows the fore brain and the optic vesicles, and the point where the fore brain reaches the epiblast

is the region of the so-called „anterior neuropore<sup>1)</sup>“ . — This portion of epiblast with a piece of the adjoining fore-brain (*fb*) is given under much higher power in fig. 16. As this latter figure is a better representation of nature than the former, the reader must only consider fig. 17 as a guide to the situation from which fig. 16 is taken.

It is noticeable that a certain number of cells fill in the space between the two lips of the neural tube, and that outside them there lies a number of other cells which obviously were split off from the epiblast in the fashion I have only recently described for a typical or spinal ganglion (37).

In fact, these cells (*ol. a. n*) are the foundation of the olfactory neural ganglion<sup>2)</sup>, which only differs from other neural ganglia in that all its cells become converted into nerve fibres.

The cells mentioned above are not connected with the fore brain, though they partly lie between its lips. Soon they grow outwards and downwards to the olfactory epithelium, which is not very far distant, and in the figure is very possibly included in the portion of epiblast at *x*.

It is not easy to make out the very first differentiation of the olfactory epithelium. The next stage at which I found it is figured in fig. 20 under low power, and a portion of the right hand side of the section is given in fig. 18 highly magnified. The fore brain (*fb*) has already closed, the olfactory epithelium (*oe*) is well marked, but as yet it is not easy to make out the limits of its neural and haemal extensions. A number of cells of the olfactory ganglionic foundation are fused with the sensory epithelium. The ganglion has, as yet, no connection with the central nervous system. The next stage in the formation of the olfactory organ and its nervous apparatus is depicted in fig. 19. The plane of section is rather horizontal, and cuts the olfactory epithelium near its neural border; so that the figure of the sensory epithelium looks rather like a very much thickened patch of epiblast. In reality the section is through the upper wall of an open vesicle.

The olfactory neural ganglion is fused with the sensory epithelium, a rapid proliferation of cells is taking place, and some of these cells

---

1) The anterior neuropore is a structure whose only morphological importance rests in the support it affords to certain speculations.

2) For an explanation of the terms neural and lateral ganglia the reader is referred to Part I of the researches on the peripheral nervous system (37, pp. 176—181).

are already being given off into the ganglion to form the lateral ganglion of the olfactory i. e. those ganglionic cells which are derived from the sensory thickening, as in the case of the branchial sense organs connected with the other cranial segmental nerves, such as the trigeminus, vagus &c. (36, 37). This figure also shows that, like the sensory epithelium of the lateral line or of any cranial segmental nerve, the olfactory neuroepithelium is very early differentiated from the rest of the epiblast, and grows by cell divisions within itself, not by the addition of new epiblast cells. The growth is, so to speak, interstitial. The upper and lower limits are marked off at *a*, *b*, and beyond this point on each side lies the indifferent epiblast.

In the next figure (fig. 21) this marked boundary between neuroepithelium and indifferent epiblast is very obvious at *a* and *b*. This section is from a slightly older embryo, and shows that many cells have already been given off into the ganglionic foundation, and that others are about to pass into it. The ganglion is not yet connected with the brain, but the connection takes place very soon after this. It is hardly necessary to discuss here the question as to how this connection of the ganglion of a sensory nerve with the brain takes place, as I have considered it at some length in a recent publication (37, pp. 171—173). But I believe that what holds for other cranial nerves in this respect also obtains for the olfactory.

Most certainly the final attachment to the brain is the only one that ever exists, and there is no shifting of the root in MARSHALL'S sense (53, p. 11). In Elasmobranchs the whole or nearly the whole of these ganglion cells, both neural and lateral ganglia, are used up in the formation of the olfactory nerve. This is a curious fact, and probably stands in connection with two things.

Firstly, the olfactory organ has tremendous central ganglionic centres in the much later developed (MARSHALL, 35) olfactory lobes, and, though a large sense organ in these fishes, it is hardly likely to be a very delicate one. In any case, though ganglionic cells are certainly formed from the sensory epithelium in Elasmobranchs, — a fact, which satisfies all my contentions, — there are very few peripheral ganglionic cells in the olfactory epithelium of Elasmobranchs. Generally speaking, the number of ganglionic cells used up in the formation of the Vertebrate olfactory nerve is something astonishing, and the cellular nature of this nerve, — even in man — has been admitted by KÖLLIKER (21) who otherwise agrees with HIS (47 and elsewhere) in rejecting the cellular nature of em-



bryonic nerves. That the olfactory nerve in certain stages possesses a ganglionic formation is certain (see fig. 8 *Lacerta*).

Perhaps here I may be allowed to state briefly a conclusion of my work on nerve and sense organ development, leaving its fuller consideration for a subsequent occasion.

In the chain connecting the sensory cells of a Vertebrate sense organ with the central nervous system we may find ganglion cells arising from at least three different morphological sources, apparently from four, but the first and second sources now to be enumerated are morphologically identical, and the sole difference between the two cases rests in the fact whether the ganglia remain in the neuroepithelium or not, — a difference of no morphological importance.

1) In the neuroepithelium itself; as, for instance, at the bases of the sense cells of nose, eye, ear or of JACOBSON'S organ of *Anguis*.

2) On the inner side, coming to lie beyond the neuroepithelium, but derived developmentally from it: viz., lateral ganglia of the branchial or lateral sense organs, bud-like ganglia of JACOBSON'S organ of *Ophidia*.

3) Between the lateral ganglion and the central nervous system: as, for example, the neural ganglia of trigeminus, facial, auditory, or vagus nerves.

4) As a special differentiation in the central nervous system itself i. e. olfactory lobe &c.

One or other of these may be ill-developed, or if the fourth be specially developed we may find the first, second, and third almost reduced to nerve elements alone. The phylogenetic meaning of all these complications is something of which we as yet hardly possess any conception; how far a solution of the matter seems possible will be indicated in a subsequent study on the phylogenetic history of the branchial or lateral sense organs.

If these complications appear startling, they will hardly be so, if we consider, how complicated is the manner in which, according to the epochmaking researches of KLEINENBERG (49), the Annelidan nervous system is ontogenetically evolved. Why should we expect the Vertebrate central and peripheral nervous systems to arise in a less intricate fashion? The Vertebrate central nervous system with the peripheral system is as complicated when compared with that of the Annelid as an important line of railway of to-day is when compared with one of forty years ago.

As a matter of fact the development of the Vertebrate nervous system is very intricate, and by no means so simple as hitherto supposed. And I feel it my duty to point out that we are only just beginning to see how complex are the problems presented to us in our attempts to solve the nature of the central nervous system. Some of us fail to recognise this truth, otherwise no investigator would sit down with a number of sections through the brain and nerve-roots of man or the dog, and endeavour from these alone to reduce the peripheral nervous system to a segmental arrangement.

---

### **The development of the olfactory nerve and organ, and Jacobson's organ in Reptilia.**

So far as I am aware, no-one has really investigated the development of the olfactory nerve in the lizard or snake. BÉRANECK (2, p. 526) has made certain statements on this head which are quite incorrect. As an instance of his inaccuracies it may be mentioned that he finds that the olfactory lobe develops first, and that long afterwards the olfactory nerve makes its appearance.

In his stage IV, which is the earliest described, the embryo has all its other nerves well-developed, even its hind-limbs are pretty far advanced, but although it has a small olfactory lobe it is without olfactory nerve. Further, in his figure of this stage (pl. XXVIII, fig. 1), the olfactory organ is already represented by a pit in the epiblast. Under these circumstances no value can be attached to the observations and assertions of M. BÉRANECK on the olfactory nerve and organ in the lizard.

On the development of JACOBSON'S organ in Reptiles we have the observations of BORN and FLEISCHER which have already been quoted in the introduction to this paper. BÉRANECK says very little about JACOBSON'S organ (2, p. 530).

The earliest stage in which I have been able to find the foundations of the olfactory ganglion, — that is of those ganglionic cells (neural ganglion) which give rise to the olfactory nerve, corresponds exactly to fig. 22 (*Torpedo*) — the first stage described in Elasmobranchs. It is figured in fig. 11. Here as in figs. 22 and 24 the „anterior neuropore“ has not yet closed, and at its lips certain cells are being proliferated from the epiblast, just as in sharks.

These cells are the foundation or Anlage of the olfactory neural ganglion. A slightly later stage is shown in fig. 14.

Some of those on the right-hand side are still partially connected with the epiblast. The cells are also beginning to grow down towards the olfactory neuroepithelium, and in the next stage figured they lie in close connection with the latter, and in some places are fused with it (fig. 12).

The fore brain has closed in, and there are no longer any of the cells of the ganglionic foundation on its summit.

The development of the olfactory epithelium will now be taken up, and we shall follow the formation from it of the nose proper and JACOBSON'S organ. In the figure just examined (fig. 12), which is taken from a very young embryo of *L. agilis* — a stage very much younger than M. BÉRANECK'S stage IV, — one notices that the olfactory neuro-epithelium is represented by a simple epiblastic thickening, which has as yet undergone no invagination at all. The limits of the neuro-epithelium are very sharply marked off from the indifferent epiblast above and below, or neurally and haemally. In fact, at this stage the neuro-epithelium differs in no characteristic from the neuro-epithelium connected with a typical branchial nerve such as the glossopharyngeus.

In the latter case the neuro-epithelium gives rise in fishes to branchial or lateral sense organs, and even in Reptiles<sup>1)</sup> these typical branchial nerves, such as the facialis and glossopharyngeus, possess well-developed neuro-epithelia above the gill-clefts in certain stages.

From researches I have not yet published, the neuro-epithelia of facialis and glossopharyngeus in Reptiles (at least) appear to give rise to the taste buds of the mouth.

The piece of olfactory neuro-epithelium in the lizard soon begins to undergo a series of changes. For a long time during the development rapid cell-divisions take place within it. These cell-divisions give rise, as we shall see, to the sensory end-cells and several layers of ganglion cells.

The neuro-epithelium also begins to invaginate, but unlike the case of Elasmobranchs, the invagination almost from the start is not a simple one. It takes place in such a way as to divide the neuro-epithelium into two small depressions or pockets (figs. 25 and 26 p. 766).

---

1) In this group these structures were first seen by BÉRANECK.

These are the first differentiations of the nose proper and JACOBSON'S organ. In a vertical section, such as the one depicted in fig. 27, it may be remarked that the one depression is directed neuralwards, and in transverse section outwards (fig. 29), while the other depression grows backwards (in longitudinal section, fig. 28), and inwards (in transverse section, figs. 29 and 30). These depressions both get deeper and deeper (figs. 27 and 28), and become more and more constricted off from each other. The changes which have taken place during all this time have been brought about by the growth and further differentiation of the simple piece of neuroepithelium figured in fig. 12.

This is obvious from a glance at fig. 23, which represents the nose proper, *oe*, and JACOBSON'S organ, *Jo*, in a longitudinal section of a fairly advanced embryo of *Anguis fragilis*. In this figure the limits of the neuroepithelium are very easily determined, and it is seen that the sensory epithelium does not pass gradually but abruptly over into the ordinary epiblast.

The stages from this point onwards, that is from figs. 29 and 30, seem to have all been seen by BORN (4) and FLEISCHER (8), and I therefore venture to quote FLEISCHER'S description in full (8, pp. 10 to 11): „In the earliest stages at my disposal a diverticulum, such as we have seen in the Mammalia, can be observed. But here it is much larger than in the latter. It is covered by an epithelium, and occupies almost the half of the entire olfactory depression. From its situation we may homologise this diverticulum with the lower cul-de-sac observed in the Anura, and consider the rest of the nasal cavity as composed of an upper and middle cul-de-sac. Just as in the Anura, we find this diverticulum in some sections in communication with the nasal cavity, in others separated off from it.

In the further course of development it passes further downwards, and in doing so gets turned about its axis, so that the canal, by means of which it was still connected with the nasal cavity, comes now to open into the mouth cavity. Even in very early stages it (the diverticulum or JACOBSON'S organ) becomes covered by a cartilage (see the figures 29 and 30 of this paper), which, similarly to that cartilage we noticed in the Mammalia, projects forwards from the nasal septum in a mushroom-form towards JACOBSON'S organ. In doing so it pushes the epithelium of the lower wall before it, so that the lumen of the organ acquires a semi-lunar form“ (see fig. 9).



Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.

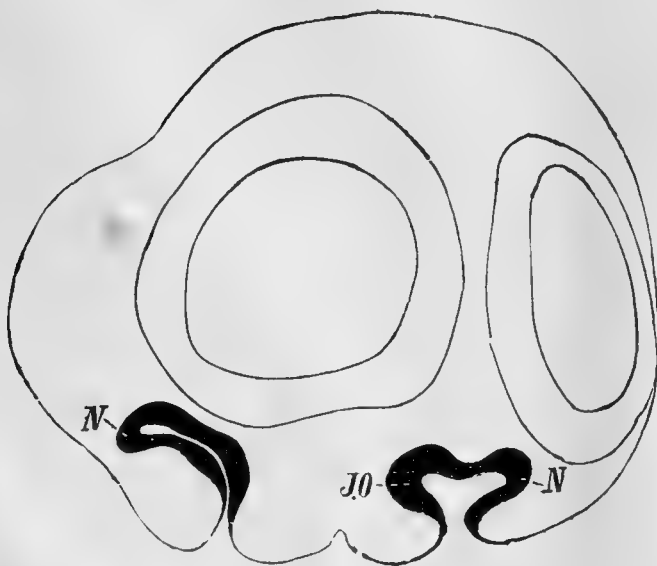


Fig. 29.



Fig. 30.

The skeletal portions of the nose and JACOBSON'S organ have been well-investigated by others, especially by BORN (4, 5, 6), and so we can here leave them unnoticed, confining our attention to the changes which occur in the sensory epithelium proper.

In the preceding pages I have described how in Elasmobranchs the olfactory epithelium gives rise to a certain number of ganglion cells, which I call the lateral ganglion.

The same thing takes place in the lizard, and to a far greater degree in the snake, in both the nose-proper and JACOBSON'S organ. As the changes are most obvious in the Ophidia, I shall describe what I have observed in several snake embryos (*Tropidonotus natrix*). At the same time I must mention, and hope to demonstrate, that the structures described below are also to be found in the lizard, but in a more disguised form.

Fig. 10, a section of an *Anguis* embryo, shows that the epithelium of both JACOBSON'S organ (*Jo*), and of the nose (*oe*), has acquired a considerable thickness. An identical stage of *T. natrix* could have been represented.

Leaving, for a time, the nose out of question, we may note that the wall of JACOBSON'S organ is composed 1) of an epithelium lining the cavity of the organ, and this epithelium will give rise to the sense cells; 2) internal to this several rows of „nuclei“ or cells which are of a ganglionic character.

In this section the olfactory nerve has already acquired its permanent connection with the brain, and, indeed, the olfactory lobe is fairly developed. The nerve is made up of two branches, a neural or dorsal one to the olfactory organ proper, and a haemal or ventral one to the organ of JACOBSON. The latter is a very thick branch and contains numerous nuclei in its course.

The deeper layers of the sensory epithelium, i. e. the ganglionic layers, now begin to proliferate ganglionic elements at regular intervals into the mucosa. The epithelium throws out, as it were, a number of bud-like processes (fig. 6). We shall soon see what this means.

Fig. 6 is a vertical section of JACOBSON'S organ in a snake embryo. The organ has now its characteristic adult form. The sensory epithelium is very thick, and its outer side, which is connected with the large branch of the olfactory nerve, forms a number of very symmetrical and striking projections. One of these nobs and its portion of the sensory epithelium is represented in fig. 5. On examining these projections more closely we see that the fibres of the olfactory

nerve end in the little nobs of cells, and that each of these little nobs is neither more nor less than a collection of ganglion cells (fig. 6), formed from the neuroepithelium, projecting at regular intervals from it, and forming a mosaic-like pattern. The nobs of cells are very characteristic of JACOBSON'S organ in snakes, and there are from 150 to 200 of them in each organ. In a slightly later stage, in which the cartilage is beginning to be formed (fig. 2), the organ has become more like that of the adult.

The sensory epithelium is now made up of the following constituents: (1), an inner layer of sense cells (*sb*), beyond these (2), several layers of elongated „nuclei“; more outwards (3), a fairly thick layer of more rounded „nuclei“<sup>1</sup>), and, outside of all (4), the little nobs of ganglion cells. These latter are still more marked than in the preceding stage, and the fibres of a large branch of the olfactory nerve end in them. They possess now somewhat of a pear-shaped appearance, and I shall speak of them, for reasons to be afterwards developed, as the smell-bud ganglia. Morphologically they are the homologues of lateral ganglia, for like them they owe their origin to the neuro-epithelium, which in its turn is homologous with the sensory epithelium of a segmental lateral sense organ.

A number of these smell-bud ganglia, and the columns to which they give rise, are drawn, as seen in the section just described, in fig. 4.

The next stage to be considered is much more advanced, and the cartilages are all fully formed. It is represented in fig. 1, a longitudinal vertical section of an advanced *Tropidonotus* embryo of 10 to 12 centimetres in length.

The section passes through one olfactory lobe (*ol l*) and the course of its olfactory nerve (*ol*). The nerve is divided into the two branches described above, and the section cuts the JACOBSON'S organ branch at its thickest portion. Part of the branch to the nose proper is also cut, and the plane of section has passed through the inner wall of the nasal cavity.

The wall of the duct of JACOBSON'S organ, (*J o d*) is also seen

---

1) The histologist usually speaks of such structures as these as „nuclei“. The morphologist, however, must assign a true ganglionic cellular nature to them, no matter how small the body of the cell may be, here they are no doubt ganglionic.



in the section, and the figure depicts a section taken through the central portion of JACOBSON'S organ.

The columns of smell-bud ganglia have increased in size, and project into the mucosa more than in the last figure described. They appear to have increased at the cost of the cells forming the outer layer of „nuclei“ in fig. 6.

Here, as during the whole course of development, it is very easy to demonstrate that the fibres of the olfactory nerve end in these columns, or smell bud ganglia (see figs. 4 and 5).

### Jacobson's organ of the adult snake.

In a section of JACOBSON'S organ of an adult snake, such as is figured in fig. 7, it will be noticed that the smell-bud ganglia are still more marked than in the embryo, and indeed, the whole sensory epithelium of JACOBSON'S organ is split up into a number of columns. Towards the free surface of the organ each column forms a smell-bud comparable to those described by BLAUE in Teleosteans and Amphibians (38). The base of each smell-bud is made up of a long column of ganglionic cells, which in its turn receives the fibres of the olfactorius at its base.

The figure of the adult organ (fig. 7) is not as good as I could have wished it to be. Unfortunately, at the time this subject was under investigation, only spirit specimens of adult snakes could be obtained. The state of histological preservation of the specimen used was not very bad, and I have been obliged to content myself with what could be got from it.

I have represented a few of the sensory cells of JACOBSON'S organ from one adult, and also their connection, so far as it could be made out, with the lower lying „nuclei“ (fig. 3).

