













# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER TIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER  
IN GIESSEN.

---

VIERUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 53 TAFELN UND 67 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A ,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.  
1907.



Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1611

# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 15. April 1907.)

	Seite
JAPHA, ARNOLD, Über die Haut nord-atlantischer Furchenwale. Mit Tafel 1—7 . . . . .	1
ABBOTT, JAMES FRANCIS, The Morphology of Coeloplana. With plates 8—10 and 7 figures in the text . . . . .	41
LÜBBEN, HEINRICH, Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Mit Tafel 11—13 . . . . .	71
SCHLEIP, WALDEMAR, Die Samenreifung bei den Planarien. Mit Tafel 14—15 und 2 Abbildungen im Text . . . . .	129
VON BAEHR, W. B., Über die Zahl der Richtungskörper in partheno- genetisch sich entwickelnden Eiern von <i>Bacillus rossii</i> . Mit Tafel 16 . . . . .	175

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 15. Juni 1907.)

SCHEPOTIEFF, A., Die Pterobranchier. Mit Tafel 17—23 und 2 Ab- bildungen im Text . . . . .	193
VON DADAY, E., Der postembryonale Entwicklungsgang von <i>Caridina</i> <i>wickii</i> (HICKS.). Mit Tafel 24—26 und 1 Abbildung im Text	239
STANGE, PAUL, Über die Rückbildung der Flügel- und Halteren- scheiben bei <i>Melophagus ovinus</i> . Mit Tafel 27—28 und 3 Ab- bildungen im Text . . . . .	295
SEITZ, PHILIPP, Der Bau von <i>Echiurus chilensis</i> ( <i>Urechis</i> n. g. <i>chilensis</i> ). Mit Tafel 29—31 . . . . .	323

**Drittes Heft.**

(Ausgegeben am 20. September 1907.)

	Seite
SCHMIDTGEN, OTTO, Die Cloake und ihre Organe bei den Schildkröten. Mit Tafel 32—33 und 16 Abbildungen im Text . .	357
STERNFELD, RICHARD, Die Verkümmernng der Mundteile und der Funktionswechsel des Darms bei den Ephemeriden. Mit Tafel 34 und 21 Abbildungen im Text . . . . .	415
OTTE, HEINRICH, Samenreifung und Samenbildung bei <i>Locusta viridissima</i> . Mit Tafel 35—37 und 2 Abbildungen im Text .	431

**Viertes Heft.**

(Ausgegeben am 1. Oktober 1907.)

KAUDERN, WALTER, Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane bei Insectivoren. Mit 13 Abbildungen im Text	521
SCHEPOTIEFF, A., Die Pterobranchier. Mit Tafel 38—48 . . .	553
TANNREUTHER, GEO. W., History of the Germ Cells and early Embryology of certain Aphids. With plates 49—53 . . .	609

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über die Haut nord-atlantischer Furchenwale.

Von

Dr. med. **Arnold Japha.**

(Aus dem Zoologischen Museum zu Königsberg i. Pr.)

Mit Tafel 1–7.

## Inhalt.

- I. Einleitung.
- II. Material und Methode.
- III. Spezielle Untersuchungen.
  1. Seihwal (*Balaenoptera borealis* LESSON).
    - a) Allgemeines.
    - b) Das Subepidermalgewebe.
    - c) Die Epidermis.
    - d) Die Pigmentierung.
    - e) Die Hautflecke.
    - f) Die Haare.
    - g) Augenlid.
  2. Finnwal (*Balaenoptera musculus* auct.).
    - a) Die Haut des erwachsenen Finnwals.
    - b) Die Haut des Finnwalfötus.
    - c) Die Fötalhaare.
  3. Blauwal (*Balaenoptera sibbaldii* GRAY).
    - a) Die Haut.
    - b) Die Haare.
  4. Knölwal (*Megaptera boops* FABR.).
    - a) Subepidermalgewebe und Epidermis.

b) Knollen und Haare.

c) Die durch Parasiten hervorgerufenen Hautveränderungen.

#### IV. Zusammenfassung und Schluß.

Literaturverzeichnis.

Erklärung der Abbildungen.

### I. Einleitung.

Die Haut der Walfiere ist bereits mehrfach der Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden. Wenn ich von den ältern Arbeiten von RAPP (1830, 1837), ESCHRICHT (1849), MAYER (1855), LEYDIG (1859) u. A. absehe, haben in neuerer Zeit DELAGE (1885), WEBER (1886), FJELSTRUP (1888), VAN BAMBEKE (1888), KÜKENTHAL (1893) und RAWITZ (1899) mehr oder weniger ausführlich die Haut der Cetaceen geschildert. KÜKENTHAL (1893) berücksichtigt vornehmlich die Haut der Zahnwale. FJELSTRUP (1888) in seiner kurzen Arbeit nur *Globiocephalus melas*, VAN BAMBEKE (1888) nur *Tursiops tursio*, während DELAGE (1885) und RAWITZ (1899) nur den Finnwal, WEBER (1886) von Bartenwalen den Blau- und Zwergwal untersuchte. Da mir gerade vom Sei- und Knölwal ein großes Material zur Verfügung stand, daneben aber auch vom Finn- und Blauwal, so halte ich mich für befugt, die Resultate meiner Untersuchungen an der Haut der nord-atlantischen Furchenwale (von denen mir nur der Zwergwal fehlt), im Zusammenhang zu veröffentlichen, nicht nur weil Seiwal und Knölwal von andern Forschern bisher noch garnicht berücksichtigt sind, sondern vornehmlich auch, weil ich in nicht unwesentlichen Punkten zu andern Ergebnissen<sup>1)</sup> gekommen bin, besonders auch über den Bau der Haare, von denen eine eingehende Schilderung bisher fehlte. Auch Nerven, deren Vorkommen in den Haarbälgen von den frühern Untersuchern gelegnet wurde, konnte ich reichlich nachweisen. Eine zusammenfassende Übersicht bringe ich am Schluß meiner Arbeit.

---

1) Auf Irrtümer der ältern Autoren, soweit sie von den neuern Untersuchern, insbesondere WEBER (1886) schon berichtigt sind — z. B. Durchtränkung der Epidermis mit Fett, metallischer Pigmentstoff in der Bauchhaut (LEYDIG, 1859), auf der Hornschicht aufgelagertes Fett, das durch Poren nach außen dringt (PAUL, 1884) und noch manches andere — gehe ich gar nicht ein.



## II. Material und Methode.

Das untersuchte Material wurde im August des Jahres 1904 auf der Walfangstation im Faskrudsfjord an der Ostküste Islands, wohin ich Herrn Prof. Dr. BRAUN begleitete, gesammelt. Herr Dr. PAUL, der Leiter der Station, hat uns nicht nur in der lebenswürdigsten Weise aufgenommen, sondern auch in jeder Hinsicht bei unsern Arbeiten unterstützt, wofür wir ihm zu großem Dank verpflichtet sind.

Während unserer Anwesenheit wurden etwa 20 Bartenwale zur Station eingeschleppt, von denen reichlich die Hälfte Knölwale waren, die übrigen Blau-, Finn- und Seihwale. Die Konservierung ist teils in Chromessigsäure, teils in Formalin, teils in Alkohol erfolgt. Da die Bearbeitung der Haut ursprünglich nicht in Aussicht genommen war, hat sich die Untersuchung der Ungleichmäßigkeit des vorhandenen Materials anpassen müssen. Das fixierte und gehärtete Material wurde nach Durchführung durch Cedernholzöl in Paraffin eingebettet und in der üblichen Weise in Schnittserien zerlegt, wobei besonders die dicke Knölhaut sowie vor allem auch die Haare technisch nicht geringe Schwierigkeit dem Schneiden entgegengesetzten. Die meisten Schnitte mußten ferner mit Eiweiß aufgeklebt werden, da besonders Schnitte von Formalinmaterial, die mit Wasser aufgeklebt waren, schon beim Auflösen des Paraffins sehr oft fortschwammen. Im übrigen ist Formalin schon wegen der einfachen Anwendbarkeit als Konservierungsflüssigkeit nur zu empfehlen. Die verschiedenartigsten Färbungen wurden ausprobiert, die schönsten Bilder ergab in den meisten Fällen die „BLOCHMANN'sche Färbung“. (Vorfärben der Kerne mit Karmin, danach Färbung in einer Mischung von gesättigter wässriger Pikrinsäurelösung mit einigen Tropfen einer wässrigen Lösung von trimethylrosanilintrisulfosaurem Kalk). Für die Färbung der elastischen Fasern eignete sich am besten die schon von RAWITZ (1899) empfohlene Methode mit WEIGERT's Fuchsin-Resorcin (1898). Es wurde keine Stückfärbung angewandt, alle Objekte wurden erst im Schnitt gefärbt.