The figure is sufficiently good to show the close agreement in minute structure between the sensory epithelia of JACOBSON'S organ in the snake and in the guinea-pig (*Cavia*) as depicted by Dr. KLEIN (17, Pl. VII, figs. III and IV).

It was not likely that the striking appearance of JACOBSON'S organ in the Ophidia, as described above, should have hitherto escaped notice, although nothing is said of the matter in the text-books.

LEYDIG (23, p. 324, Pl. XV, figs. 5, 6 and 7) had already seen — and indeed, what has he not seen? — these columns of ganglion cells in the year 1872, but the methods employed by him were not

such as to give him the insight into the real facts, which my preparations have afforded me. He has given very beautiful figures, though they hardly give an idea of the extreme beauty of the organ as seen in good vertical sections. LEYDIG considered the columns as composed of connective tissue and ganglion-cells. Thus his description is not incorrect, for between the columns there is a quantity of connective tissue, and also capillaries, and by these two tissues the smell-bud ganglia are separated from one another.

But LEYDIG appears to have drawn the olfactory nerve as passing downwards between the columns (23, fig. 7); this is not correct, the nerve fibres end in the bases of the ganglionic columns as shown in my figure.

BORN (6, p. 214), in the last of his memoirs on the nasal cavities etc. has also seen and given an interpretation of these columns.

He says: „In der zwischen den Fasern liegenden kleinzelligen Masse meint LEYDIG »zweierlei Zellenarten unterscheiden zu können, solche nämlich, welche als Bindegewebszellen anzusehen wären, und andere, denen eine nervöse Natur zukommt, die somit kleine Ganglien kugeln vorstellen könnten«. Diese Deutung des kleinzelligen Materials zwischen den radiären Fasern ist, wie die Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit (!) lehrt, eine irrthümliche (?), dasselbe ist vielmehr die zellige Ausfüllungsmasse einfacher Drüsen von birnförmiger Configuration, die dicht an einander gedrängt die ganze Schleimhaut durchsetzen.“

Although BORN has seen and examined this structure of the Ophidian JACOBSON'S organ in embryos of many stages, he has given figures which are of no value to the independent reader in judging of the accuracy of BORN'S statements. The figures are simple black-board drawings without the representation of cells or nuclei of any sort. BORN'S conclusions are quite wrong, as RAMSAY WRIGHT (34, p. 389 et seq.) has already pointed out.

So far as WRIGHT'S account<sup>1)</sup> goes, it agrees with my own. He had only examined the organ in an advanced embryo (head 6 mm)

---

1) WRIGHT mentions a fuller paper by MACALLUM to follow his. I only got a sight of this after my work was written. It is buried in the Proceedings of the Canadian Institute, Toronto. MACALLUM does not appear to have got further than WRIGHT, and in his paper I could find no statements of importance which were not already contained in WRIGHT'S note.

and in the adult, and correctly describes the columns as made up of ganglion cells, and, as we shall see, quite rightly concludes that the cells of the columns are comparable to the deeper layers of the olfactory epithelium in the same animal. Hence he supports LEYDIG'S contention that the columns contain ganglionic cells, but he remarks, and in this I cannot agree, that the polygonal form of the columns has been determined by the meshes of the capillary plexus, through which the outgrowths have taken place (34, p. 391).

As a matter of fact the growth of the columns takes place before the development of the capillary plexus. He concludes, and with this conclusion I agree completely and emphasize it, that JACOBSON'S organ in Lacertilia and Snakes is a very highly specialized portion of the olfactory epithelium (p. 393).

KLEIN (18, p. 565) has also noticed cells projecting singly or in small groups into the mucosa from the sensory epithelium of JACOBSON'S organ of the rabbit. But, so far as I am aware, no observer has traced the development of the columns from the neuro-epithelium, or noticed the exceedingly close correspondence, amounting, as I think, to a complete homology, between the smell buds of the Ophidian JACOBSON'S organ (and their ganglionic columns) and the smell buds of Amphibia and fishes, as described by BLAUE (5). There is a very striking resemblance between the former and the smell-buds of *Triton cristatus* as figured by BLAUE (38, Tf. 14, fig. 36).

### Comparison of Jacobson's Organ in Lacertilia with the same structure in Ophidia.

The question naturally arises whether or not the sensory epithelium of JACOBSON'S organ in the Lacertilia ever presents the division into smell-buds and their associated ganglia such as I have just described in the Ophidia.

A superficial examination of sections of advanced or nearly ripe embryos of *Anguis* or *Lacerta* would lead to a negative conclusion. But on closer investigation of good sections, it can be made out that the deeper or ganglionic layers show traces of an imperfect division into ganglionic columns such as we found in the Ophidia. This is most easily seen in the somewhat regular wavy outline of the outermost ganglionic layers of the organ as seen in section (fig. 9 *Lacerta*, fig. 10 *Anguis*).

This wavy outline and the arrangement of the ganglionic cells in

columns, though not so marked as in the Ophidia, is, however, to be made out more or less perfectly in both *Lacerta* and *Anguis* (figs. 9 and 10). But, except in the Amphisbaenidae, it has not yet been possible to detect a division of the sensory end-cells into smell buds such as can be observed in the adult snake (figs. 7 and 15).

### Jacobson's organ and the ordinary nasal epithelium in Ophidia and Lacertilia.

I have not had any good sections of the nasal epithelium of adult snakes, but in sections through advanced embryos of the stage represented in fig. 6 for JACOBSON'S organ, it is not difficult to make out the same regular wavy outline as in JACOBSON'S organ of the lizards. I have represented an exact camera drawing of such a piece of olfactory epithelium from the same embryo as fig. 6 in fig. 13. Here it is very obvious that similar divisions into smell-buds and their ganglia are at the bottom of the structure of the nose, as well as of JACOBSON'S organ, in snakes. The difference lies in the lesser development of the smell-bud ganglia in the former case, and JACOBSON'S organ in snakes (for that matter in *Lacertilia* also), must be an incomparably finer sense organ than their nose-proper.

*Anguis* and *Lacerta* have essentially the same sort of nasal epithelium as *Tropidonotus*. That is, they, and to a still greater extent the Amphisbaenidae, present the appearances in their olfactory epithelium which have just been described for Ophidia, and fig. 13 would serve for the former just as well as for the latter. I have not thought it worth while to figure the olfactory epithelium of either *Lacerta*, or *Anguis*, or an Amphisbaenid.

### Conclusions.

It was almost certain before these researches, and it is now a fact, that JACOBSON'S organ of Reptiles is a specially differentiated part of the nose. It is most highly developed in Lacertilia and Ophidia, and as yet no trace of it has been found in either Crocodilia or Chelonia. I have searched for it in Chelonians and in embryo Crocodiles, but in vain.

The two groups in which JACOBSON'S organ is well developed,

the Ophidia and the Lacertilia<sup>1)</sup>, are apart from it, endowed with a very simple olfactory organ, — very simple as compared with the nasal organ of Crocodilia and Chelonia.

On the face of the facts, it looks as though these things stood in relationship to each other. Possibly the nose-proper of Lacertilia and Ophidia has a simple structure, because of the high development and extreme delicacy, as a sense organ, of JACOBSON'S organ. On the other hand the Crocodilia and Chelonia are recompensed for the absence of JACOBSON'S organ by the much greater complexity of their olfactory organs proper (vide nos. 43 and 16).

GÖTTE (10, p. 654), FLEISCHER (8, p. 8), BORN (3, p. 120) and KÖLLIKER (20, p. 9) are inclined to regard the lower of the three cul de sacs in the Anura as the homologue of JACOBSON'S organ. This cannot be regarded as proved, or even as probable. The Lacertilia and Ophidia appear to have no very close relationships with the Anura, their Amphibian ancestors were probably of another type, and the complexity of the nose in the Anura is explicable in the same way as that of Crocodilia and Chelonia.

It should not be forgotten that the parietal eye, a very old sense organ found even in Cyclostome fishes and apparently in no others (as a developed sense organ), is well developed in the Lacertilia, while it is very highly degenerated in the Anura.

In fact, these two organs alone, the parietal eye and JACOBSON'S organ, appear to place a vast gulf between the Ophidia and Lacertilia on the one hand, and the Anura on the other. They also sharply separate the two groups of Reptiles<sup>2)</sup> just mentioned from the Chelonia and Crocodilia.

As WIEDERSHEIM remarks (54, p. 400) there appears to be no homology between the so called JACOBSON'S organ of the Gymnophiona and that organ of the Reptilia, and the so called JACOBSON'S organ of the former group ought rather to be called the secondary olfactory organ to prevent confusion. In no sense can it be rightly named a

---

1) The Amphisbaenidae possess a JACOBSON'S organ whose structure is completely Lacertilian.

2) Prof. W. K. PARKER (26, p. 407, No. 38, p. 636) concludes that the skulls of snakes and Lizards present close resemblances in their development.

JACOBSON'S organ; for JACOBSON did not discover it, and it is not homologous with the organ he did detect.

It may here be noted, and Prof. WIEDERSHEIM agrees, that the division of the olfactory nerve into two branches in the Gymnophiona cannot be regarded as corresponding at all to the division of the branches of a cranial nerve to each side of a gill-cleft as WIEDERSHEIM (33) and MARSHALL (33) formerly considered. It is only a division of the olfactory nerve into two portions comparable to, though hardly homologous with, the divisions of the olfactory nerve in lizards and snakes into two branches, one to the nose proper and the other to JACOBSON'S organ.

This brings us to the disputed question of the quondam existence of prae-oral clefts, a matter which cannot be discussed here in detail.

DOHRN and MARSHALL (39 and 52), as is well known, have endeavoured to establish the claims of the nose to rank as a modified gill-cleft. In a former paper I tried to show that this view was untenable. Regarding that attempt a good deal of misunderstanding exists, and it will be well to consider once more the true morphological nature of the nose in the light of recent work. In my opinion there does not exist a particle of evidence to show that the nose is a modified gill-cleft, and at present, the evidence that a gill-cleft formerly existed on the haemal side of the nose is to many zoologists not very convincing.

There is nothing in the development of the nose *per se* to suggest a gill cleft, on the contrary, the comparison of the olfactory nerve and organ with the sensory portion of a cranial branchial nerve, its complicated ganglia and sensory epithelium is now complete. There is no evidence of branchial musculature and cartilages, of motor roots of the olfactory nerve, still less of the existence of an actual branchial cleft.

Like a typical branchial nerve, the olfactory nerve develops elements from two sources: from the epiblast just outside the foundation of the central nervous system, and from the special neuro-epithelium. The latter, like that of the facialis or vagus, grows in length by increase within itself, and in many cases, *Polypterus* (WALDSCHMIDT), some Teleosteans, Amphibians and Reptiles, again like the neuro-epithelia of facialis or vagus, it later on in development divides up into a number of smell-buds, comparable exactly to the sense organs of the lateral line.

GEGENBAUR (45, p. 15) and EMERY (50, p. 590) regard this segmentation into smell-buds as a secondary condition, which destroys the value of any comparison with the sense organs of the lateral line, and EMERY adds (p. 592) that, although MADRID-MORENO'S results controvert BLAUE'S conclusions, „wird die Ansicht BEARD'S, dass das Riechorgan der Reihe der „branchialen“ Sinnesorgane gehöre, weder bekräftigt noch erschüttert.“

I confess to a very different opinion. If the results of MADRID-MORENO could justifiably be regarded as having the effect on BLAUE'S conclusions, which Prof. EMERY and his pupil think they have, then not only would BLAUE'S conclusions go to the winds but mine also. In reality, MADRID-MORENO'S work has no sort of influence on the one or the other.

It was just what one would expect from considerations of the lateral line development that at first there would be a piece of neuro-epithelium which would only later on in development divide up more or less completely into separate sense buds. The lateral line, as of course Prof. EMERY knows, also arises in this way, and instead of producing evidence against BLAUE'S views or mine, Prof. EMERY and his pupil have, though to a very slight extent, unwittingly helped our cause. Not that my conclusions agree with BLAUE'S on all points — of that I have already spoken in a former paper — but I agree fully with him in regarding the smell-bud as the original condition of the nasal sense organ, as the condition in which it was a branchial or lateral sense organ whether a gill cleft was present or not.

The argument employed by Prof. GEGENBAUR (45) against the primitive nature of the smell-bud is that the lower forms, i. e. the Selachians and Physostomi, present an even olfactory epithelium in which no division into sense buds has taken place. Here several things are overlooked. Firstly it is tacitly assumed that the forms with sense buds are derived from forms without them, i. e. from these so called lower forms. Again it is assumed that the Selachians are more primitive forms than other groups, i. e. Ganoidei. This latter point is really an open question and a good deal can be said, and has yet to be said, about the relationships of Selachians to other groups of fishes. When one also remembers that smell-buds have been found in Ganoids (*Polypterus*) it will be at once evident that the existence of them in only certain groups of Teleostei does not affect the question



of their primitive nature, for all zoologists hold the Teleostei to be derivatives of Ganoids, and the Ganoids have certainly not been evolved from any fishes like existing Selachians.

Further, if the undivided condition of the olfactory epithelium (a condition the actual existence of which is not certain, for possibly everywhere the ultimate structure of that epithelium has the form of buds) is the primitive one, then an argument supporting that view can be just as well applied to the sense organs of the lateral line. But, if any morphologist will venture to assert that a linear streak of sensory epithelium, reaching from the vagus region to the posterior end of the tail, was the original condition of the lateral line, he will find himself stranded in a whole sea of troubles and contradictions.

EMERY remarks (50, p. 590) „falls die BLAUE'sche Ansicht richtig wäre, so sollten in der Ontogenie solcher Fische, welche im erwachsenen Zustand keine Riechknospen haben, solche Knospen oder doch Spuren davon während der Jugend auftreten etc.“

The necessity is not obvious. The lateral line, (in the ontogeny wohl bemerkt), is at first undivided into sense buds, and why may not that also happen, and even remain permanently, in the case of the nose, without prejudice to the morphological nature of the „Riechknospen“, if they do appear?

If they do not become differentiated, then the nose epithelium remains in a more embryonic condition (so to speak). How does Prof. EMERY know that smell-buds are not always present in the nose in a disguised form? The facts recorded here for JACOBSON'S organ — a part of the nose! — should be taken to heart, for were it not for the development of the smell-bud ganglia it would hardly be possible to recognise the smell-buds themselves, but they would be present none the less!

The questions here touched upon and the answer to Prof. GEGENBAUR'S argument regarding the nose and the branchial or lateral sense organs themselves could be best discussed after the publication of my further researches on these sense organs; this publication is all the more necessary as in my opinion the facts of development are very clear. Much of the morphology of the lateral line can be made out, and the phylogenetic origin of the sense organs appears to me to be now obvious. What the facts and probabilities are we shall see in the memoir which follows this. Here only the remark that Prof. DOHRN'S recent statement (40, p. 452), that the lateral nerve grows from the ganglion to the peripheral sense organs just like an ordinary

nerve is wrong and misleading. How does an ordinary nerve grow?<sup>1</sup>) In horizontal sections the mode of growth of the lateral nerve is seen to be as I formerly described it (36, pp. 19—20). Transverse sections of embryos, and on such sections Prof. DOHRN seems to have chiefly relied, are valueless for deciding this point.

But I must now close. The researches in hand during the past two or three years in addition to other results, here rendered more and more certain the view that the nose and ear are specially modified parts of the system of lateral or branchial sense organs. And there does not appear to be any evidence for any other view of their homology. If there be evidence to show that the nose and ear are modified gill-clefts, it ought to be produced. And regarding the gill nature of the ear Profs. DOHRN and FRORIEP ought either to endeavour to establish or to abandon their position.

Though I agree with many of DOHRN's doctrines and conclusions, I cannot support the gill-cleft nature of nose, ear, or hypophysis.

The true morphological nature of all three now appears to be clear, and personally, if I persist in my views, it is not because they are mine, but because they are so far the most satisfactory and most probable.

Finally, I must once more point out that VAN WIJHE's researches on the development of the olfactory nerve, as described in the introduction, have not the bearings on the question of the morphology of the nose which VAN WIJHE's ascribed to them. They support the view that the nose is the homologue of a segmental lateral sense organ, and show that its nerve is homologous with the sensory portion of a cranial segmental nerve. In possessing an epiblastic origin apart from the central nervous system as described by VAN WIJHE (55) the olfactory nerve agrees with any other cranial segmental nerve. In brief, the olfactory nerve (better ganglionic foundation) is derived from two sources (lateral ganglion and neural ganglion) just as I recently stated to be the case for all true cranial segmental ganglia (37).

---

1) This question is answered very differently by different morphologists: see the recent memoirs of Profs. DOHRN and HIS and of myself.

---

### Bibliography of Jacobson's organ<sup>1)</sup>.

1. BALOGH, C., Das JACOBSONS'sche Organ des Schafes, in: Sitzungsbericht Akad. Wien. 1862.
2. BÉRANECK, E., Sur le développement des nerfs craniens chez les Lézards, in: Recueil. Zool. Suisse. Vol. 1, 1884, p. 519.
3. BORN, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien, in: Morph. Jahrb. Bd. 2, 1877.
4. — — Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amnioten. Theil I. Ibid. Bd. 5.
5. — — Theil II. Ibid. Bd. 6.
6. — — Theil III. Ibid. Bd. 8.
7. DURSÝ, E., Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.
8. FLEISCHER, E., Beiträge zu der Entwicklungsgeschichte des JACOBSON'schen Organs etc., in: Sitzungsber. phys.-med. Soc. Erlangen 1878.
9. GEGENBAUR, C., Ueber das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen, in: Morph. Jahrb. Bd. 11. 1885.
10. GÖTTE, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
11. GRATIOLET, \* Recherches sur l'organe de JACOBSON. Paris 1845.
12. HERZFELD, P., Ueber das JACOBSON'sche Organ des Menschen und der Säugethiere, in: Zool. Jahrb. Bd. 3, Abth. f. Anat. und Ontog. 1888.
13. HARVEY, R., Note on the organ of JACOBSON, in: Quart. Journ. Microsc. Sci. 1882.
14. HIS, W., Anatomie menschlicher Embryonen.
15. JACOBSON, \* Rapport de M. CUVIER, sur un Mémoire de M. JACOBSON, in: Ann. du Mus. d'histoire naturelle. T. 18. 1811.
16. KLEIN, E., Contributions to the minute anatomy of the nasal mucous membrane, in: Quart. Journ. Microsc. Sci. 1881, Vol. 21.
17. — — A further contribution to the minute anatomy of the organ of JACOBSON in the guinea-pig. Ibid. 1881. Vol. 21.
18. — — The organ of JACOBSON in the rabbit. Ibid. 1881. Vol. 21.
19. — — The organ of JACOBSON in the dog. Ibid. 1882.

1) In this list all text-book references etc. are omitted, it extends to the end of February 1889.