### III. Spezielle Untersuchungen.

#### 1. Seihwal (*Balaenoptera borealis* LESSON).

##### a) Allgemeines.

Die Haut des Seihwals, die bisher noch nicht untersucht worden ist, zerfällt wie die Haut der übrigen Walfiere in Epidermis und „Subepidermalgewebe“. Letzteres entspricht Cutis plus subcutanem Gewebe der übrigen Mammalia, doch so, daß nur die alleroberste Schicht durch festeres Gefüge im Bau der Cutis der andern Mammalia gleichkommt. Der größte Teil des Subepidermalgewebes wird an den meisten Stellen (nicht überall) durch massenhaft eingelagertes Fett zum Panniculus adiposus, eine scharfe Grenze zwischen fettarmem — auch die obersten Lagen der Cutis enthalten Fettzellen — und fettreichem Gewebe fehlt. Die Dicke der „Speckschicht“ wechselt nach der Körpergegend zwischen 5 (Bauchfläche) und 10 cm (Rücken), in der unmittelbaren Umgebung der Rückenflosse ist sie noch erheblich dicker. Übrigens kommen ziemlich erhebliche individuelle Schwankungen nach Ernährungszustand, Alter und Geschlecht vor. Die Epidermisdicke beträgt beim Seihwal im Mittel 1,5 mm, die unpigmentierten Hautpartien sind etwas dicker als die pigmentierten (ca. 2 mm dick). Am Augenlid vermindert sich die Stärke der Epidermis bis auf 0,85 mm, während die dünnsten Stellen die Kehlfurchen mit nur 0,68 mm sind. Der Übergang der dicken Epidermis des Furchenwalls in die dünne des Furchentals ist ein ziemlich plötzlicher (Taf. 5, Fig. 9). Die Oberfläche der Haut ist spiegelglatt ohne jede Spur von Runzeln, nur im Furchental sind solche im ungedehnten Zustand vorhanden, die in der Längsachse des Körpers verlaufen (Taf. 5, Fig. 8). Bau und Funktion der Kehlfurchen, die der Familie den Namen „Furchenwale“ gegeben haben, hat KÜKENTHAL (1893, p. 312—317) ausführlich geschildert, so daß ich darauf verweisen kann.

Die Farbe des Seihwals ist auf dem Rücken einfarbig schwarz, auf der Bauchfläche schiefergrau, in der Furchengegend zum Teil weiß. Die Umgrenzung der weißen Hautpartie ist individuellen Schwankungen unterworfen. Zuweilen finden sich weiße Hautstellen noch in der Seitengegend, selbst auf dem Rücken.

Über den ganzen Körper zerstreut, hauptsächlich aber in der Seitengegend, fanden sich bei allen untersuchten Exemplaren in

meist sehr großer Anzahl längliche Flecke von sehr verschiedener Größe, die heller sind als ihre Umgebung.<sup>1)</sup> COLLETT (1886) ist der einzige, der sie erwähnt, seine Arbeit enthält auch eine ausführliche Schilderung der äußern Merkmale des Seihwals mit guten Abbildungen. Am Kopf sind ziemlich viel Haare vorhanden, die vornehmlich auf die Lippengegend beschränkt sind. Schweiß- und Talgdrüsen fehlen vollständig.

#### b) Das Subepidermalgewebe.

Das Subepidermalgewebe zeigt folgenden Bau (Taf. 1, Fig. 1, 2, 3): In seiner ganzen Dicke wird es von einem kernreichen, derben und festen Bindegewebe gebildet, dessen mehr oder minder dichte Züge in den verschiedenartigsten Richtungen sich kreuzen und dadurch weite Maschenräume bilden, die von feinen Fibrillen durchzogen werden und zwischen denen sich Fettzellen von außerordentlicher Größe anhäufen. Gefäße sind nicht sehr reichlich vorhanden. Nerven sind kaum anzutreffen, Muskelfasern oder Zellen fehlen völlig. Elastische Fasern sind in großer Menge den Bindegewebszügen beigesellt. Nach der Epidermis zu werden die Bindegewebszüge allmählich dichtmaschiger und fester, um in der obersten Schicht ihren Charakter zu ändern. Die derben Bindegewebsfasern werden zu immer feineren Fibrillen, die aber ein sehr viel engeres Maschenwerk bilden, das sehr viel weniger Fettzellen einschließt. In der obersten Schicht endlich formieren sich auch diese regellos durcheinander gewirkten Faserzüge zu Zügen eines feinen, dichten Bindegewebes, die vornehmlich in der Längsachse des Körpers verlaufen und sich schließlich zu parallelen, schmalen Leisten von 0,4—0,5 mm Höhe erheben. Diese „Cutisleisten“ verlaufen leicht geschlängelt im allgemeinen in der Längsrichtung des Körpers. Der leicht geschlängelte Verlauf dieser Leisten ist — wie ich schon in einer vorläufigen Mitteilung (1905) hervorhob — vielleicht nicht beim lebenden Tier vorhanden, sondern dadurch entstanden, daß die Haut beim Herausschneiden durch die zahlreichen elastischen Fasern im subepidermalen Gewebe sich zusammenzieht. Auf den Leisten erheben sich längliche Papillen, die beim Seihwal etwa die gleiche Höhe über den Leisten erreichen, wie diese selbst über der übrigen Cutis. Diese Papillen enthalten Gefäßschlingen, Nerven habe ich in ihnen nicht nachweisen können. Flächenschnittserien durch die Haut des Seihwals lassen dieses Ver-

1) Ähnliche Flecke beschreibt GRIEG (1904) von *Mesoplodon bidens*.

halten deutlich erkennen<sup>1)</sup> (Taf. 5, Fig. 1, 2) und erklären leicht die Bilder, die man auf Querschnitten durch die Haut erhält. Sind sie senkrecht zu den Cutisleisten gerichtet (Taf. 5, Fig. 4, 5, 7), so sieht man sehr schmale „Papillen“ von verschiedener Höhe. Die niedrigen „Papillen“ stellen die quergetroffenen Leisten, die hohen Papillen die ihnen aufsitzenden wirklichen Papillen dar. Sind die Schnitte mehr oder weniger parallel zu den Cutisleisten gerichtet (Taf. 5, Fig. 3, 6), so sieht man vereinzelt breite „Papillen“ von verschiedenartiger Gestalt; dieses sind die tangential oder schräg getroffenen Cutisleisten mit aufsitzenden Papillen.

Während am ganzen Körper die obersten Schichten des Subepidermalgewebes sich ziemlich gleich verhalten, ist das tiefere Subepidermalgewebe an gewissen Stellen (Flosse, Lippen, Furchengegend etc.) bestimmten Funktionen durch etwas veränderte Struktur angepaßt. So sind z. B. in der Furchengegend die tiefern Lagen durch derbere Konsistenz der Bindegewebsfibrillen, die dichter liegen und vornehmlich in der Längsrichtung der Furchen ziehen, ausgezeichnet. Das elastische Gewebe ist in der ganzen Furchengegend sehr stark vermehrt und bildet etwas derbere Fasern als an dem übrigen Körper, die aber, im Gegensatz zu dem von RAWITZ (1899) beim Finnwal geschilderten Verhalten, ziemlich gleichmäßig verteilt dem Bindegewebe zugesellt sind, vornehmlich in der Längsrichtung verlaufen und nur selten sich zu dichtern Faserbündeln vereinigen. Ein Unterschied zwischen Furchenwall und Furchental, wie er beim Finnwal vorhanden ist (RAWITZ, 1899), fällt dadurch fort.

### e) Die Epidermis.

Die untere Fläche der Epidermis bildet einen Abguß der Oberfläche des Subepidermalgewebes, zeigt also im allgemeinen in der Längsachse des Körpers verlaufende Leisten, die schmale Rillen begrenzen, und im Grund der Rillen schachtartige Einsenkungen für die den Cutisleisten aufsitzenden Papillen. Die freie Oberfläche ist völlig glatt und zeigt keinerlei Erhabenheiten oder Einsenkungen,

---

1) Diese Verhältnisse sind namentlich von ältern Autoren [RAPP (1830) trotz der damals noch unvollkommenen Methodik, DELAGE (1885) trotz seines schlecht erhaltenen Materials] richtig erkannt worden. Neuere Arbeiten, insbesondere RAWITZ (1899), lassen aber diese richtige Erkenntnis so sehr vermissen, daß es mir wünschenswert erschien, unter Berücksichtigung der Artunterschiede diese Verhältnisse an zahlreichen Abbildungen klar zu legen.

welche etwa den Cutisleisten entsprechen, wie es bei Landsäugetern vorkommt. Die Schichten, die man in der Epidermis der übrigen Säuger zu unterscheiden pflegt, sind beim Seihwale nicht in der gleichen Weise ausgebildet. Zwar ist eine deutlich erkennbare, wenn auch dünne Hornschicht vorhanden, aber ein Stratum lucidum fehlt, von Keratohyalin und Eleidin ist an keiner Stelle der Haut etwas nachzuweisen.<sup>1)</sup> Riff- und Stachelzellen sieht man nirgends. Den feineren Bau der Zellen kann man am besten an den unpigmentierten Teilen der Haut (Kehlfurchengegend: Furchenwall) studieren (Taf. 1, Fig. 4), da die enorme Pigmentmenge der Rückenhaut die Zellstruktur etwas verdeckt. Die unterste Schicht der Epidermis wird von einer ein- bis mehrfachen Lage ziemlich kleiner, annähernd kubischer Zellen gebildet, die einen rundlichen Kern enthalten, der den größten Teil der Zelle einnimmt. Der Kern enthält meist nur ein ziemlich großes Kernkörperchen und zeigt leichte Granulierung. Nicht selten sieht man Doppelkerne, die Zellvermehrung scheint ziemlich lebhaft zu sein. Durch das dichte Nebeneinanderlagern der Kerne erscheint bei schwacher Vergrößerung (bei Kernfärbung durch Karmin) der unterste Rand der Epidermis von einem roten Saum begrenzt zu sein. An diese Schicht der kubischen Zellen schließen sich Zellen an, die erheblich größer sind und schlanke Spindelform zeigen, der Übergang von den kubischen Zellen zu den Spindelzellen ist ein ziemlich unmittelbarer. Die Zellen sind hier so orientiert, daß die Längsachse der Spindeln senkrecht zur Oberfläche der Epidermis, also parallel zu den Papillen, gerichtet ist. Diese Schicht erstreckt sich bis etwas über die Spitzen der Papillen. Auf Flächenschnitten sieht man diese Zellen um die Papillen konzentrisch angeordnet (Taf. 1, Fig. 6). über den Papillenspitzen bilden sie gewissermaßen noch eine Kappe. Das Zellprotoplasma zeigt hier eine deutliche Faserung, die im Zentrum feiner ist und hier einen vacuolenartigen Hohlraum freiläßt, in dem der Kern liegt. Die Fasern verlaufen in der Längsrichtung der Zellen (Taf. 1, Fig. 5). Die Kerne haben ungeräher die gleiche Größe und Struktur wie in der untersten Schicht, enthalten ebenso wie diese ein Kernkörperchen, sind aber nicht mehr kugelförmig, sondern mehr eiförmig. Doppelkerne sind auch hier nicht selten.

1) Daß nicht die Konservierung die Ursache vom Fehlen des Keratohyalins ist, beweisen die Vergleichspräparate, die ich von der Haut der verschiedensten Säugetiere angefertigt habe und in denen ich leicht das Keratohyalin nachweisen konnte.



In der Höhe der Papillenspitzen werden die Zellen dieser Schicht noch größer, nehmen allmählich eine unregelmäßige, polygonale Form an und bilden schließlich die dritte Schicht, die aus einer dicken Zellenlage besteht, die fast bis zur Oberfläche reicht. Die Faserung des Protoplasmas ist auch hier noch deutlich, verläuft aber in verschiedenartigen Richtungen, vornehmlich konzentrisch parallel den Zellgrenzen, aber feine Fasern kann man zuweilen auch in der Richtung senkrecht zur Oberfläche nachweisen. Die zentrale Vacuole ist noch voluminöser geworden, die Zellen machen den Eindruck, als ob sie aufgequollen sind. Der Kern ist nicht mehr so regelmäßig konturiert, sondern mit einer unregelmäßigen Oberfläche versehen. Häufig zeigt er sichelförmige Gestalt, die Krümmung ist dann meist nach unten gerichtet. Seltner treten diese sichelförmigen Zellkerne schon in der Schicht der Spindelzellen auf. Die obere Grenze dieser Mittelschicht der großen Polygonalzellen wird dadurch gebildet, daß die Zellen ziemlich rasch platter werden, um endlich eine mehrfache Lage platter Zellen zu bilden, die ein grobfaseriges Protoplasma enthalten, der Faserverlauf ist parallel zur Oberfläche gerichtet. Diese Schicht sieht so aus, als ob die gequollenen Zellen der Mittelschicht mechanisch zusammengedrückt wären. Die Kerne färben sich noch deutlich, zeigen aber durch ihre unregelmäßige Form, daß sie stark geschrumpft sind. Die Zellen werden immer platter und formieren sich zu der dünnen lamellosen Hornschicht, die — durch die Färbung — scharf von der übrigen Epidermis sich absetzt. Die Grenzlinie ist fast gerade, und ganz plötzlich ohne jeden sichtbaren allmählichen Übergang verwandeln sich diese Zellen der obersten Schicht in Hornzellen, die sich durch ihre intensive Gelbfärbung bei Farbgemischen, die Pikrinsäure enthalten, als solche ausweisen. Die Hornschicht läßt noch deutlich gefärbte, geschrumpfte Kerne erkennen. Die einzelnen Zellen sind in größerer Ausdehnung fest miteinander verbunden, so daß sich Lamellen bilden, zwischen denen Spalten auftreten, die schließlich zur Abstoßung von großen Fetzen führen, deren Länge 1 m und mehr erreichen kann. Dieser oberste, lamellos aufgelöste Teil der Hornschicht, der in der Abstoßung begriffen ist, hebt sich auch durch etwas veränderte Färbung deutlich ab, er fehlt auf vielen Präparaten, in diesen Fällen hat die Abstoßung soeben stattgefunden.

Den Einwand, daß es nicht zur völligen Verhornung bei Cetaceen kommt, kann ich nicht anerkennen. Allerdings sind die Kerne in der Hornschicht, wenn auch geschrumpft, noch nachweisbar, aber

RAWITZ' (1899) Annahme, daß es infolge des Einflusses des Wassers nicht zu vollkommener Verhornung kommt, scheint mir unrichtig. Die Haare, die auch bei den Walen vorkommen, sind echte Hornbildungen, von den Barten ganz zu schweigen; warum soll also auf die Verhornung der Epidermiszellen das Wasser anders einwirken als auf die Verhornung von Haaren und Barten bei den gleichen Tieren? Vollkommen verhornt sind Hufe, Haare und alle andern Hornbildungen der Landtiere, schon bei der Geburt, trotz des Fruchtwassers, das jede austrocknende Tätigkeit der Luft, die nach manchen zur Verhornung nötig sein soll, ausschließt; die Schleimhautverhornungen (z. B. Zunge der Katze) ergeben dasselbe. Die Verhornung, als was für einen biologischen Prozeß man sie auch auffassen mag, ist ein lediglich chemischer Vorgang innerhalb der Zellen, wobei ich zugestehen will, daß das Keratin der Wassertiere vielleicht ein wenig anders sich verhält, als das Keratin der Landtiere, das der Austrocknung durch die Luft ausgesetzt ist, ohne jedoch aufzuhören, echtes Keratin zu sein.

An den übrigen Körperstellen zeigt die Epidermis den gleichen Bau, nur daß an dem weitaus größten Teil die Haut pigmentiert ist: die Beschreibung der Pigmentierung folgt weiter unten. An den Stellen, die eine Verdünnung der Epidermis erkennen lassen — insbesondere in den Furchentälern — ist der Bau der Schichten unverändert, doch sind der geringern Dicke der Gesamtepidermis entsprechend die oben beschriebenen Schichten weniger mächtig entwickelt.

Zu erwähnen ist noch, daß in der Epidermis in den mittlern Lagen über den Papillen zuweilen Blasen anzutreffen sind, die unter Umständen das Bild in den Präparaten stören. Teilweise handelt es sich hierbei wohl um Kunstprodukte.

#### d) Die Pigmentierung.

Die dunkle Farbe des größten Teils der Haut wird durch Pigment bedingt, das — wenigstens beim erwachsenen Tier — lediglich auf die Epidermis beschränkt ist, das Subepidermalgewebe ist völlig frei von jeder Spur von Farbstoff.<sup>1)</sup> Auch in der Epidermis der blendend weißen Furchengegend ist gar kein Pigment enthalten.

---

1) Ein ähnliches Verhalten zeigen ja viele Säugetiere, so daß die Bemerkung SCHNEIDER's (1902, p. 86), „das Corium ist der Sitz des Hautpigments“ mir völlig unverständlich ist.

Das Pigment ist schwarzbraun und von körniger Beschaffenheit; es ist, wie eben erwähnt, in der ganzen Epidermis vorhanden, mit Ausnahme der weißen Furchengegend; und zwar ist das Vorkommen ein zweifaches, einmal findet es sich als Einschluß der Epidermiszellen und dann auch in besondern, vielgestaltigen Pigmentzellen: „Chromatophoren“.