20. KÖLLIKER, A. v., Ueber das JACOBSON'sche Organ des Menschen. Leipzig 1877, in: Grat. Schr. des Würz. Medic. Facultät für RINECKER.
21. — — Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen, in: Gratul. Schrift der Univ. Zürich. 1883.
22. LEYDIG, F. v., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872.
23. — — Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen, in: Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 8. 1872.
24. MACALLUM, A. B., The nasal region in Eutaenia, in: Proc. Canad. Inst. Toronto. 1883.
25. PARKER, W. K., The structure and development of the skull in the common snake (*Tropidonotus natrix*), in: Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1878. Pt. 2.
26. — — The structure and development of the skull in the Lacerilia. Ibid. 1879. Pt. 2.
27. — — On remnants or vestiges of Amphibian and Reptilian structures found in the skull of birds, in: Proc. Roy. Soc. London. 1888.
28. PIANA, G. P., \* Contribuzione alla conoscenza della struttura e della funzione dell' organo del JACOBSON. Bologna 1880.
29. RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1838.
30. SCHWINK, F., Ueber den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. München 1888.
31. SOLGER, B., Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien, in: Morph. Jahrb. Bd. 1.
32. WIEDERSHEIM, R., Die Stammesentwicklung des JACOBSON'schen Organs, in: Tagbl. Versamml. deutscher Naturforsch. u. Aerzte in Salzburg 1881.
33. — — Die Anatomie der Gymnophionen. 1879.
34. WRIGHT, R. R., On the organ of JACOBSON in Ophidia, in: Zool. Anz. Nr. 144. 1883.

Other works cited in this memoir.

35. BEARD, J., The segmental sense organs of the lateral line etc., in: Zool. Anz. 1884. Nos. 160, 161.
36. — — The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida, in: Quart. Journ. Micros. Sci. Nov. 1885.
37. — — Morphological Studies. II. The development of the peripheral nervous system in Vertebrates. Part I. Ibid. Octbr. 1888.
38. BLAUE, J., Ueber den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, in: Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. 1884. p. 231.

39. DOHRN, A., *Der Ursprung der Wirbelthiere etc.* 1875
  40. — — *Studien etc. XIV. Ueber die ersten Anlagen und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern*, in: *Mittheil. Zool. Stat. Neapel Bd. 8, Heft 3.*
  41. EISIG, H., *Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden.* *Ibid.* Bd. 1. 1879.
  42. — — *Die Capitelliden*, in: *Fauna und Flora des Golfs von Neapel.* 16. Monogr. 1887.
  43. FRORIEP, A., *Ueber Anlagen von Sinnesorgane etc.*, in: *Archiv f. Anat. und Entwicklungsgesch.* 1885. Heft 1.
  44. GEGENBAUR, C., *Ueber die Nasenmuscheln der Vögel*, in: *Jen. Zeitschr.* Bd. 7. 1873.
  45. — — *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes*, in: *Morph. Jahrb.* Bd. 13, Heft 1, 1887.
  46. HILL, A., *The brain-mechanism of sight and smell.* London 1886.
  47. HIS, W., *Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven*, in: *Archiv f. Anat. und Entwicklungsgesch.* 1888.
  48. HOFFMANN, C. K., *Zur Ontogenie der Knochenfische*, in: *Archiv f. Mikrosk. Anat.* Bd. 23.
  49. KLEINENBERG, N., *Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus*, in: *Zeitschr. f. Wiss. Zool.* Bd. 44, 1886.
  50. MADRID-MORENO, *Ueber die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische.* Referat von C. EMERY, in: *Biol. Centralblatt* Nr. 19, 1886, p. 589.
  51. MALBRANC, M., *Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien*, in: *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 26, 1876.
  52. MARSHALL, A. M., *The morphology of the Vertebrate Olfactory organ*, in: *Quart. Journ. Microsc. Sci.* 1879.
  53. — — *The segmental value of the cranial nerves*, in: *Journ. of Anat. and Physiol.* 1882, also separate.
  54. WIEDERSHEIM, R., *Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* 2. Auflage, 1886.
  55. WIJHE, J. W. VAN, *Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorganes der Wirbelthiere*, in: *Zool. Anz.* Nr. 238, 1886.
-

## Description of Plates.

### Alphabetical references.

*ep* epiblast, *fb* fore-brain, *hb* hind brain, *Jo* JACOBSON'S organ, *Jod* duct of JACOBSON'S organ, *n* nose, *np* neuropore, *oc* optic vesicle, *oe* olfactory epithelium, *og* olfactory ganglion, *olan* neural olfactory ganglionic foundation, *olI* branch of olfactory nerve to nose, *olII* branch of olfactory nerve to JACOBSON'S organ, *olg* lateral olfactory ganglion, *oll* olfactory lobe, *oo* eye, *p* pigment, *se* sensory epithelium, *sb* smell-bud, *sgl* smell-bud ganglion, *sglc* smell-bud ganglionic column, *V* trigeminus.

All the figures are camera lucida drawings.

The magnifications employed are A = 48, C = 120, D = 200, F = 460 diameters.

### Plate XXXVI.

- Fig. 1. Longitudinal vertical section of head of a *Tropidonotus* embryo to show JACOBSON'S organ (*Jo*) and its branch of the olfactory nerve (*olII*) ZEISS A. oc. 2.
- Fig. 2. A similar section of younger *Tropidonotus* embryo. ZEISS A. oc. 2.
- Fig. 3. Sensory end-cells of a smell-bud of JACOBSON'S organ. Adult *T. natrix*. ZEISS F. oc. 2.
- Fig. 4. Portion of sensory epithelium of JACOBSON'S organ from the same embryo as Fig. 1. To show the ganglionic columns. ZEISS F. oc. 2.
- Fig. 5. A similar column of JACOBSON'S organ of a younger snake embryo. From the same embryo as fig. 6. ZEISS F. oc. 2.
- Fig. 6. JACOBSON'S organ and its innervation in a still younger stage than figs. 1 and 2, showing the first formation of the smell-bud ganglia. ZEISS C. oc. 2.
- Fig. 7. JACOBSON'S organ of an adult *T. natrix* in longitudinal section. The figure shows the ganglionic columns (*sglc*), the terminal smell-buds (*sb*) the branch of the olfactory nerve to JACOBSON'S organ (*olII*) and a large amount of pigment (*p*).
- Fig. 8. Section of the central termination of the olfactory in a lizard embryo. The figure shows the ganglionic basis of the olfactory

nerve (*og*) and its division into two portions corresponding to the division of the olfactory organ into the nose proper and JACOBSON'S organ. The upper ganglion (*og I*) belongs to the nose proper, the lower one (*og II*) to JACOBSON'S organ. ZEISS F. oc. 2.

Plate XXXVII.

- Fig. 9. JACOBSON'S organ in longitudinal vertical section. *Lacerta agilis*. From an embryo shortly before hatching. It shows very slight signs of the division into ganglionic columns. ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 10. A similar section from a similar embryo of *Anguis fragilis*. ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 11. Section through the region of the still open anterior neuro-pore of a very young lizard embryo, showing the first origin of the olfactory neural ganglionic foundation (*ol a n*). ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 12. Section through the fore-brain region of a very young lizard embryo. Shows the limits of the olfactory neuro-epithelium (*se*) and also the olfactory neural ganglionic foundation (*ol a n*). ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 13. Portion of the nasal epithelium from the same snake embryo as fig. 6. To show the indications of ganglionic columns (*sglc*) and smell-buds (*sb*) in the olfactory mucous membrane. ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 14. Section through the fore-brain region of a very young lizard embryo, to show the epiblastic origin of the olfactory nerve, i. e. of the olfactory neural ganglionic foundation (*ol a n*). ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 15. Portion of the sensory epithelium of JACOBSON'S organ from an adult *T. natrix*. The figure shows the terminal smell-buds (*sb*) and their ganglionic columns. ZEISS D. oc. 2.

Plate XXXVIII.

- Fig. 16 and 17. Two drawings of a section through the fore-brain region of a young *Torpedo* embryo. To show the origin of the olfactory neural ganglionic foundation (*ol a n*). Fig. 16. ZEISS F. oc. 2. Fig. 17. ZEISS C. oc. 2.
- Fig. 18. Section of a *Torpedo* embryo, showing the fusion of the olfactory neural-ganglion (*ol a n*) with the neuro-epithelium (*se*). ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 19. Horizontal section through the olfactory neuro-epithelium of a *Torpedo* embryo, showing the origin of ganglionic cells (*olg* lateral ganglion) from the neuro-epithelium. ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 20. Is a low-power drawing of the section from which fig. 18 was taken. ZEISS A. oc. 2.



- Fig. 21. Transverse section of a *Torpedo* embryo, showing similar appearances to those seen in fig. 19. Also shows the limits of the olfactory epithelium. ZEISS D. oc. 2.
- Fig. 22. Shows the whole section from which the preceding figure was taken. The enclosed figure shows the portion depicted in fig. 24. ZEISS A. oc. 2.
- Fig. 23. Longitudinal vertical section of the anterior part of the head of a young *Anguis* embryo, showing the neuro-epithelium giving rise to JACOBSON'S organ (*Jo*) and the nose proper (*n*). ZEISS C. oc. 2.  $\times$  145.
- Fig. 24. Section of a *Torpedo* embryo to show the epiblastic foundation of the olfactory neural-ganglion (*ol a n*). ZEISS F. oc. 2.
-

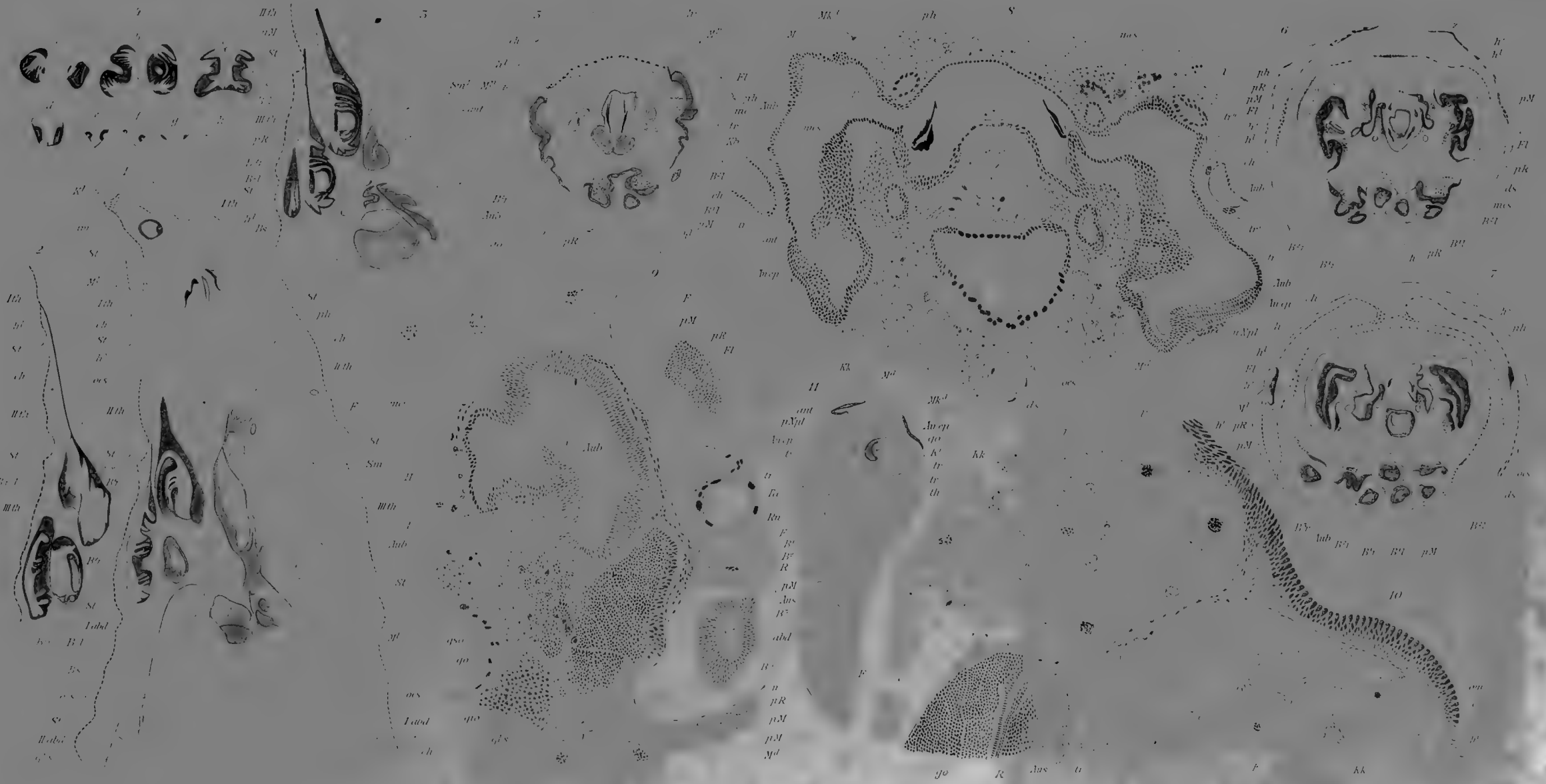
**Berichtigung.**

Seite 617 Zeile 11 von oben muss es statt: „Secret sind“ heissen :  
„Secret führend sind“.

Ende von Bd. 3 Abth. f. Anat.













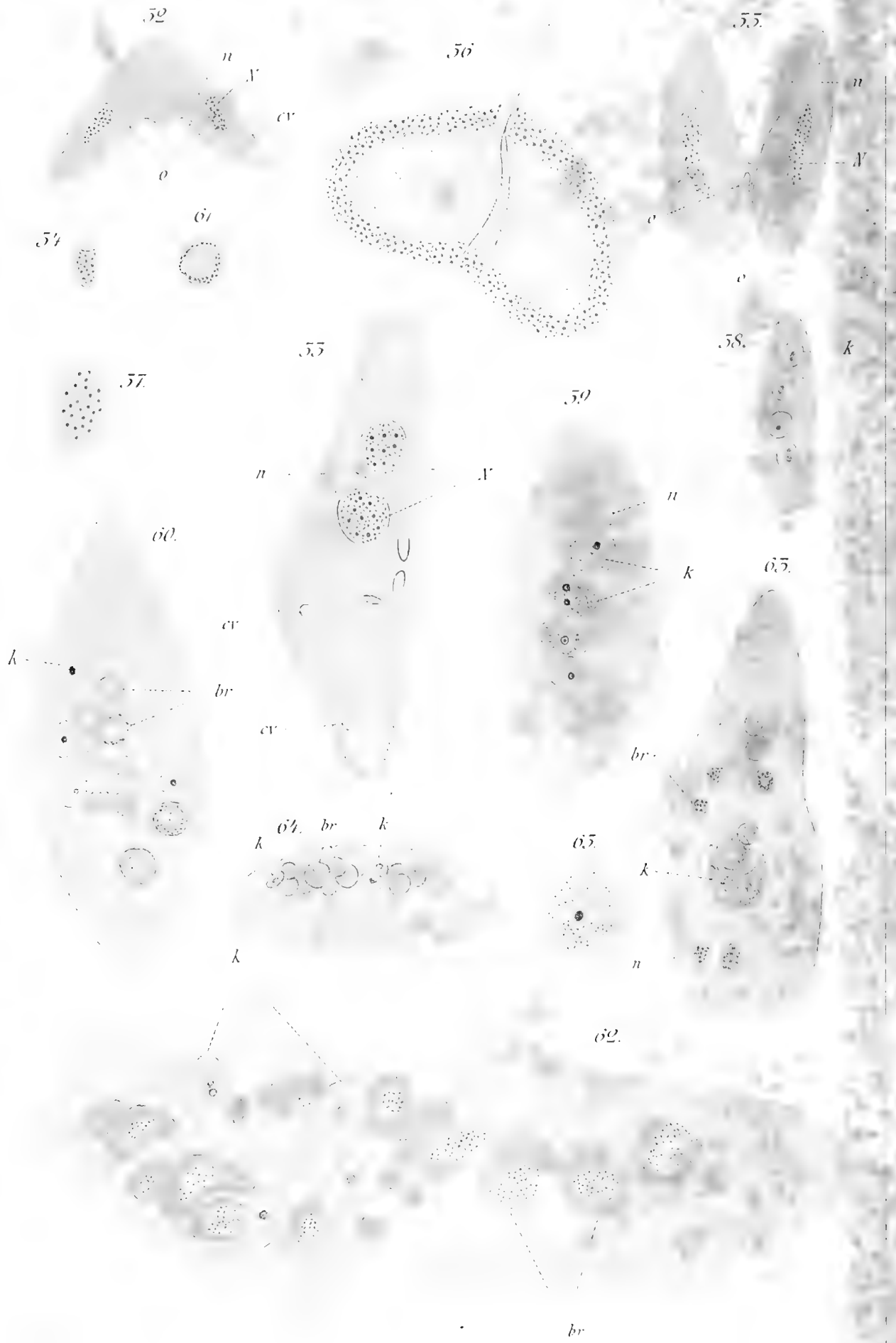


















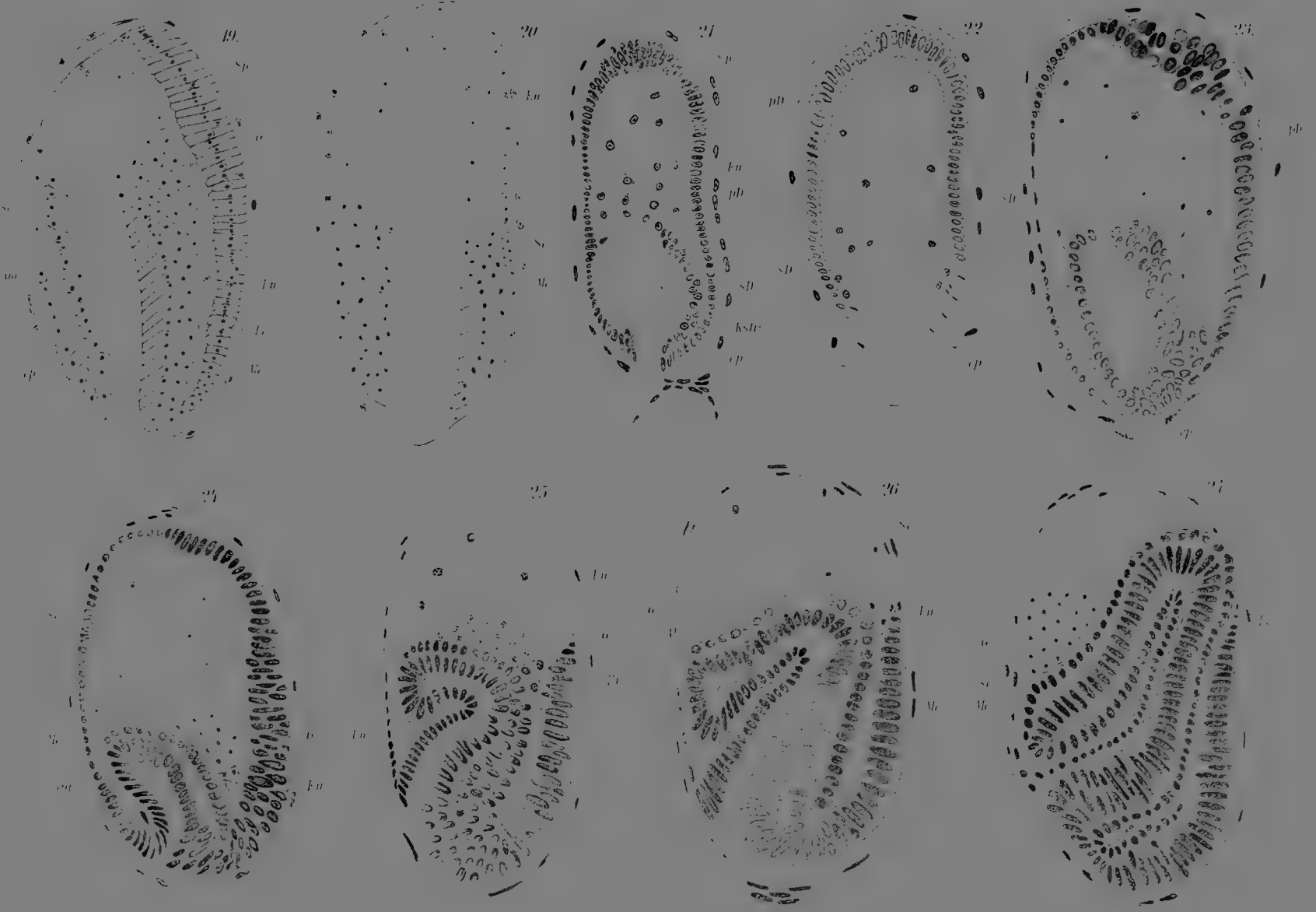










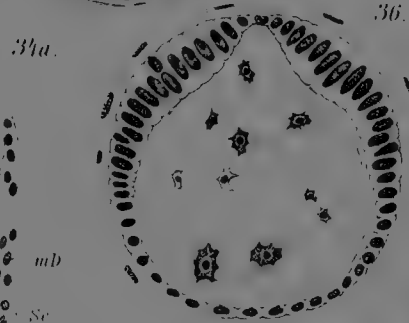
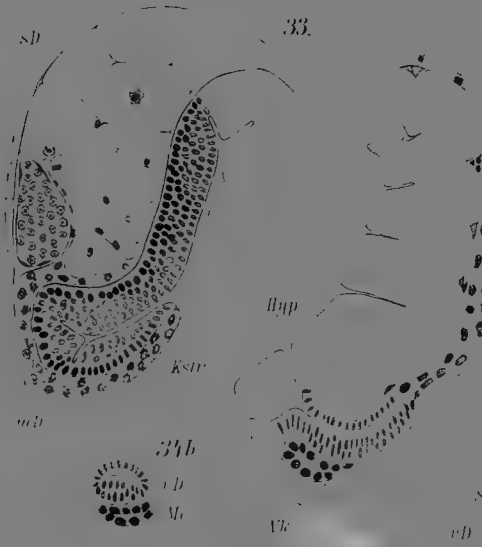
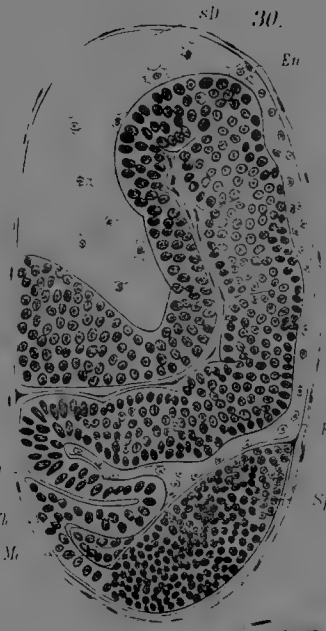
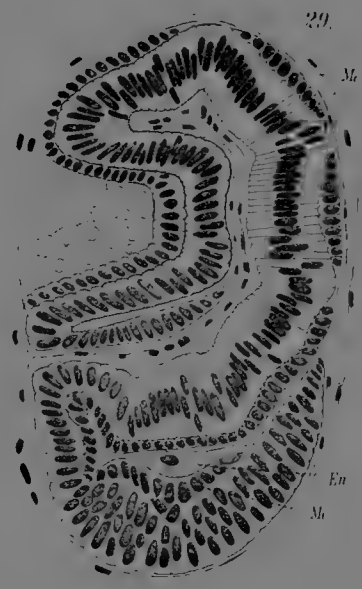










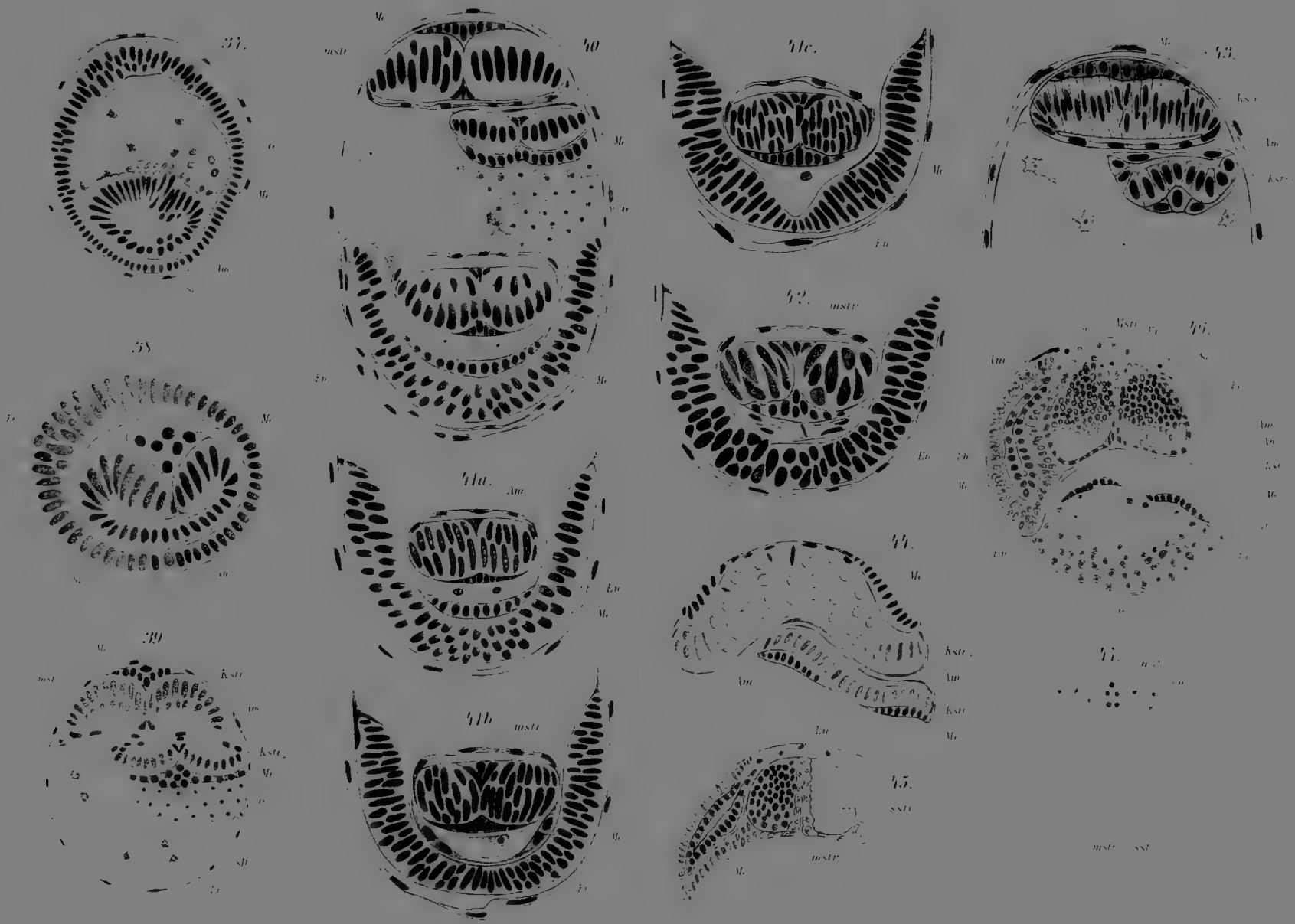




五



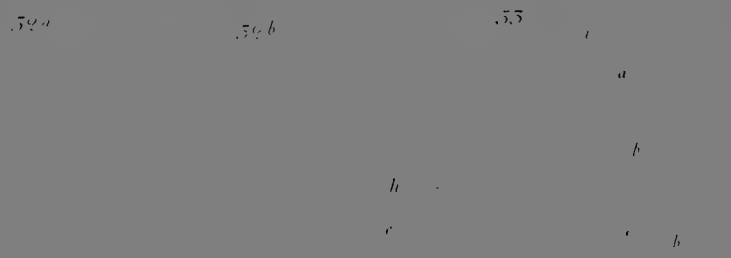
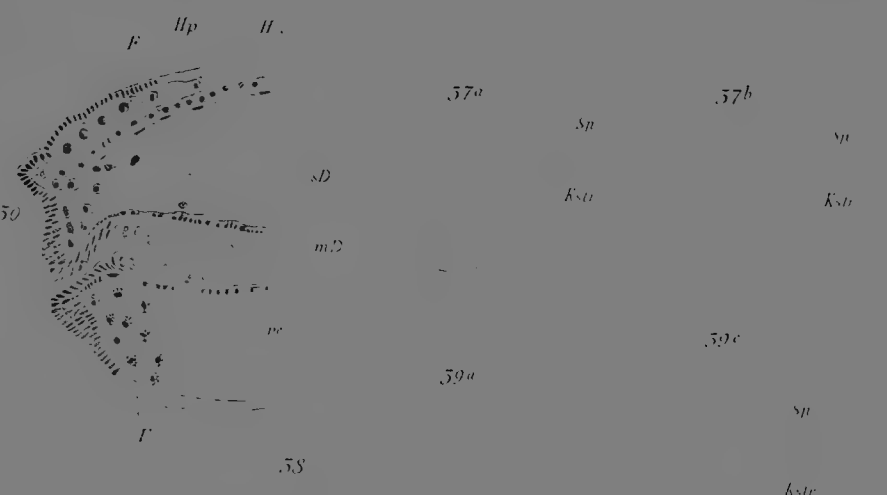
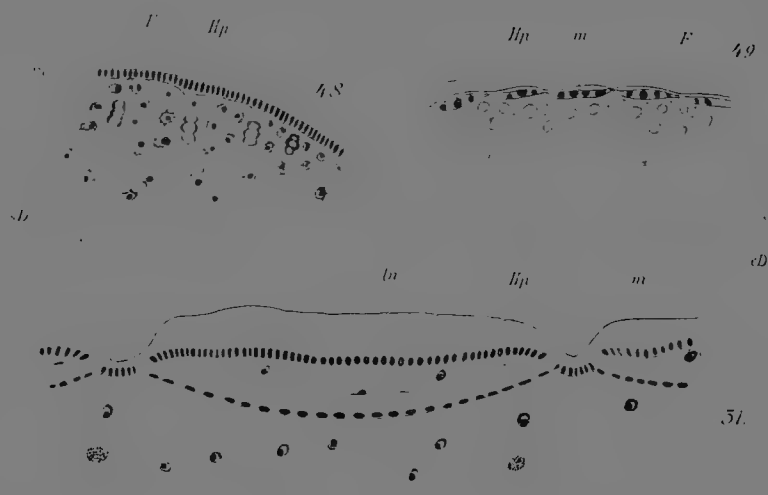




















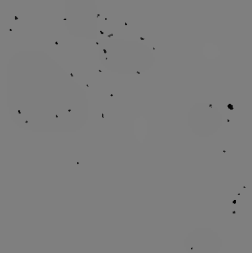








24



51



74



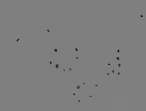
50

57

55

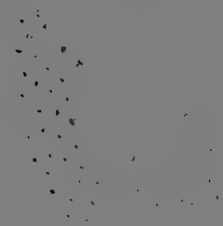
55

25



52

42



70

26



27

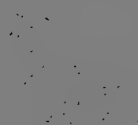
47

4

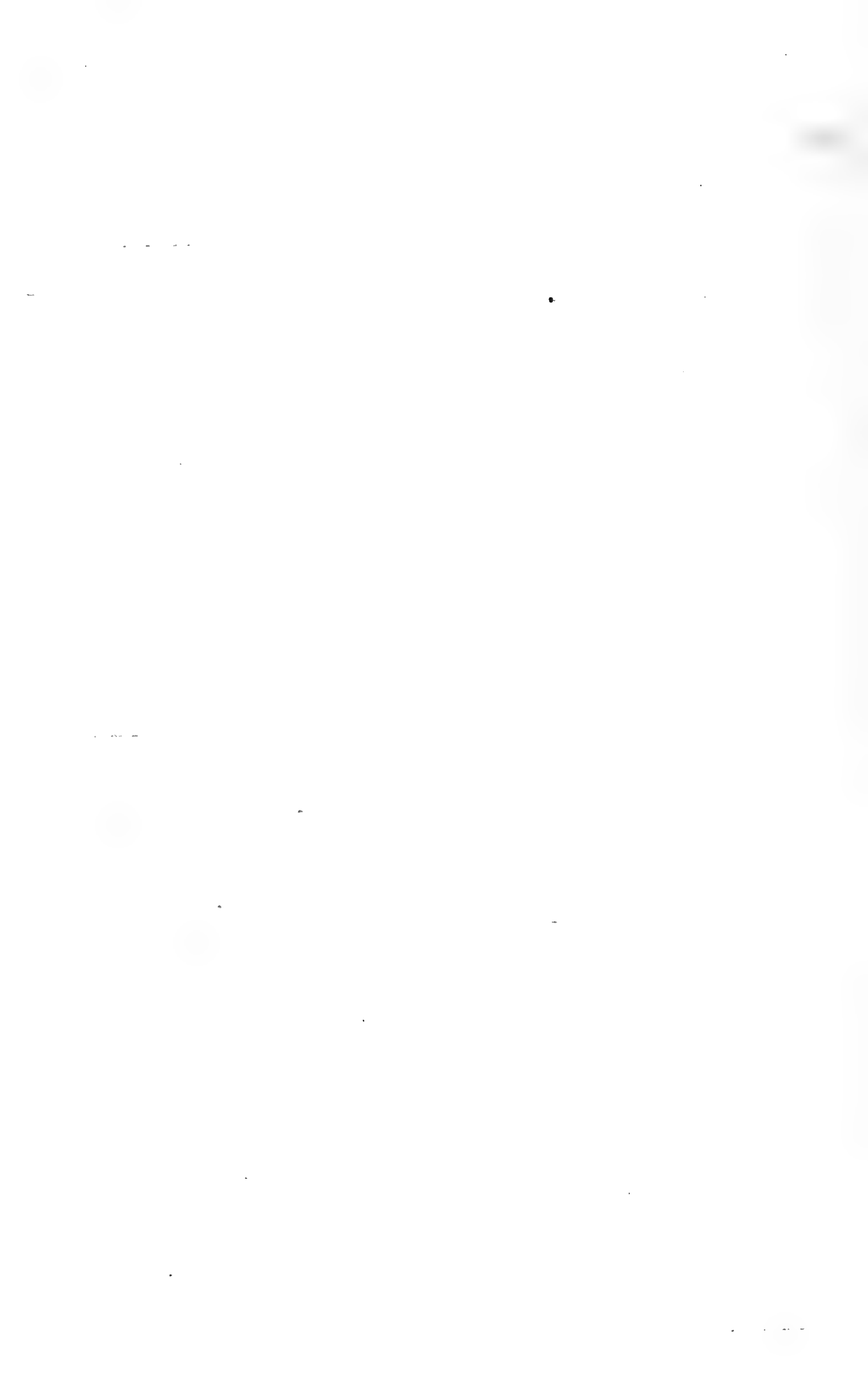
28

29

70



70

















67

68

69

77



73



71<sup>00</sup>

69



71

72



70

75

80

82



75



70

80



70



























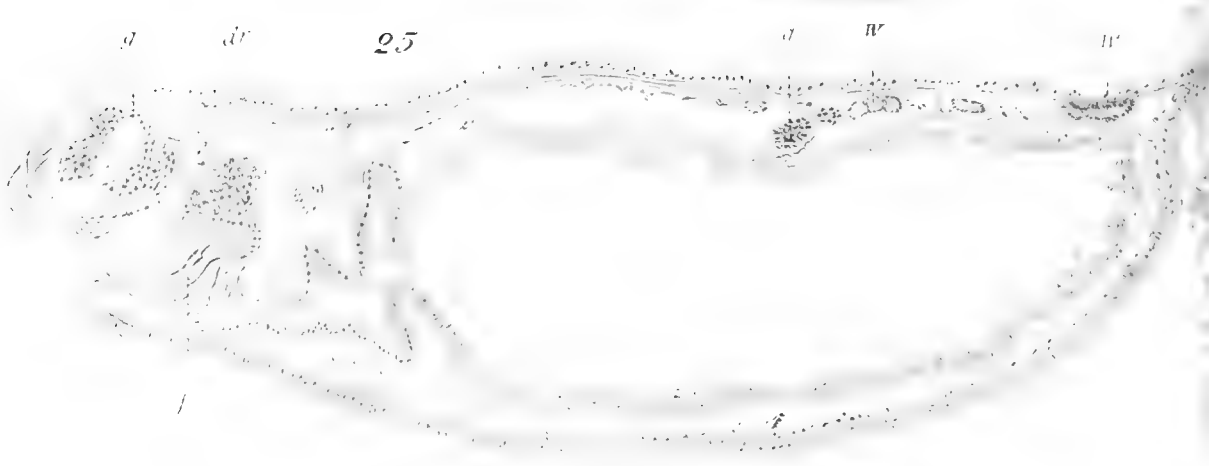
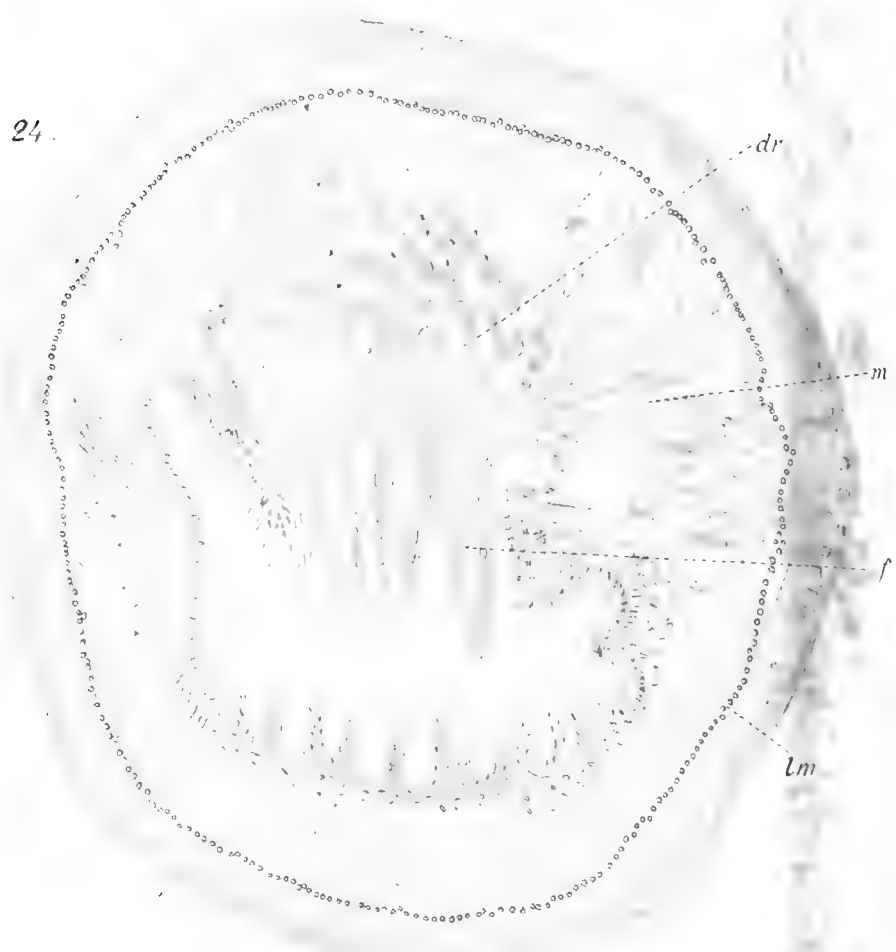
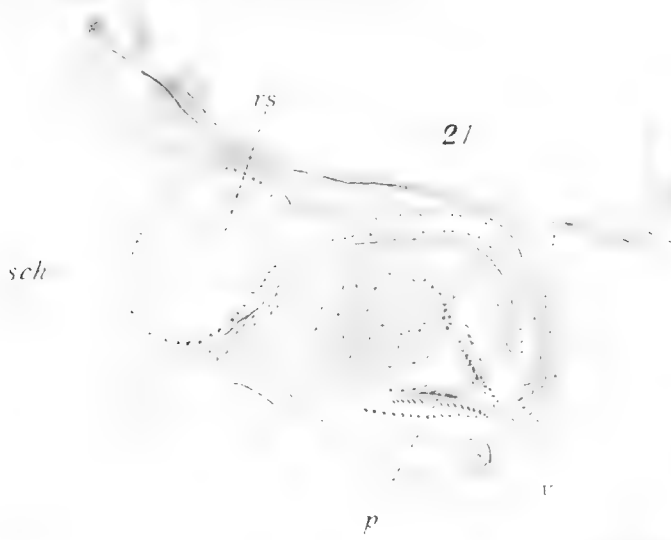