Betrachten wir zunächst die pigmentierten Epidermiszellen, die fast ausschließlich die Färbung der Haut bedingen und denen gegenüber die Chromatophoren, was ihre Zahl anbetrifft, völlig zurücktreten. Die Pigmentkörnchen lassen den Kern stets frei und erfüllen den Zelleib sehr regelmäßig in folgender Anordnung: In der tiefsten Schicht der kleinen kubischen Zellen erfüllt das Pigment fast den ganzen Zelleib, dessen größten Teil der Kern schon einnimmt. Die folgende Schicht der langen Spindelzellen zeigt das Pigment dicht gedrängt am obern Ende zu einer Kappe über dem Kern angeordnet, wie es KÜKENTHAL (1893) beschrieben hat. Die Pigmentkappe ist entsprechend der Zellform spitz und schmal, zuweilen zieht sich das Pigment an den Seiten neben dem Kern noch etwas herunter, in seltnern Fällen findet man auch noch eine kleine untere Pigmentkappe von umgekehrter Lagerung. In der anschließenden Schicht der großen kubischen Zellen sind, der veränderten Zellform folgend, auch die Pigmentkappen flacher geworden und mehr über den Kern herübergerückt, so daß er oft ganz von Pigmentkörnchen umhüllt erscheint, die aber am äußern Pol am stärksten gehäuft sind. In der nächsten Schicht der flachen Spindelzellen sind die Pigmentkappen noch flacher geworden und haben die Form von flachen Tellern angenommen. In der lamellos gebauten Hornschicht ist das Pigment auch lamellenartig angeordnet. Die Protoplasmafaserung tritt in der oben bei der unpigmentierten Haut besprochenen Weise auch bei den pigmentierten Zellen, sofern das Pigment nicht zu dicht liegt, sehr deutlich hervor. Die Verteilung des Pigments ist nicht ganz gleichmäßig, denn die Haut hat an ihrer Oberfläche ein in der Längsrichtung gestreiftes Aussehen, die Streifen entsprechen dem Verlauf der Cutisleisten und der ihnen aufsitzenden Papillen und zwar die etwas hellern Streifen den Cutisleisten, die etwas dunklern den dazwischen eingesenkten Reteleisten der Epidermis. Auf Schnitten parallel zur Oberfläche ist diese Streifung auch besonders in den obersten Schichten deutlich erkennbar; auf Querschnitten senkrecht zu den Leisten sieht man über den Papillenspitzen einen etwas hellern Epidermisstreifen

senkrecht zur Oberfläche der Haut ziehen, zwischen den Papillen einen etwas dunklern schmälern durch die ganze Dicke der Epidermis. Die Erklärung für diese Erscheinung dürfte darin zu finden sein, daß die der Cutisfläche aufliegende Epidermisschicht, die den Ersatz für die abzustoßenden Hornzellen bildet, nicht glatt ist und daher reichlicher pigmentierte Zellen zwischen den Cutisleisten gebildet werden als auf der Spitze der Papillen. Bei genauerm Zusehen bemerkt man, daß entsprechend den Papillen auf den hellen Streifen in regelmäßigen kurzen Intervallen Verbreiterungen zu finden sind, diese sind bei andern Walen, bei denen die Leisten niedriger sind als beim Seihwal, noch auffallender, schon RAPP (1830) beschreibt, daß die Oberfläche der Haut von Löchern durchbohrt erscheint, und daß diese scheinbaren Löcher den Papillenschächten entsprechen. — Diese Erscheinung ist wohl auch die Erklärung für die irrtümliche Annahme, daß die Walhaut von Poren durchbohrt sei.

Die Chromatophoren haben die schon von WEBER (1886) beschriebene und abgebildete Gestalt. Es sind Zellen mit einem deutlich erkennbaren Kern und einem dunkel pigmentierten, unregelmäßig, amöbenartig gestalteten Zelleib, der feine, verzweigte, dunkel pigmentierte Fortsätze, die zuweilen untereinander oder mit den Fortsätzen anderer Chromatophoren Anastomosen bilden, entsendet. Sie liegen stets in der untersten Zellschicht und entsenden ihre Fortsätze ziemlich weit in die Epidermis hinein; daß sie in Epidermiszellen eindringen, habe ich nie beobachten können, ebensowenig einen Zusammenhang mit Nervenfasern. In der Cutis habe ich sie nie gefunden, ebensowenig weiter im Innern der Epidermis. Bilder, die hiervon abzuweichen scheinen, beruhen, wie die Verfolgung von Flächen- und Querschnittserien lehrt, darauf, daß der betreffende Schnitt Epidermispartien tangential getroffen hat. Zahlreich finden sich die Chromatophoren in den gleich unten näher zu schildernden Hautflecken, die des Pigmentes in den Epidermiszellen fast völlig entbehren. Sehr viel spärlicher<sup>1)</sup> habe ich sie in den schwach pigmentierten Hautpartien der Seitengegend finden können, die den Übergang der schwarzen Rücken- zur weißen Bauchhaut bilden, während ich in der schwarzen Rücken- und Kopfhaut Chromatophoren, vielleicht nur infolge des dichtgedrängten Pigments der Basalzellen, mit Sicherheit nicht nachweisen konnte.

---

1) In meiner vorläufigen Mitteilung (1905) sagte ich: „an normalen Hautstellen niemals“, was ich hiermit einschränkend berichtige.

Der Übergang von pigmentierter Haut in unpigmentierte, weiße erscheint unter dem Mikroskop noch allmählicher als für das unbewaffnete Auge, indem — anders als beim Knölwal, bei dem auch unter dem Mikroskop stark pigmentierte Hautstellen schroff an völlig unpigmentierte stoßen — das Pigment in den Epidermiszellen ganz allmählich an Quantität, nicht an Qualität abnimmt, um schließlich ganz zu verschwinden.

#### e) Die Hautflecke.

Wie oben schon erwähnt, finden sich auf der Haut des Seihwals vornehmlich in der Seitengegend, spärlicher aber auch am übrigen Körper, eigenartige Flecken von heller Farbe und im allgemeinen länglich ovaler Gestalt. Ihre äußere Begrenzung ist nicht scharf abgesetzt, sondern geht allmählich in die dunklere normale Haut der Umgebung über. Die Größe wechselt nicht unbeträchtlich, die kleinern sind 4—5 cm lang und 2 cm breit, die größten erreichen Handtellergröße und mehr. Die Flecken machen den Eindruck von Narben, die Haut erscheint im Zentrum etwas eingezogen, die feinen dunkeln Längsstreifen der normalen Haut sind umgebogen und unregelmäßig in Verlauf und Ausdehnung geworden, sodaß eine strahlige Zeichnung hervorgerufen wird, die Oberfläche ist im übrigen aber ebenso glatt und von gleicher Beschaffenheit wie die normale Haut (Taf. 2, Fig. 7).

Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigt sich die Haut der Flecken in folgender Weise verändert: Das Subepidermalgewebe, das in den untersten Schichten noch keine anormale Bildung aufweist, ist in den oberen Schichten derber, bindegewebsreicher und fettärmer, um in den obersten Lagen einige Millimeter unter der Epidermis in ein derbes, schwieliges Bindegewebe sich umzuwandeln, das fast völlig fettfrei ist. Das elastische Gewebe<sup>1)</sup> ist spärlicher als im normalen Subepidermalgewebe und macht teilweise durch schwächere oder ungleichmäßige Färbbarkeit den Eindruck, als ob es im Begriff sei, zu verschwinden oder erst zu entstehen. Die Cutisleisten sind breiter und unregelmäßiger, sie verlaufen nicht mehr parallel in der Längsrichtung des Körpers, sondern bilden

---

1) In meiner vorläufigen Mitteilung (1905) sagte ich: „das subepidermale Gewebe ist in ein derbes, schwieliges Bindegewebe umgewandelt, das der elastischen Fasern völlig entbehrt“, was ich hiermit einschränkend berichtige.



gewissermaßen einen Wirbel, wodurch die strahlige Zeichnung hervorgerufen wird (Taf. 6, Fig. 13). Die den Leisten aufsitzenden Papillen erstrecken sich teilweise nicht senkrecht in die Höhe, sind breiter und unregelmäßiger gebaut. Auch die Epidermis zeigt sich nicht unbeteteiligt, ihre Dicke ist ungefähr aufs doppelte der normalen Epidermis (etwa 3 mm) gestiegen (Taf. 6, Fig. 12), woran die einzelnen Schichten in gleicher Weise beteiligt sind. Im Bau der Zellen sind Abweichungen nicht nachweisbar. Die Pigmentkörnchen in den Epidermiszellen sind spärlich, während die oben geschilderten Chromatophoren an der Cutisgrenze sehr zahlreich sind. Der Übergang vom normalen Gewebe in das der Flecken ist ein allmählicher. Die Flecken sind hiernach als eine pathologische Erscheinung aufzufassen und zwar als ein chronisch entzündlicher Prozeß. Was die Ursache dieser Bildung ist, kann ich auch nicht einmal vermutungsweise angeben. Hautparasiten, die vielleicht in Betracht kommen könnten, sind beim Seiwal niemals beobachtet, während der Knölwal, der *Cyamus* und *Coronula* in Mengen trägt, entsprechende Hautveränderungen nicht aufweist.