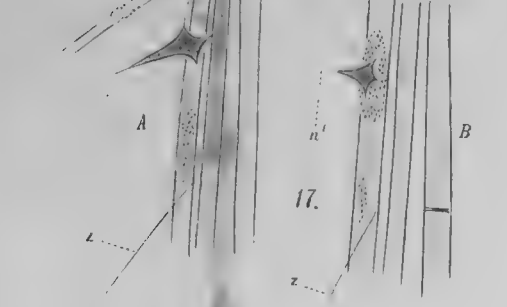
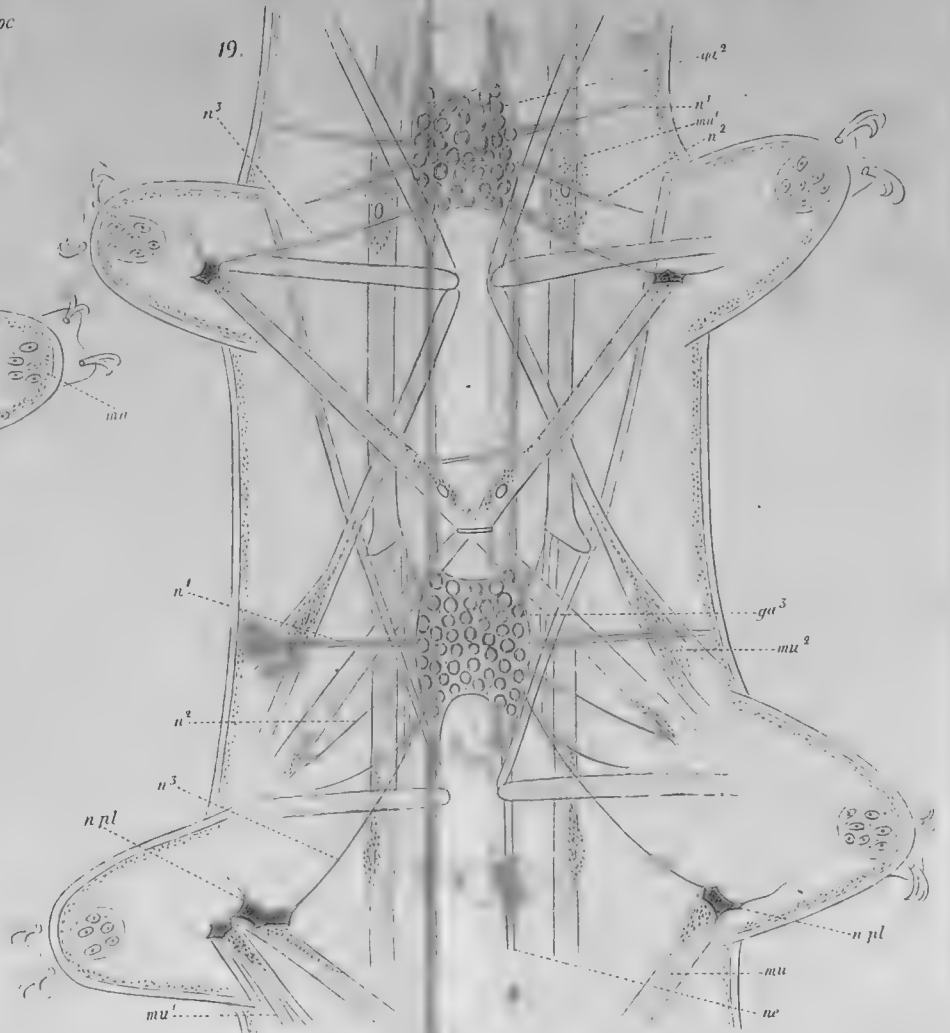
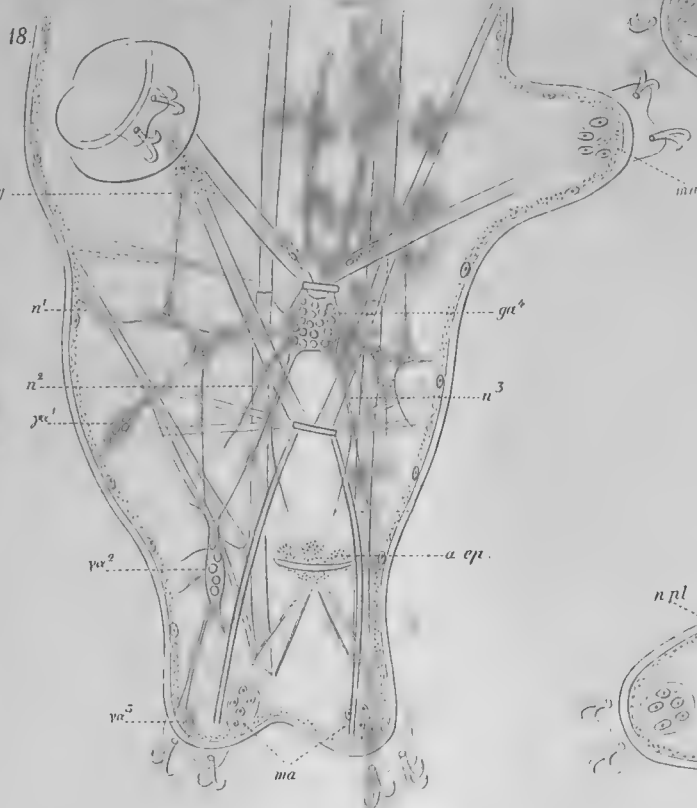
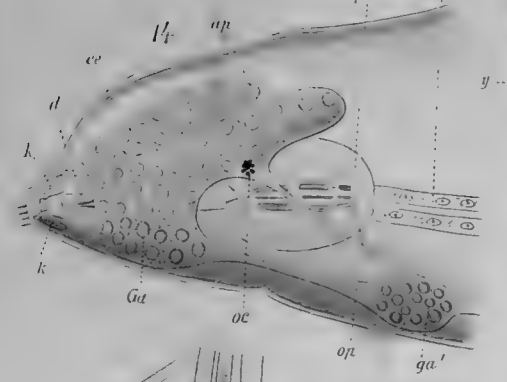
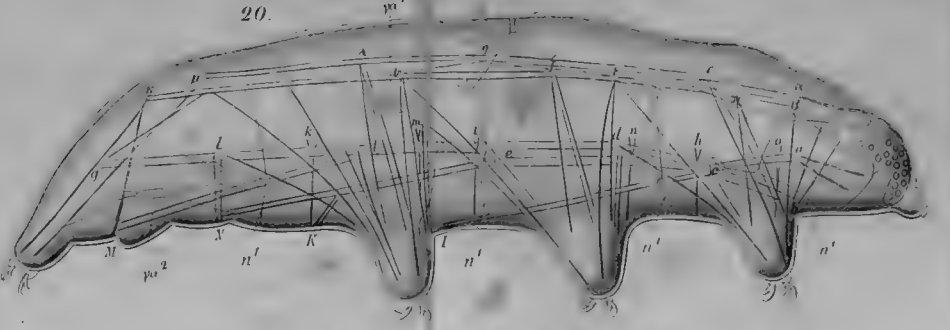
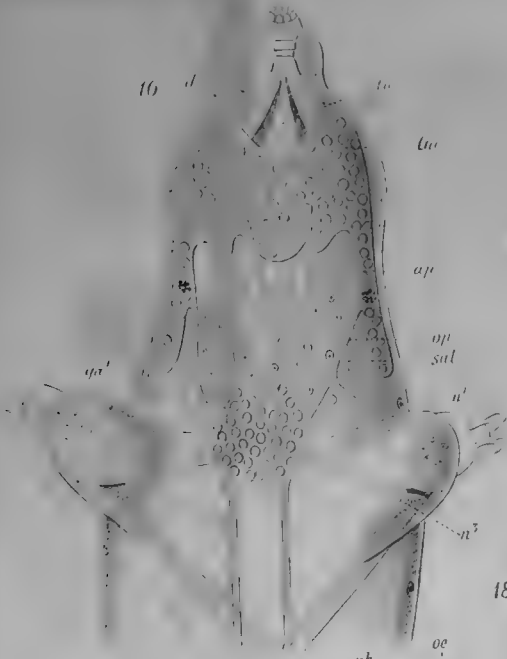


















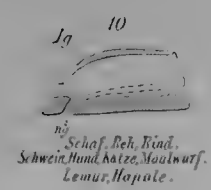
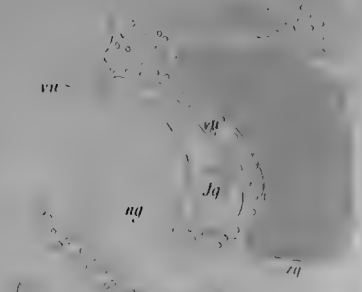
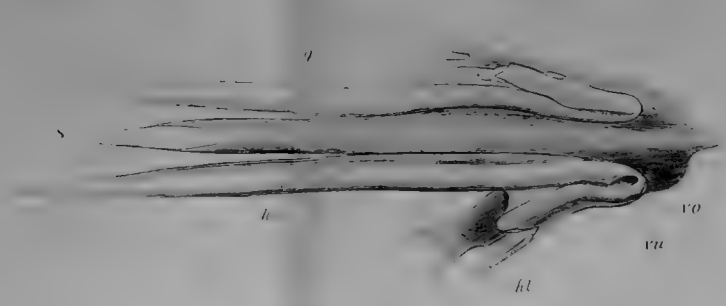
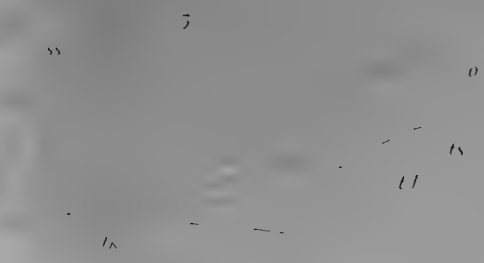
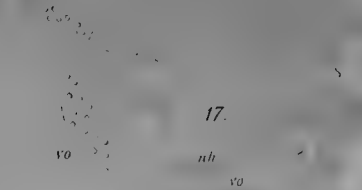
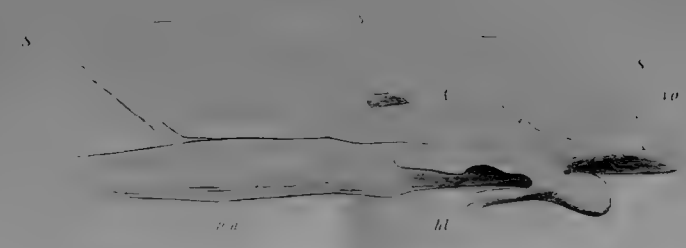
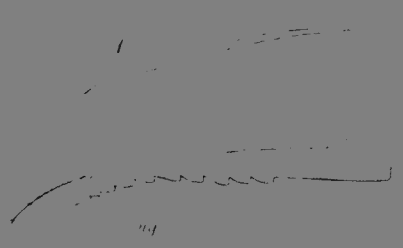








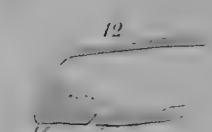




Schaf, Reh, Fend.  
Schwein, Hund, Katze, Maulwurf.  
Lemur, Hopole.



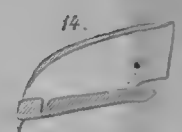
Pferd.  
Esel.



Kaninchen.  
Hase.  
Ratte.



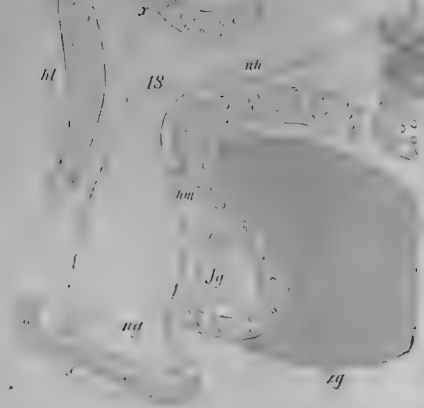
Fledermaus, Flughund.  
Cercopithecus ful.  
Inuus radiat.



Phoca vitulina



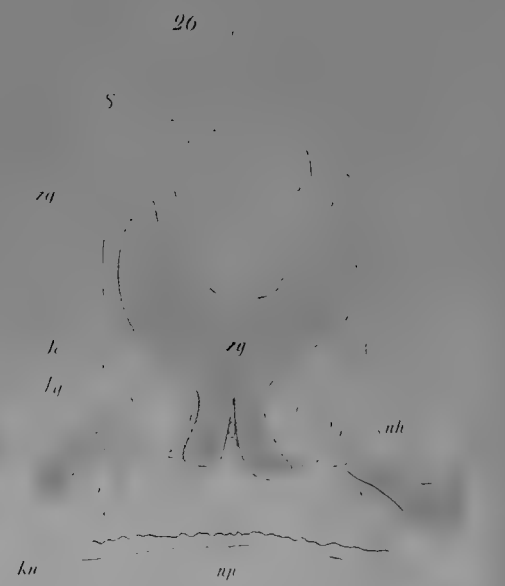
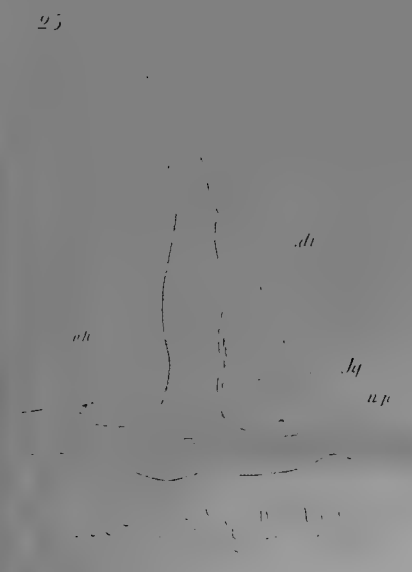
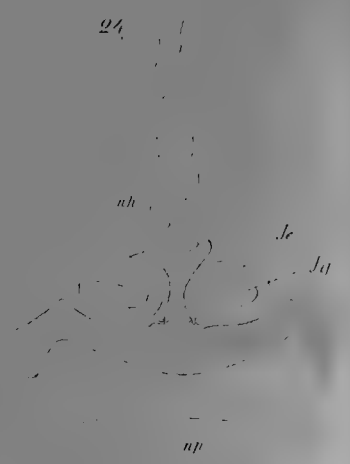
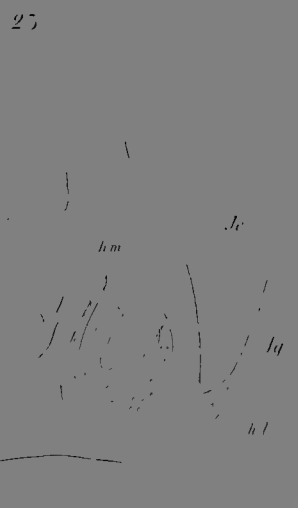
Mensch.