#### f) Die Haare.

Die Autorität CUVIER's, der den Walen die Haare absprach, ist es wohl gewesen, die die richtigen Beobachtungen der ältern Untersucher nicht zur Anerkennung kommen ließ. Denn schon MARTENS (1675) sagt vom Grönlandwal: „fornen an den Lefftzen unten und oben sitzen kurtze Haar“ und Andere haben dieses bestätigt. Sie haben auch schon bei Zahnwalen, denen außer *Inia* im erwachsenen Zustande die frei hervorragenden Haare fehlen — die Haarbälge bleiben auch hier erhalten —<sup>1)</sup> die Fötalhaare gesehen. Nach CUVIER war es RAPP (1837), der beim „Walfisch“ (*Balaena mysticetus*) kurze Borsten an Oberlippe und Unterlippe angibt. ESCHRICHT (1849) in seinen grundlegenden „Untersuchungen über die nordischen Walthiere“ geht ausführlich auf die Haare der Wale ein. Trotzdem sind auch in neuerer Zeit wieder Zweifel aufgetaucht, so schreibt PAUL (1884) in seiner Dissertation, die auch sonst genug Unrichtigkeiten enthält, wörtlich: „Delphine und Wale besitzen keine Spur einer Haardecke mehr, die selbst schon den Embryonen fehlt“. Da

1) Ausführliche Angaben über die Haare von *Phocaena* und andern Zahnwalen behalte ich mir für eine besondere Arbeit vor, verweise jetzt nur auf BRAUN's Mitteilung in: Zool. Anz., 1905.

die Untersuchungen von WEBER (1886), KÜKENTHAL (1893, 1900) und RAWITZ (1900) im großen und ganzen völlig ESCHRICHT'S Angaben über die Haare bestätigen und erweitern, ist es um so wunderbarer, daß WILH. KRAUSE (1902, die Entwicklung der Haut und ihrer Nebengorgane etc., p. 286) sagt: „Bei den Walftieren besitzen nur die Fötus Haare, welche später vollständig schwinden, am spätesten diejenigen der Oberlippe.“<sup>1)</sup> Demgegenüber möchte ich in Bestätigung der vorher zitierten Beobachter betonen, daß Prof. Dr. BRAUN und ich bei sämtlichen untersuchten Bartenwalen — Seiwhal, Finn-, Blau- und Knölwal — bei jüngern wie bei völlig ausgewachsenen Exemplaren Haare gefunden haben. (Bei oberflächlicher Betrachtung entgehen sie leicht der Beobachtung, so war es den Walfängern der Station, die die äußern Merkmale der Wale doch gut kennen, ganz neu, daß die Wale auch Haare haben.) Die Haare sind beim Seiwhal ziemlich zahlreich, im ganzen etwa 80 vorhanden und lediglich auf den Kopf beschränkt; doch ist die Zahl und die Anordnung gewissen individuellen Schwankungen unterworfen. An der Schnauzenspitze des Unterkiefers, am Kinn, findet sich stets ein Haarfeld, das 20—30 Haare enthält und aus 2 nicht ganz symmetrisch zu beiden Seiten der Medianlinie angeordnete Reihen von ziemlich dicht stehenden Haaren besteht, die sich ventral, etwa 30—40 cm weit erstrecken (Taf. 2, Fig. 10). Außer diesem dichten Haarfeld finden sich am Unterkieferrand noch jederseits 15—20 einzeln stehende Haare, die meist durch große, ziemlich unregelmäßige Zwischenräume getrennt sind. Sie stehen auf dem schmalen Streifen, der sich zwischen Lippenrand und Furchenbeginn vom Kieferwinkel bis zur Unterkieferspitze erstreckt. Auf dem Oberkiefer sind im ganzen etwa 20 auch meist durch weite Zwischenräume voneinander getrennte Haare vorhanden, die in 4 geschwungen verlaufenden Längsreihen von je 5—6 Haaren angeordnet sind und in der Gegend der Spritzlöcher beginnen, die Oberkieferspitze aber freilassen. Zwei dieser Reihen verlaufen nahe den Oberlippenrändern, die beiden andern zu beiden Seiten des medianen Kamms, der sich von den Spritzlöchern bis an die Oberkieferspitze erstreckt. Die Haare sind kurze weiße Borsten von 0,5—3 cm Länge und etwa  $\frac{1}{8}$  mm Dicke. An den lichtern Stellen der Haut sind sie meist von einem dunklen

---

1) Auch die meisten Lehrbücher der Zoologie (z. B. das von HERTWIG, letzte Auflage 1905) enthalten immer noch die irrthümliche Angabe, daß den erwachsenen Walen die Haare völlig fehlen.

Hof umgeben. Daß es sich bei den Haaren der Wale um „schwellkörperhaltige“ handelt, gibt WEBER (1886) an, er gibt auch eine kurze Beschreibung von ihrem Bau. Meine Untersuchungen haben in wesentlichen Punkten andere Resultate ergeben, sodaß ich ausführlich den Bau der Haare schildern will.

Der frei über die Epidermis hervorragende Schaft (Taf. 2, Fig. 15) ist völlig pigmentlos. Mark ist nur in einigen Haaren in Spuren nachzuweisen, sodaß das ganze Haar aus ungefärbter Rindensubstanz besteht. Das Oberhäutchen, das zum Teil abgerieben ist, besteht aus großen, ziemlich dicken Zellen, die sich nicht dachziegelartig decken, sondern nebeneinander liegen und nur mit ihren schmalen Grenzflächen berühren. An einzelnen Haaren kann man eine eigentümliche Blasenbildung im Innern bemerken, die fast den ganzen Durchmesser des an diesen Stellen etwas aufgetriebenen Haars einnimmt und kuglige bis annähernd eiförmige Gestalt hat, sodaß die Längsachse der Blase in der Längsachse des Haars liegt. Im Innern dieser Blase findet sich ein kugliger Körper, der aus konzentrisch geschichteten Rindenzellen zu bestehen scheint (Taf. 2, Fig. 16). Die Haarwurzel ist beinahe senkrecht 15 mm tief in die Haut eingesenkt (Taf. 2, Fig. 12), sie ist von einer Wurzelscheide umgeben und diese wieder von dem Haarbalg. Der Haarbalg ist mächtig entwickelt und besteht aus 2 Lagen, die den weiten Blutsinus zwischen sich einschließen. Sie entsprechen nicht völlig dem äußern und innern Haarbalg der Haare der übrigen Säugetiere, denn die äußere Lage ist sehr kräftig entwickelt, enthält in ihrem obern Teil fast ausschließlich ringförmig im untern, allerdings auch zahlreiche längsverlaufende Fasern und setzt sich deutlich von dem umgebenden Fettgewebe ab. Die innere Balglage umgibt die Wurzelscheide unmittelbar, sie ist aus feinem Bindegewebsfasern aufgebaut und geht nach außen in ein schwellkörperartiges Gewebe über, das sich schließlich zu dem weiten Blutsinus öffnet, der röhrenartig das Haar umgibt und durch den nur vereinzelte Bindegewebsstränge von der innern zur äußern Balglage ziehen (Taf. 3, Fig. 18). In der Längsrichtung des Blutsinus sowie vornehmlich des innern Haarbalgs verlaufen sehr zahlreiche Nervenfasern<sup>1)</sup>, die sich in der Tiefe in mehr als 20 Bündeln

---

1) Bei Anfertigung meiner vorläufigen Mitteilung hatte ich die sehr zahlreichen Nerven noch nicht beobachtet, ich bin auf dieselben erst bei Untersuchung von Haaren eines Finnwalfötus und des erwachsenen Knöll-

vereinigen. Dieses Vorkommen von Nerven, welches nach meinen Untersuchungen für die Walhaare charakteristisch ist, wird nur ganz kurz von KÜKENTHAL in seiner letzten Walarbeit (1900) erwähnt, während WEBER (1886) und auch noch KÜKENTHAL selbst (1893) das Fehlen von Nerven als Eigentümlichkeit der Walhaare hervorhoben. Nervenendapparate habe ich bisher nicht nachweisen können. Am obern Hals des Haarbalgs, der sich noch etwas in die Epidermis nach oben kegelförmig vorwölbt, sodaß hier die Epidermis verdünnt ist, sowie am Boden des Haarbalgs, der noch um ein beträchtliches die Haarwurzel nach unten überragt, sind äußere und innere Lage des Balgs miteinander verbunden; der äußere Haarbalg setzt sich dann noch eine Strecke weit über den Blutsinus in die Tiefe fort und umgibt als Scheide ein mächtiges Bündel von Nerven und Gefäßen, das in gerader Verlängerung des Haarbalgs an diesen herantritt (Taf. 3, Fig. 19). Hierdurch wird eine Länge des Haarbalgs durch die ganze Dicke der Speckschicht vorgetäuscht. Bemerkenswert und sehr auffallend ist gegenüber dem Verhalten bei andern Säugern, daß nicht nur die Gefäße, sondern auch die Nerven nicht seitlich, wie KÜKENTHAL (1900) annahm, sondern ausschließlich von unten her an das Haar herantreten, um sich im Haarbalg in der oben geschilderten Weise zu verteilen. Talgdrüsen fehlen gänzlich, auch Muskeln, die an den Balg herantreten, habe ich nicht finden können. Die äußere Wurzelscheide ist deutlich ausgebildet, aber nicht sehr voluminös, Pigment enthält sie nur in ihrem obersten Abschnitt. Die innere Wurzelscheide ist ganz rudimentär und läßt die sonst an ihr unterscheidbaren Schichten nicht trennen.

Die Haarzwiebel konnte ich nur an einem einzigen Haar untersuchen, da fast alle Haare dicht oberhalb derselben durchschnitten waren. Sie ist ziemlich lang und nicht merklich aufgetrieben. Sie umfaßt nicht wie bei den Haaren anderer Säugetiere eine Haarpapille, sondern seitlich treten in sie eine Anzahl Papillen ein. Diese sind asymmetrisch angeordnet; eine ist am größten und kann als Hauptpapille, die andern kleinern als Nebenpapillen aufgefaßt werden (Taf. 4, Fig. 20).

Daß ein Haarwechsel stattfindet, glaube ich nicht; 2 Haare

---

wals aufmerksam geworden und habe sie dann in allen Haaren in großen Mengen gefunden.

habe ich in keinem Balg gefunden, die Haare erhalten sich jedenfalls während des ganzen Lebens. Nicht so selten scheint es vorzukommen, daß die mürben, wenig elastischen Haare an der Basis abbrechen (Taf. 2, Fig. 10), die Stelle, wo sie gesessen, ist dann aber noch deutlich erkennbar. Wenn vielleicht auch ein oder das andere Haar zugrunde geht, so scheint der Haarbalg doch stets unverändert erhalten zu bleiben (Taf. 2, Fig. 13, 14); äußerlich ist dann von Haaren nichts mehr zu sehen.

Der von den frühern Untersuchern geäußerten Auffassung der Walhaare als rudimentärer Organe kann ich nach ihrem eben geschilderten Bau nur bedingt zustimmen. Rudimentär ist zweifellos der epitheliale Anteil, das beweist der Bau des Haarschafts selbst, die Marklosigkeit, der Bau des Oberhäutchens, das Auftreten von blasigen Bildungen in der Rinde, nicht minder die Wurzelscheide, deren geringe Mächtigkeit und fehlende Differenzierung ich hervorhob, vor allem auch das Fehlen des Drüsenapparats. Was aber den von der Cutis gelieferten Anteil der Haare (im weitern Sinn) anbetrifft, so kann ich diesen durchaus nicht als rudimentär, im Gegenteil nur als hochentwickelt bezeichnen. Der Haarbalg ist von enormer Mächtigkeit und der Blutsinus von außerordentlicher Ausdehnung, vor allem aber ist es die außerordentliche Menge von Nervenfasern, die für die Walhaare charakteristisch ist. Die Haare scheinen demnach durchaus nicht außer Funktion gesetzt, sondern in der im übrigen an Nerven so armen Haut für den Hautsinn eine wichtige Rolle zu spielen. Eine Tastfunktion kommt den Haaren im Wasser nicht mehr zu, deshalb ist der Haarschaft selbst wie der ganze epitheliale Anteil des Haars rudimentär, deshalb fehlt auch der *Arrector pili*. Der Balg mit seinem enormen Sinus aber bleibt erhalten und kennzeichnet sich durch seinen großen Nervenreichtum als funktionierendes Hautsinnesorgan.

#### g) Augenlid.

Vom Augenlid standen mir zur histologischen Untersuchung nur Stücke vom Lidrande zur Verfügung, die in Chromessigsäure konserviert waren. Über die allgemeine Form des Lidrands orientiert Fig. 11 auf Taf. 5.

Das Bindegewebe, das den Lidrand bildet, besteht aus dichten, derben Faserzügen, die enorme Mengen elastisches Gewebe enthalten und in der Richtung des Lidrands verlaufen. Fettgewebe ist ver-

hältnismäßig spärlich zwischen den Bindegewebsbündeln, dagegen sind Blutgefäße sehr zahlreich. Die Bündel des *Musculus orbicularis*, bis zu denen meine Präparate gerade noch reichen, sind mächtig entwickelt. [WEBER (1886) erwähnt den *Musculus orbicularis* nicht unter den „Augen- und Lidmuskeln.“] Augenwimpern fehlen und mit ihnen die dem Lidrand der übrigen Säuger charakteristischen MEIBOM'schen und MOLL'schen Drüsen. Der Papillarkörper der Außenfläche des Lids ist ebenso gebaut wie am übrigen Körper, desgleichen die Epidermis, deren Durchmesser sich an dem Lidrande erheblich — bis auf 0,85 mm — verjüngt. An dem Lidrande geht die pigmentierte Epidermis allmählich in die *Conjunctiva palpebralis* über, die aus einem mehrschichtigen Epithel besteht, dessen Zellen pigmentlos sind, zwischen denen sich aber nahe der Epidermisgrenze vereinzelt große, schön verzweigte Pigmentzellen finden. Die Oberfläche der *Conjunctiva* zeigt bis an den freien Rand ein System von tiefen oder seichtern, senkrecht oder schräg verlaufenden Furchen, die sich in den verschiedensten Richtungen kreuzen und auf Querschnitten Drüsen vortäuschen, ein Verhalten, das schon vom Menschen und andern Säugern bekannt ist („STIEDA's Rinnensystem“).

#### h) Rückenflosse.

Von der Rückenflosse habe ich nur kleinere Stücke vom Vorderrand untersuchen können. Sie zeigen parallel dem Vorderrand verlaufende Bündel reichlich mit elastischen Fasern vermischter, derber Bindegewebsfasern, die wieder zu größeren Bündeln vereinigt sind. Blutgefäße sind auch hier zahlreich vorhanden, Fettzellen nur sehr spärlich nachweisbar; über dieser Hauptmasse liegt eine sehr dünne, fast fettfreie Cutisschicht, die den gleichen Bau wie an den übrigen Körperstellen mit dem gleichen Leisten- und Papillensystem zeigt (Taf. 5, Fig. 10). Die darüber liegende pigmentierte Epidermis unterscheidet sich durch nichts von der übrigen Epidermis.

## 2. Finnwal (*Balaenoptera musculus* auct.).

Die Haut des Finnwals ist bereits zweimal der Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen: von DELAGE (1885) und von RAWITZ (1899). Ich kann mich deshalb sehr kurz fassen und werde mich im wesentlichen darauf beschränken, die nicht erheblichen Abweichungen, die die Haut des Finnwals von der Haut des Seiwals unterscheiden, zu beschreiben, sowie auf die Punkte

hinzuweisen, in denen ich zu andern Ergebnissen gekommen bin als einer meiner Vorgänger oder beide. Etwas ausführlicher werde ich auf die Haut des Finnfötus eingehen, die bisher noch nicht untersucht ist.

#### a) Die Haut des erwachsenen Finnwals.

Die Haut des Finnwals zeigt in allen wesentlichen Punkten das gleiche Verhalten wie die Haut des Seihwals. Auch auf ihr finden sich, worauf noch niemand aufmerksam geworden zu sein scheint, die gleichen Flecken, von gleicher Beschaffenheit und Form, wie sie sich beim Seihwal zeigen (Taf. 2, Fig. 8, 9). Die Haare habe ich bei allen Finnwalen, die zur Station gebracht wurden, in ungefähr der gleichen Anordnung und Zahl wie beim Seihwal beobachtet.

Die Epidermis ist nach meinen Messungen mehr als doppelt so dick wie beim Seihwal, nämlich 4 mm [DELAGE (1885) gibt nur 2,5 mm an, RAWITZ (1899) 4,5 mm] und ist dadurch schon leicht vom Seihwal zu unterscheiden.