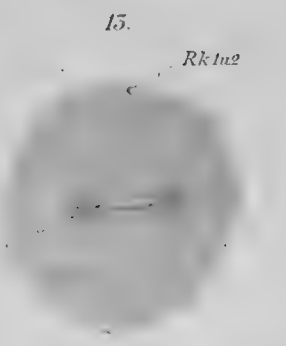
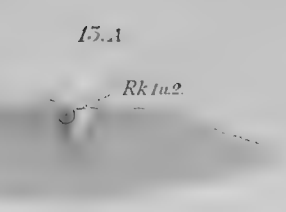
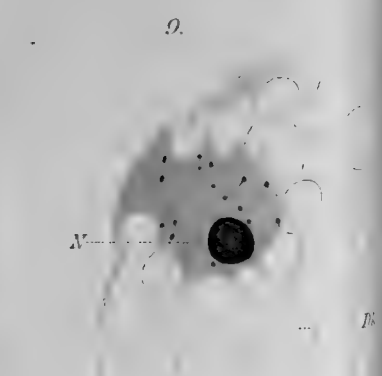
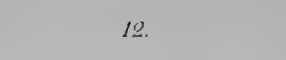
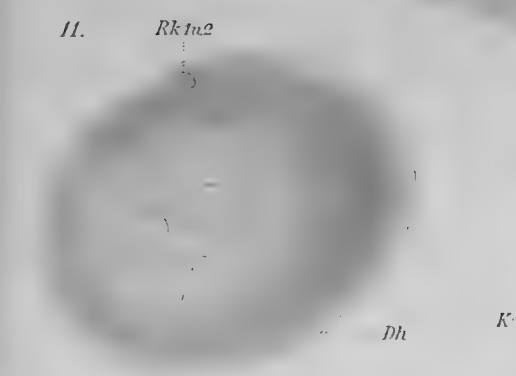
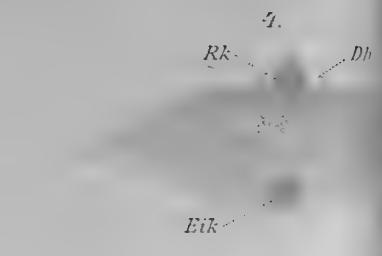
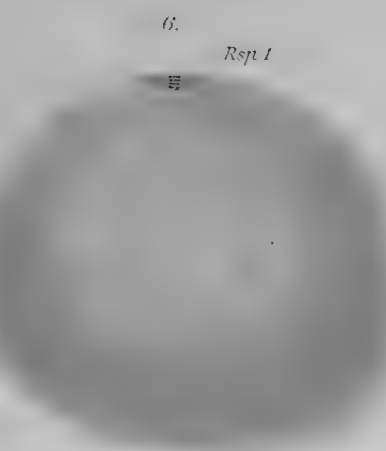
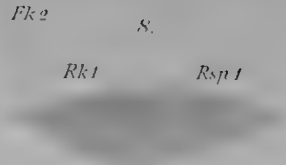
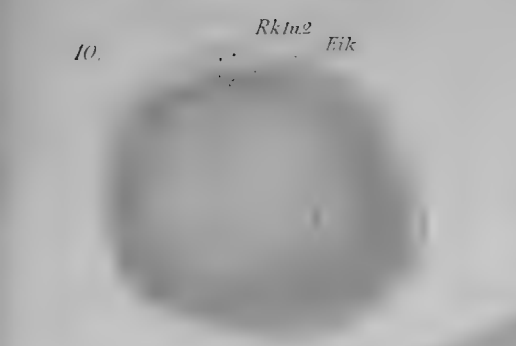
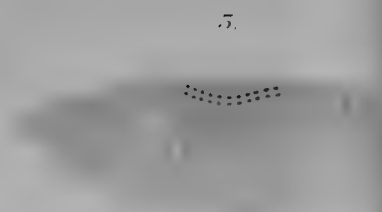
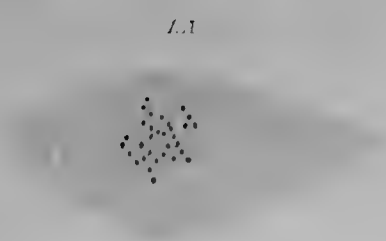
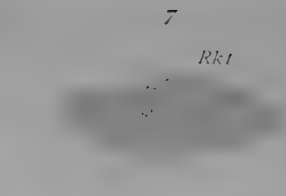
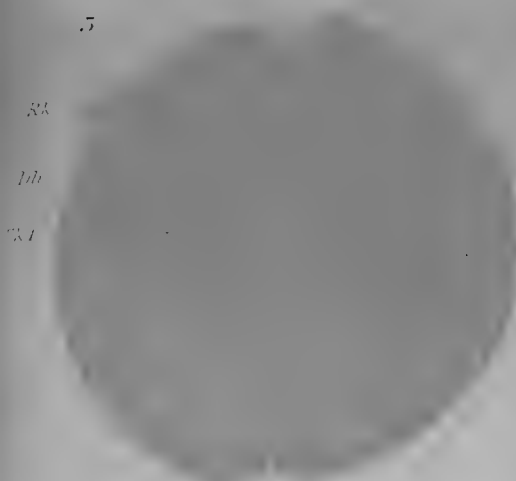
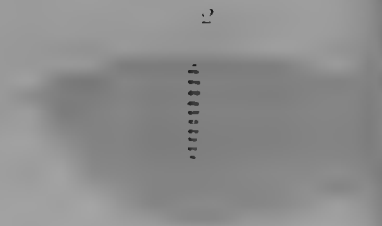


















14  
Rsp 1



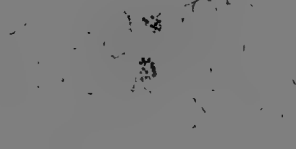
15  
Rsp 1



16  
Rsp 1



17  
Rk 1



18  
Rk 1



B

19 B

19 C

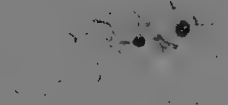
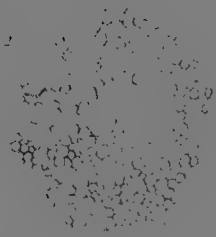
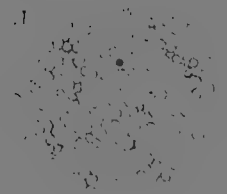
19

Rsp 2

Rsp 2

21 B

Rk 1, 2

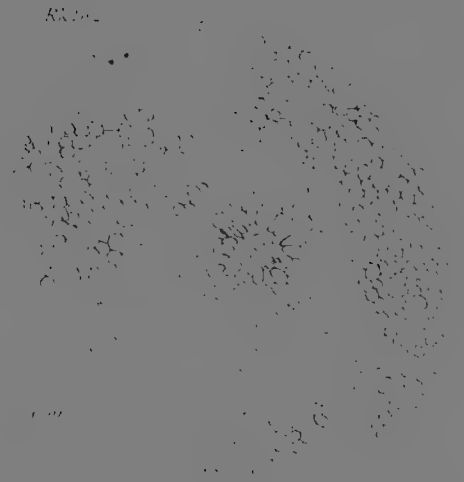
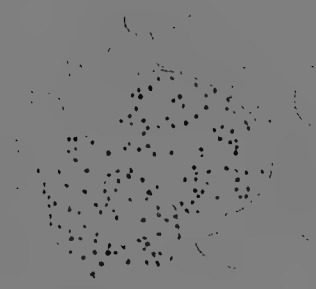
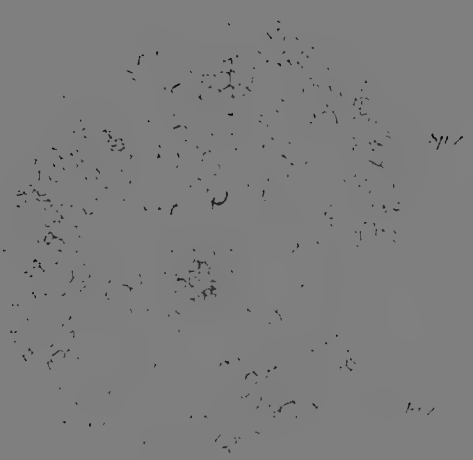


20

20 A

21 A

21



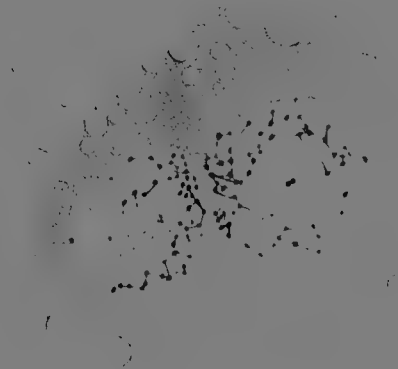




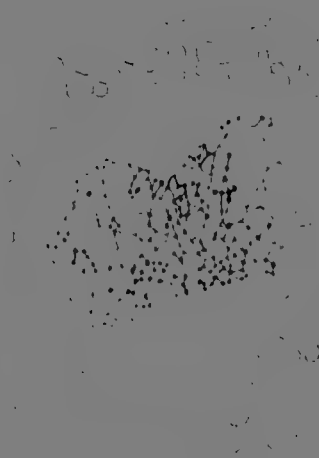




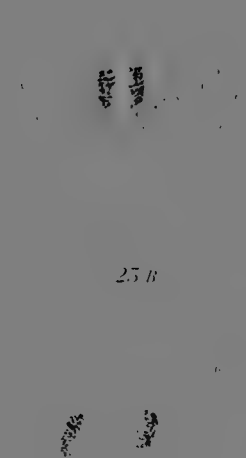
22



25



25.1



26



27

Rklu2



27.1



25

Eik



Rklu2

27

Rklu2  
Eik-Spk



Dh

Dh

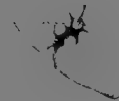
27.1



27 B



Spk

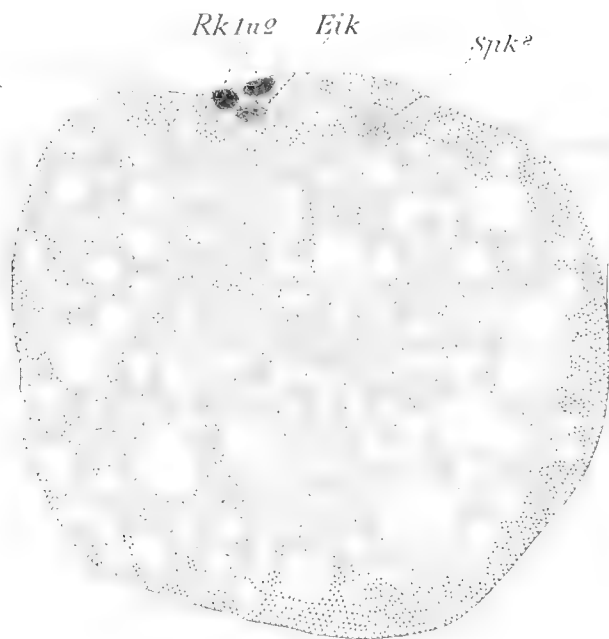


27 B



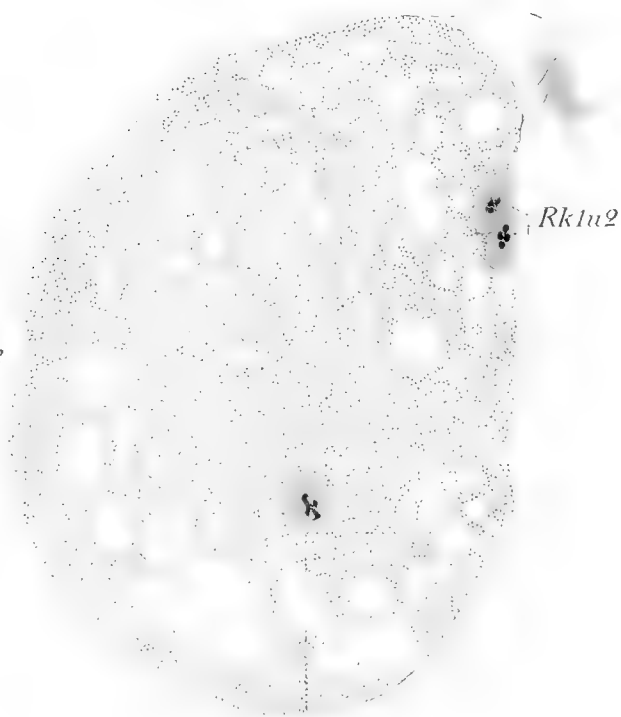
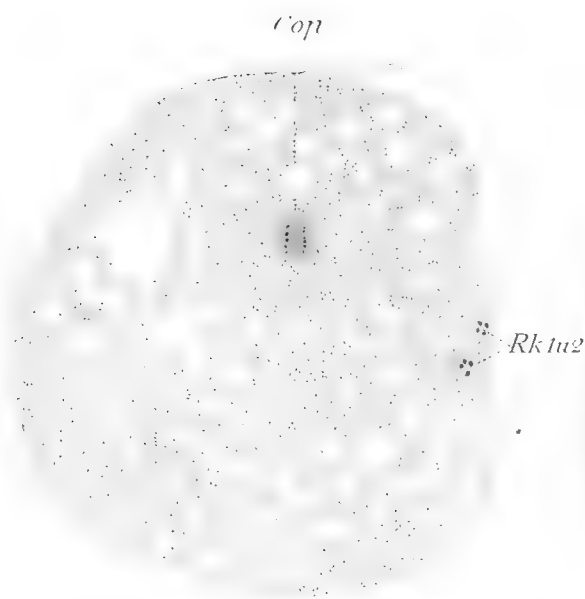


28.



29.

50.











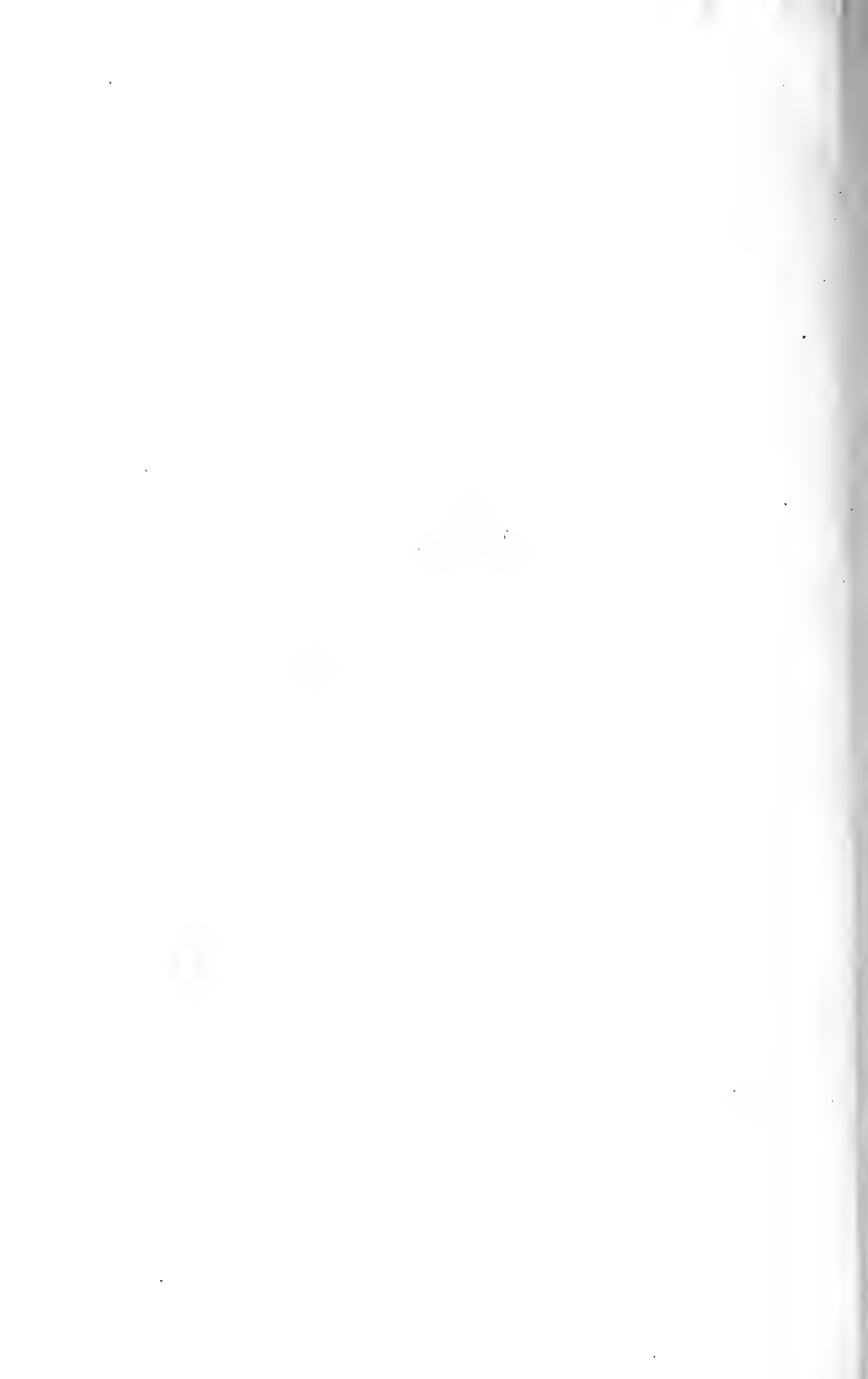








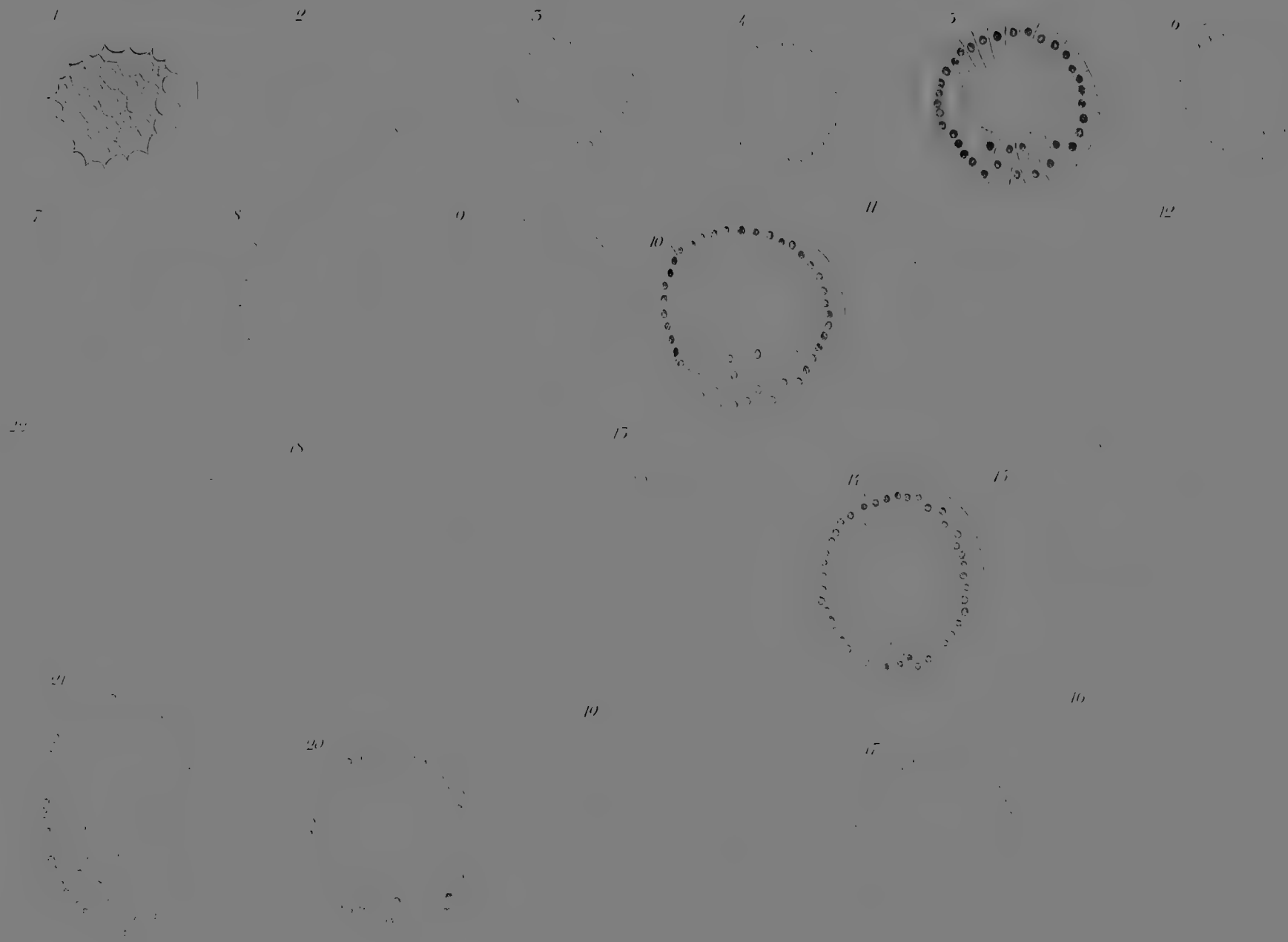


















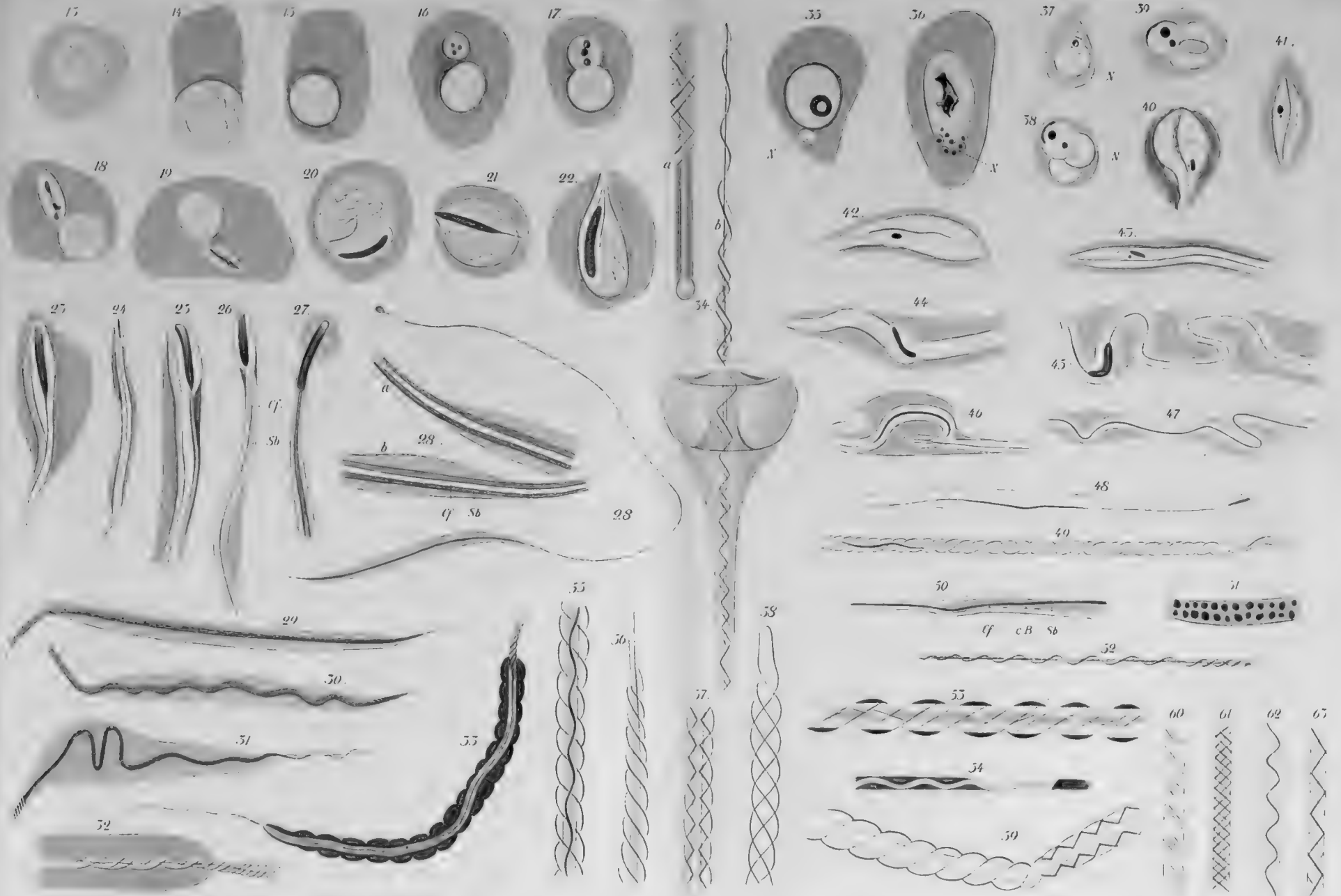


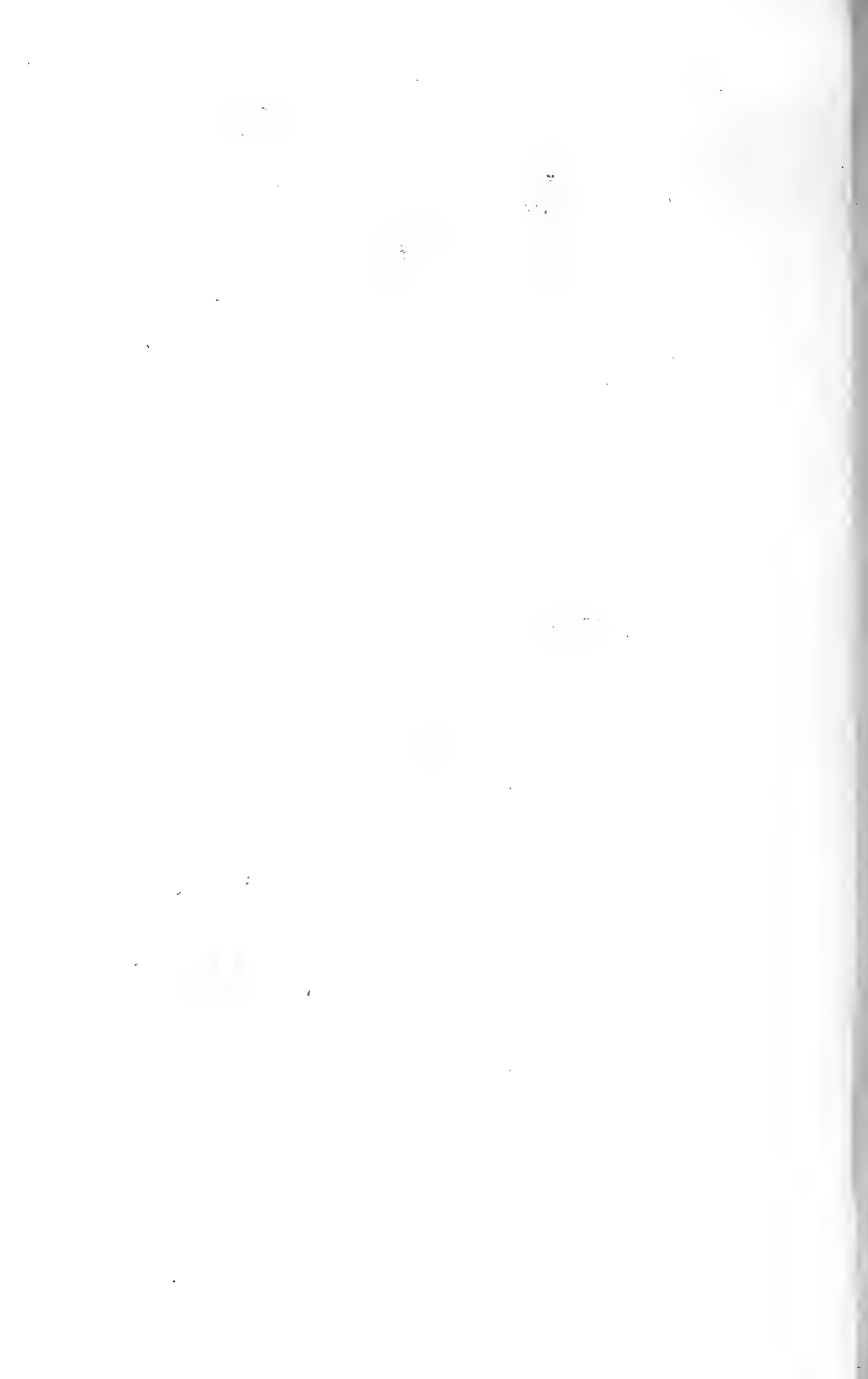






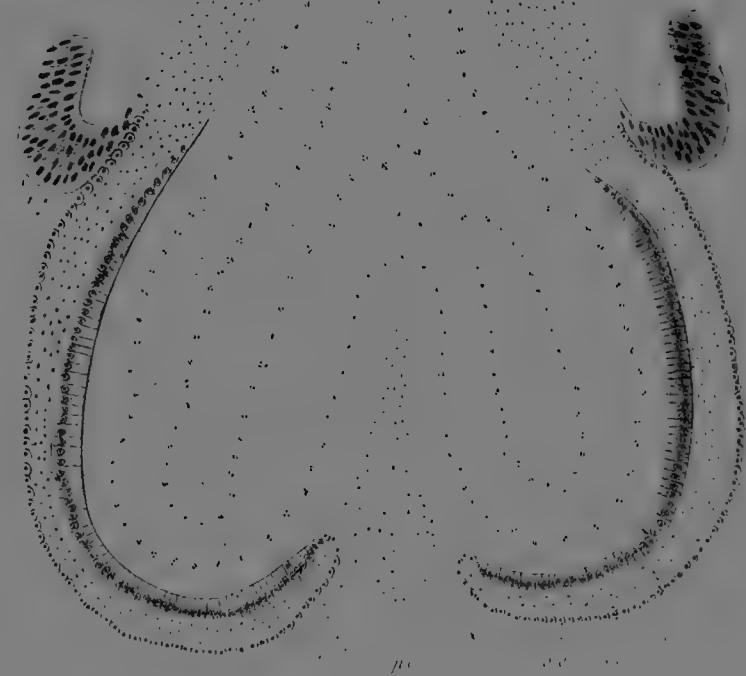
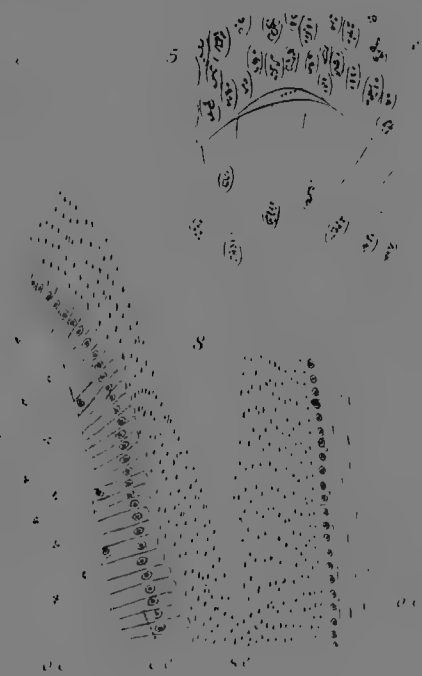
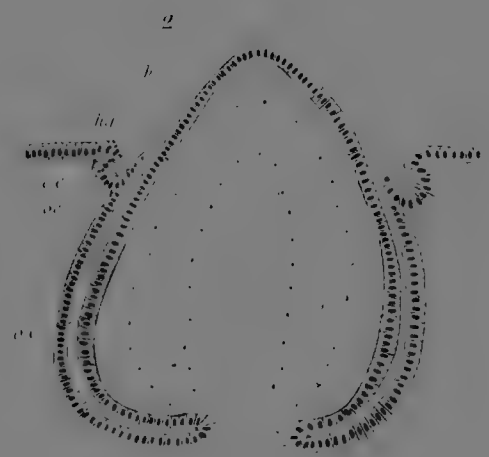
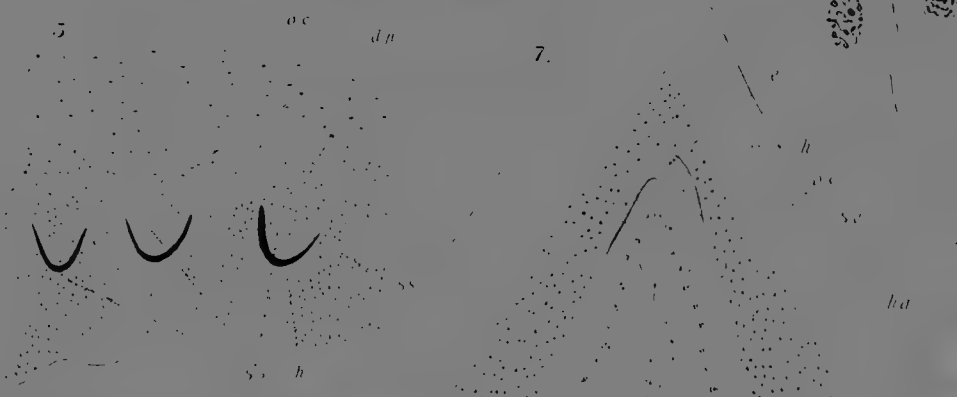
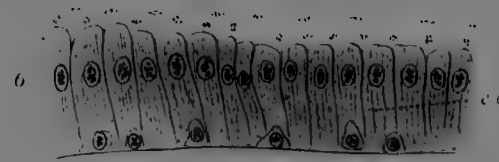
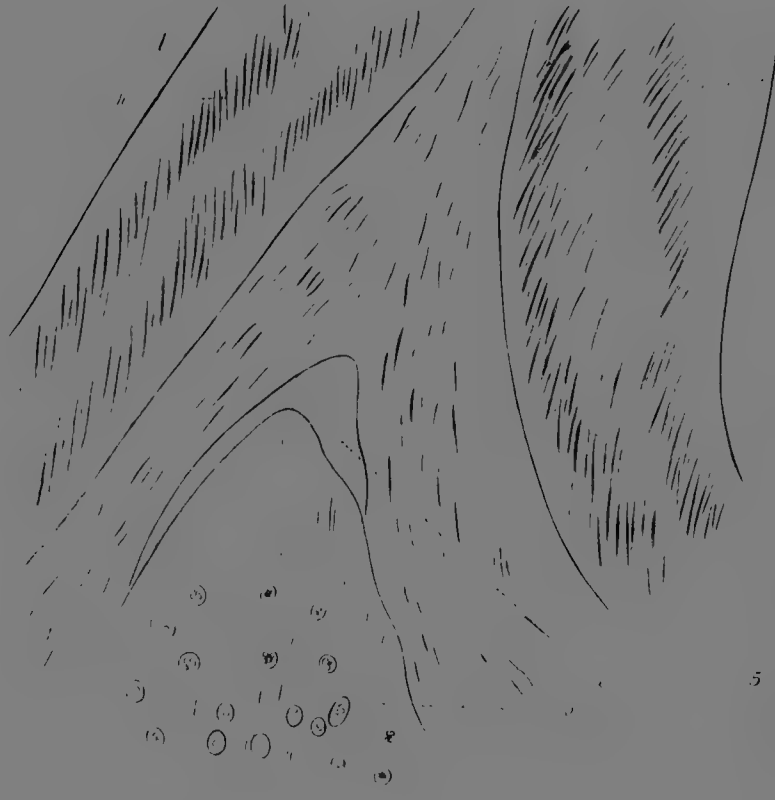