Zur mikroskopischen Untersuchung verfügte ich vom erwachsenen Tier nur über einige Hautstücke aus der Übergangszone von pigmentierter in unpigmentierte Haut und einige Hautflecken, die sämtlich in Formalin konserviert waren.

Das Subepidermalgewebe, das schon von DELAGE (1885) und RAWITZ (1899) eine eingehende Schilderung gefunden hat, mit der meine Untersuchungen völlig übereinstimmen, unterscheidet sich in nichts wesentlichem von dem des Seihwals. Nur die Anordnung des elastischen Gewebes in der Furchengegend, die RAWITZ (1899) eingehend beschrieben hat, sodaß ich darauf verweisen möchte, und die ich auch an einem mir gütigst von Herrn Dr. RAWITZ überlassenen Präparate untersuchen konnte, verhält sich etwas anders als beim Seihwal. Die Cutisleisten sind schmaler und niedriger als beim Seihwal und sehr regelmäßig gebaut, sodaß hierdurch die Haut vom Finnwale gut von der Haut des Seihwals zu unterscheiden ist. Die ihnen aufsitzenden Papillen ziehen senkrecht in die Höhe, sind sehr regelmäßig angeordnet, hoch und schmal, nach oben zu etwas verbreitert, um spitz auszulaufen („lanzenspitzenförmig“).

Die Abbildungen (Taf. 6, Fig. 14—18) erläutern ihren Bau genügend. In meinen Präparaten sind die Gefäße der Papillen prall gefüllt und dadurch besonders augenfällig. Nerven habe ich nicht gefunden.

DELAGE (1885) hat das Verhalten der Cutisleisten zu den Papillen<sup>1)</sup> schon ganz richtig erkannt, beschrieben und abgebildet (nur reichen die Papillen nicht so dicht an die Hornschicht heran, wie es nach DELAGE scheint), wie ich im Gegensatz zu der RAWITZschen Darstellung betonen möchte.

Die Epidermis, im wesentlichen von gleichem Bau wie beim Seihwal, zeigt, entsprechend der größeren Dicke die Schichten von größerer Mächtigkeit, außerdem verwandeln sich die Spindelzellen der zweiten Schicht schon etwas unterhalb der Papillenspitzen in die großen Polygonalzellen der Mittelschicht, und nur in unmittelbarer Umgebung der Papillen erhält sich ein Mantel von Spindelzellen, der noch etwas die Papillenspitzen überragt, was besonders auffällig auf Flächenschnitten ist. Die Zellstruktur ist die gleiche wie beim Seihwal, die gleiche Faserung, Kernform usw. ist vorhanden.

Das Pigment zeigt die gleiche Anordnung in den Epidermiszellen wie beim Seihwal, die Chromatophoren habe ich in der von mir untersuchten schwach pigmentierten Haut [im Gegensatz zu RAWITZ (1899), der ihr Vorkommen beim Finnwal leugnet] an der Epidermis-Cutisgrenze zahlreich gefunden, doch sind die Verzweigungen meist nicht so ausgedehnt wie beim Seihwal. Besonders deutlich sind die Chromatophoren in Flächenschnitten durch die Epidermis nahe der Cutisgrenze zu erkennen. Die Hautflecke zeigen makroskopisch wie mikroskopisch den gleichen Bau wie beim Seihwal, und das dort Gesagte gilt auch für den Finnwal mit der Einschränkung, daß ich die Epidermis nicht verdickt, sondern im Gegenteil dünner als in der Umgebung gefunden habe. Elastische Fasern habe ich aber in meinen Präparaten von Finnwalhautflecken gar nicht nachweisen können. Im übrigen verweise ich auf die Abbildungen (Taf. 2, Fig. 8, 9; Taf. 6, Fig. 19, 20).

#### b) Die Haut vom Finnwalfötus.

Zur Untersuchung konnte ich die Haut der Oberkiefer- und der Kinngegend eines 3,3 m langen Finnwalfötus benutzen, die in Alkohol konserviert war. Das Subepidermalgewebe unterscheidet sich noch

---

1) Die Arbeit von DELAGE konnte ich mir erst zugänglich machen, als meine Untersuchungen über diesen Punkt schon abgeschlossen waren, sonst hätte ich dieses schon in meiner vorläufigen Mitteilung hervorgehoben.



erheblich von dem des erwachsenen Tiers. Das Gewebe läßt zwar schon sehr deutlich elastische Fasern erkennen, die vornehmlich in den obersten Schichten angehäuft sind, aber die Fettzellen sind noch nicht völlig entwickelt, protoplasmareich, die Bindegewebsfasern sehr fein, das Gewebe sehr kernreich. Das Leisten- und Papillensystem ist schon vollkommen ausgebildet, zeigt aber ein verschiedenes Verhalten an den beiden von mir untersuchten Hautpartien. Die pigmentierte Epidermis der tiefschwarzen Oberkiefergegend ist sehr dünn, nur  $\frac{1}{3}$  mm, die un pigmentierte und schwach pigmentierte der Kinngegend erheblich dicker, fast 3mal so dick, nämlich  $\frac{5}{6}$  mm. Bei ersterer sind die Leisten von außerordentlicher Regelmäßigkeit, sehr schmal und fast schnurgerade, die Papillen nach oben kolbig erweitert (Taf. 7, Fig. 21—23). Bei der schwach resp. un pigmentierten Haut der Kinngegend sind die Leisten breiter, nicht ganz so regelmäßig gebaut, die Papillen nach oben spitz auslaufend und entsprechend der dicken Epidermis sehr viel höher (Taf. 7, Fig. 24—27).

Die Epidermis zeigt schon, natürlich in geringerer Mächtigkeit, den gleichen Schichtenbau wie beim erwachsenen Tier, auch ist die Faserbildung in den Epithelzellen schon erkennbar. Die Pigmentierung der tiefschwarzen Oberkieferhaut ist so dicht, daß die untersten Epidermispartien zwischen den Papillen tintenschwarz aussehen und gar keine Details erkennen lassen, die obere zeigen die kappenförmige Pigmentanordnung wie die Epidermiszellen der erwachsenen Tiere. Die weiße Kinnhaut ist völlig pigmentfrei, während die leicht grau gefärbte Haut, die die weiße Kinnhaut begrenzt, in der Epidermis an der Cutisgrenze nicht sehr zahlreiche verzweigte Chromatophoren enthält, auch vereinzelte Pigmentkörnchen in den Epidermiszellen erkennen läßt.

Die Cutis habe ich in sämtlichen Präparaten frei von jeder Spur von Pigment gefunden, so daß auch hier das gleiche Verhalten wie beim erwachsenen Tier sich findet, daß lediglich die Epidermis der Sitz der Pigmentierung ist (wenigstens in dem von mir untersuchten Stadium).

### c) Föthalhaare.

Die Haare — farblose Borsten von 0,5—1 cm Länge — zeigten bei dem untersuchten 3,3 m langen Fötus die gleiche Anordnung wie bei den erwachsenen Tieren, an den hellern Hautpartien der Kinngegend fanden sich auch schon Pigmentringe um die Haare vor. Mark enthalten die meisten untersuchten Haare, wenn auch oft

nicht durch den ganzen Schaft, im übrigen war es mir nicht möglich, den Bau des Haarschafts genau zu untersuchen, da die Oberfläche der in nicht mehr ganz frischem Zustand zur Konservierung gekommenen Haare dick mit Schleim und ähnlichen Auflagerungen bedeckt war. So konnte ich die Struktur des Oberhäutchens z. B. nicht genau erkennen, es scheint aber, als ob seine Zellen etwas mehr dachziegelartig angeordnet sind als beim erwachsenen Seihwal. Die Haarwurzel ist 4,5 mm tief in etwas schräger Richtung in die Haut eingesenkt. Ich fand auch hier eine große zusammengesetzte Papille bei allen untersuchten Haaren [WEBER (1886) betont die rudimentäre Entwicklung der Fötalhaarpapillen von *Balaenoptera rostrata*], ähnlich gebaut wie beim Seihwal, die Hauptpapille aber kuglig ohne Spitze, die Nebenpapillen weniger zahlreich und etwas weniger entwickelt (Taf. 4, Fig. 21).