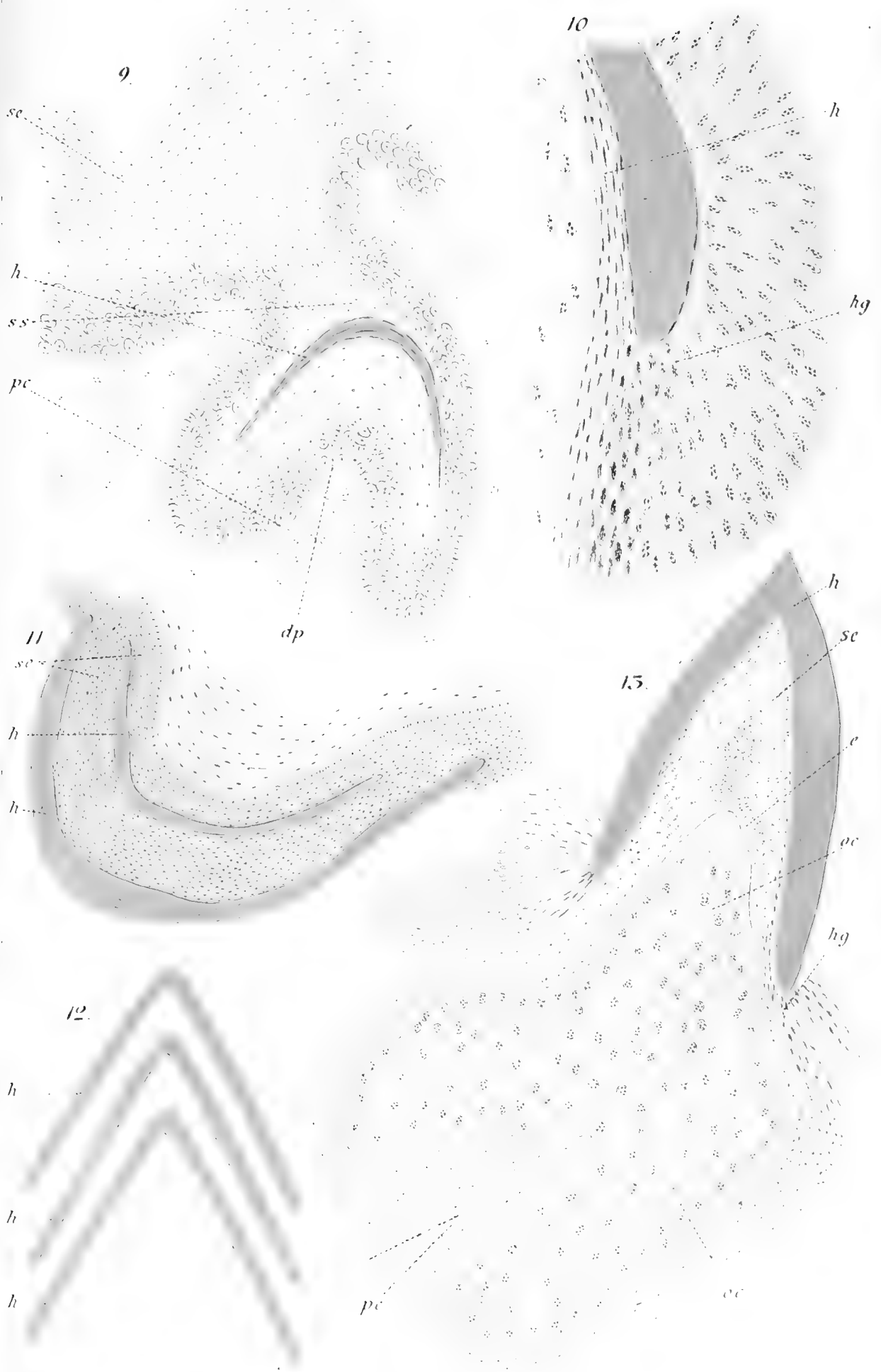










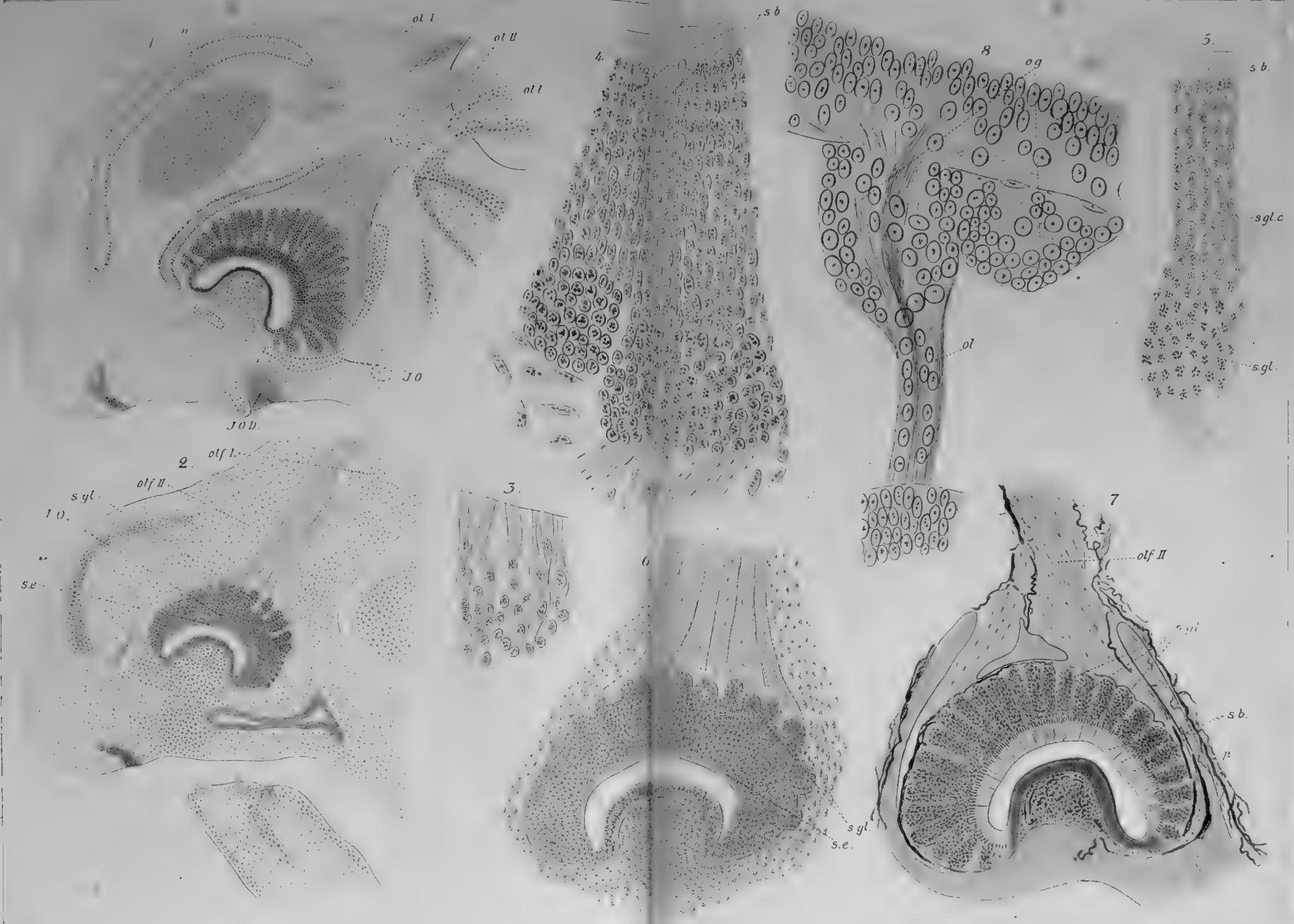








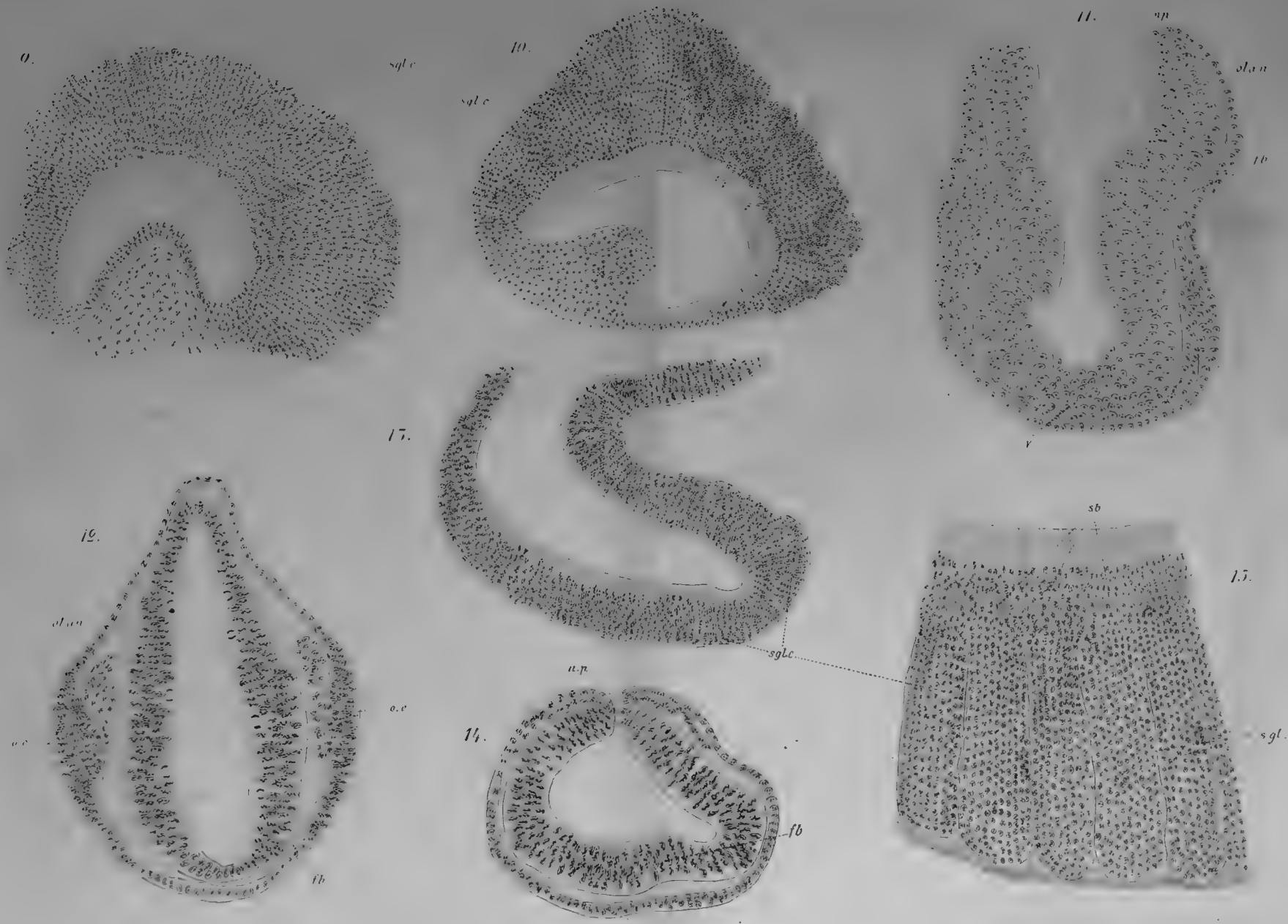










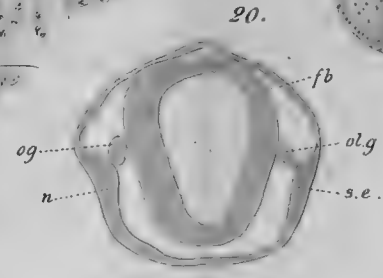
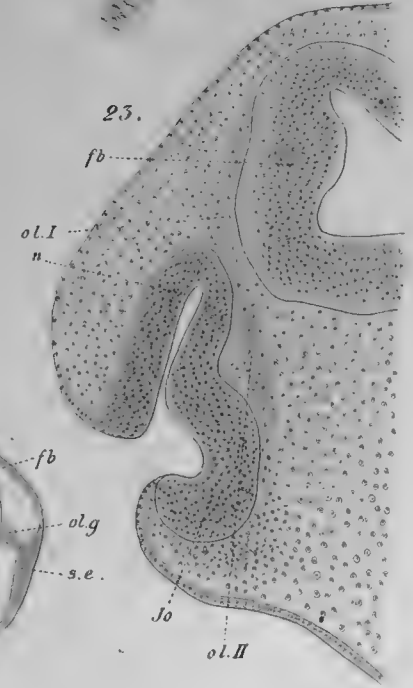
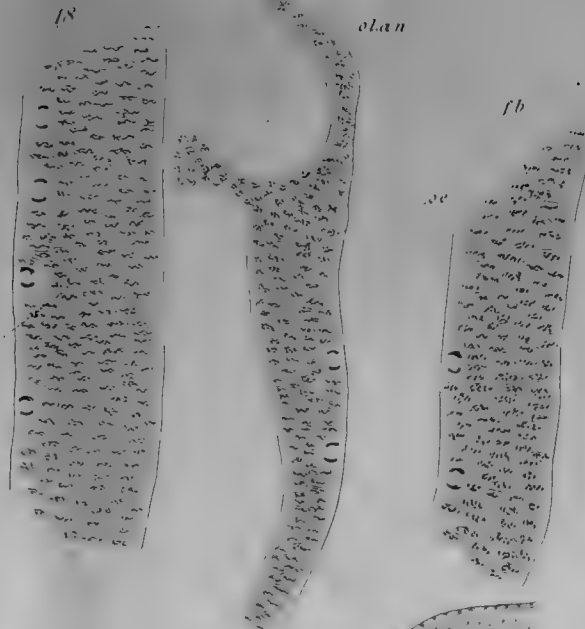
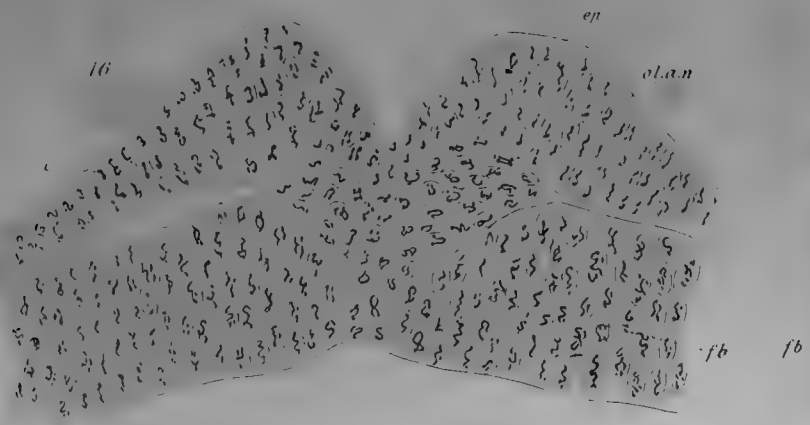


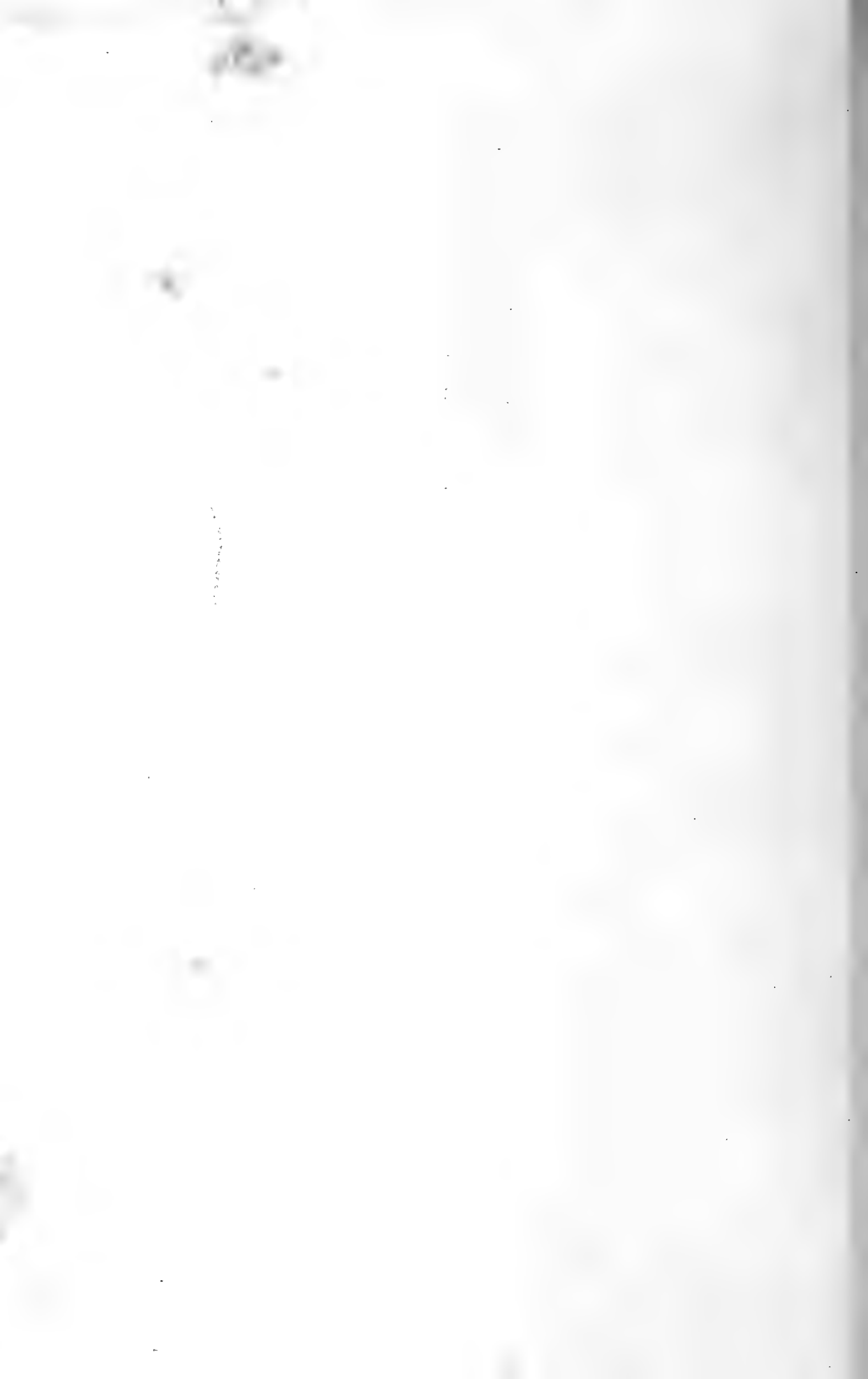




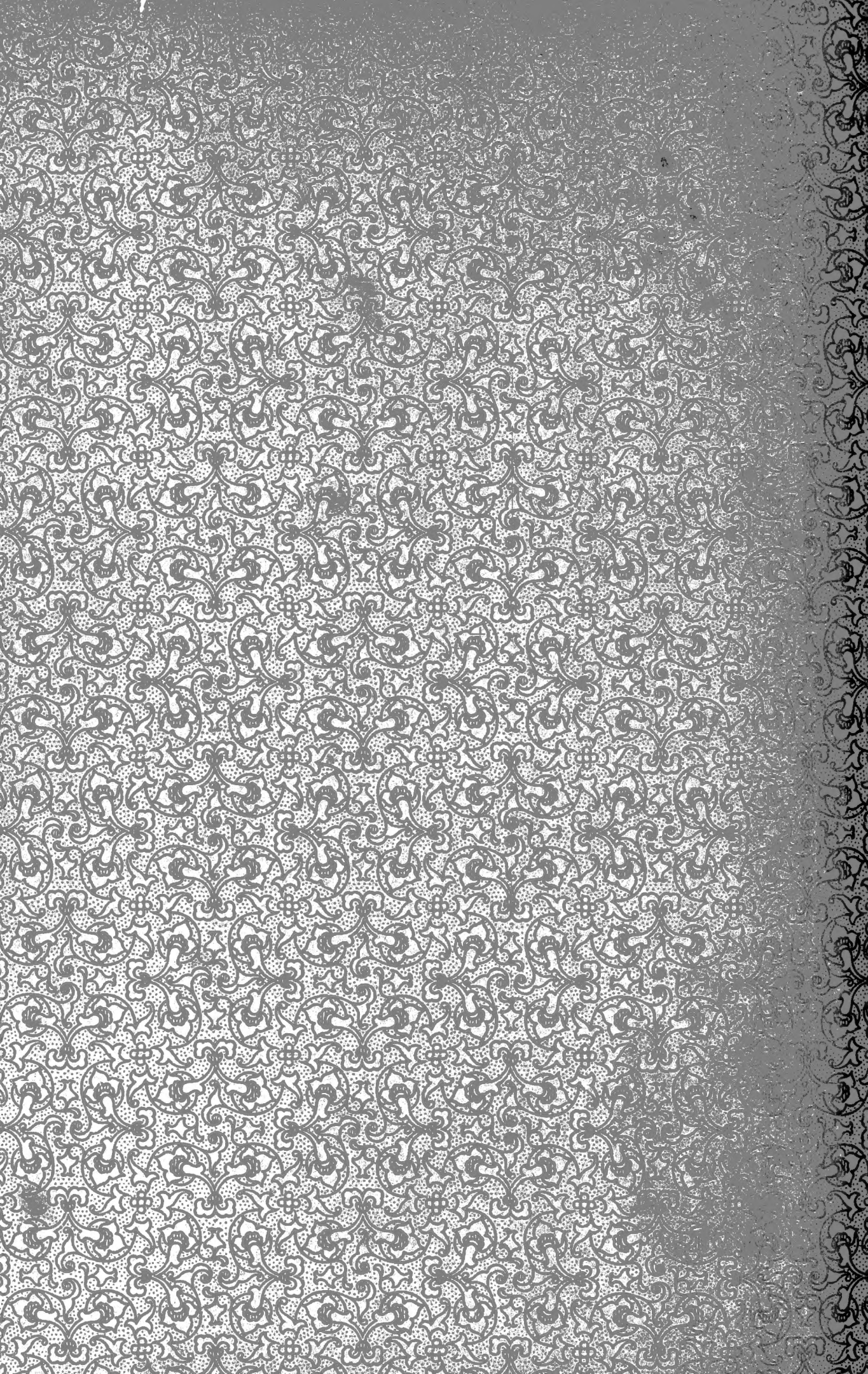














MBL WHOI Library Serials



5 WHSE 04279