Die äußere Wurzelscheide weist keine Besonderheiten auf, die innere Wurzelscheide ist besser ausgebildet als beim erwachsenen Seihwal und läßt die verschiedenen Schichten, die an ihr unterschieden werden, in einzelnen Querschnittpräparaten ganz gut erkennen. Talgdrüsen habe ich auch bei den Fötalhaaren nicht nachweisen können. Der Haarbalg zerfällt in einen äußern und einen innern und zeigt im großen und ganzen den gleichen Bau, wie ich ihn vom Seihwal beschrieben habe. Seine beiden Lagen und vor allem der zwischen ihnen liegende Blutsinus sind noch nicht so mächtig ausgebildet wie beim Erwachsenen. Daß der Blutsinus sich erst so spät entwickelt, ist gegenüber dem schon völlig ausgebildeten Verhalten des epithelialen Anteils des Haars auffällig und kann zur Unterstützung meiner beim Seihwal näher ausgeführten Anschauung dienen, daß der mächtig entwickelte Sinus kein rudimentäres Organ ist, sondern ein in voller Funktion stehendes, dessen hohe Ausbildung eine Neuerwerbung dieser Wale ist. Der zuführende Strang, der auch in gerader Verlängerung des Balgs herantritt, ist sehr dick und wird vornehmlich durch Nervenbündel gebildet, die so zahlreich sind, daß sie gegenüber den Gefäßen, die mit ihnen zum Haarbalg ziehen, vorherrschen.

### 3. Blauwal (*Balaenoptera sibbaldii* GRAY).

WEBER (1886), der die Haut des Blauwals bereits untersuchte, geht auf histologische Einzelheiten nicht näher ein, nur gewisse Bildungen am Mundwinkel, die er für rudimentäre Haare hält und

auf die ich weiter unten noch zu sprechen komme, beschreibt er ausführlich.

Mir standen nur von einem männlichen Blauwal einige in Alkohol nicht allzubesst konservierte Stücke der Kopfhaut mit Haaren zur mikroskopischen Untersuchung zur Verfügung.

#### a) Die Haut.

Das Subepidermalgewebe des Blauwals zeigt im wesentlichen den gleichen Bau wie das der bisher beschriebenen Arten. In meinen Präparaten sind die derben Bindegewebsstränge, die auch reichlich elastische Fasern enthalten, etwas dichter gedrängt und die mit Fettzellen erfüllten Maschenräume weniger ausgedehnt. Die obersten Faserzüge laufen nicht in der gleichen Richtung mit den Cutisleisten, sondern schneiden sie fast im rechten Winkel. Die Leisten sind sehr viel unregelmäßiger gestaltet als beim Finnwal und erinnern mehr an das Verhalten beim Seihwal, unterscheiden sich aber auch von diesem dadurch, daß sie an ihrer Basis durch eine große Zahl von ganz niedrigen Querleisten verbunden sind, so daß man ein netzartiges Bild in einigen Präparaten erhält. Etwas höher nach oben sind sie von denen des Seihwal kaum zu unterscheiden, sie sind aber niedriger als bei diesem und lösen sich früher in die schmalen Papillen auf, die spitz endigen und die nicht alle ganz gleich hoch zu sein scheinen. Ich habe nur eine Flächen-schnittabbildung (Taf. 7, Fig. 29) durch die Papillenmitte und eine Querschnitt-Abbildung (Taf. 7, Fig. 28) gegeben.

Beim Blauwal gelang es mir mit Sicherheit, Nerven auf Flächen-schnitten durch die Cutisleisten nachzuweisen, besonders in der Umgebung der Haare. Über Nervenendapparate konnte ich aber mit den von mir angewandten Methoden mit Sicherheit nichts ermitteln.

Die Epidermis ist nach meinen Messungen 2—3 mm dick<sup>1)</sup>, und auch hierin ist die Haut des Blauwals der des Seihwals ähnlicher als die Haut des Finnwals. Die Zellschichten, die die Epidermis bilden, sind in der gleichen Anordnung wie beim Seihwal vorhanden. Die Pigmentierung der Epidermiszellen zeigt das gleiche Verhalten wie bei den bisher beschriebenen Walen. Die Chromatophoren, die schon WEBER (1886) beschreibt, habe auch ich, allerdings nur spärlich, gefunden, nur in der Epidermis, aus der unmittelbaren Umgebung der Haare, waren sie recht zahlreich.

1) WEBER (1886) gibt 5 mm an.

## b) Die Haare.

WEBER (1886) gibt an, daß dem erwachsenen Blauwal die Haare fehlen, dagegen fand er am Mundwinkel feine Löcher, die durch eine Einstülpung der Hornschicht verursacht waren, die sich in Gestalt eines soliden Epithelzapfens in die darunter liegende Epidermis fortsetzt. WEBER faßt diese Bildung als ein rudimentäres Haar auf. Schon KÜKENTHAL (1889) wendet sich gegen diese Auffassung und wie ich glaube, mit vollem Recht. Abgesehen davon, daß am Mundwinkel bei den Walen Haare nicht vorkommen, habe ich oben (S. 17) schon angeführt, daß der Haarbalg stets erhalten bleibt, auch in Fällen, in denen äußerlich vom Haar nichts mehr zu sehen ist.

Was die von WEBER (1886) geschilderten Gebilde, die ich niemals am Mundwinkel eines Bartenwals gesehen habe, vorstellen, läßt sich vorläufig nicht sagen, FJELSTRUP (1898) und VAN BAMBEKE (1888) scheinen ähnliches beobachtet zu haben. Bei *Phocaena* glaube ich das Gleiche gesehen zu haben, doch sind meine Untersuchungen über die Haut von *Phocaena* noch nicht abgeschlossen.

Ich habe im Gegensatz zu WEBER (1886), wie schon erwähnt, bei allen Blauwalen Haare gefunden, und zwar in gleicher Anordnung wie bei Seihwal und Finnwal (Taf. 2, Fig. 11). Die Haare stehen zum Teil in einer kleinen trichterförmigen Mulde der Oberhaut. Sie zeigen ganz den gleichen Bau wie die bisher beschriebenen. Mark habe ich nur in einem Haar gefunden. Das Oberhäutchen zeigt den gleichen Bau wie beim Seihwal. Ebenso zeigen die Wurzelscheiden, der äußere und innere Haarbalg sowie der zwischen ihnen liegende Blutsinus mit seinem Nervenreichtum das nämliche Verhalten ohne jede Abweichung. Die hier ausgeführte Untersuchung auf elastische Fasern ergab, daß zahlreiche feine, elastische Fasern im äußern Haarbalg vorhanden sind. Über die Papille kann ich nichts angeben, da alle Haarwurzeln, die mir zur Untersuchung zugänglich waren, über der Papille durchschnitten waren.

Kurz erwähnen muß ich noch einen Befund bei einem Blauwalhaar, den zu deuten ich nicht imstande bin. Es fanden sich in der Umgebung des Haars nicht sehr spärlich im äußern wie innern Haarbalg mehr oder minder dicht unter der Epidermis schollige tief-schwarze Massen, etwas größer als die in der Epidermis vorkommenden Chromatophoren, die schon bei schwacher Vergrößerung sichtbar waren; irgendwelche Struktur war an ihnen nicht wahrzunehmen.

4. Knölwal (*Megaptera boops* FABR.).

Die Haut des Knölwals unterscheidet sich nicht unerheblich von der Haut der *Balaenoptera*-Arten. Die Zahl der Furchen ist eine geringere als bei *Balaenoptera*, die Färbung sehr variabel. Die Haut des Knölwals ist durch Knollen und einen Haarreichtum ausgezeichnet, der schon früh Beachtung fand, außerdem ist der Knölwal der Träger von 3 Ectoparasiten, die nicht ohne Einfluß auf die Haut geblieben sind. Aber die äußern Merkmale sind schon mehrfach, auch in neuerer Zeit, geschildert worden, zuletzt ausführlich von RAWITZ (1900), sodaß ich darauf verweisen kann.

Zur mikroskopischen Untersuchung, über die Veröffentlichungen bisher noch nicht vorliegen, standen mir verschiedene Hautstücke von Kopf und Rücken zur Verfügung, sowie zahlreiche Knollen mit Haaren, Haare, die nicht aus Knollen stammen, sowie mit Parasiten besetzte Hautpartien, die meist in Alkohol, zum Teil in Chromessigsäure oder Formalin fixiert waren.

## a) Subepidermalgewebe und Epidermis.

Das Subepidermalgewebe ist etwas dichter und derber gefügt als bei den *Balaenoptera*-Arten, und besonders der unmittelbar unter der Epidermis liegende, fast fettfreie Teil ist etwas dicker (1—2 mm). Elastische Fasern sind sehr reichlich vorhanden. Die Leisten sind kurz, ziemlich schmal mit vielen spitzen Ausbuchtungen und sehr niedrig, eigentlich nur die Basis der sehr hohen, in Längsreihen angeordneten Papillen, die über den Leisten etwas breiter werden, um ganz spitz auszulaufen. Dieses Verhalten ist schon makroskopisch beim Zerschneiden der Haut zu erkennen. Die Papillen scheinen zuweilen verzweigt zu sein und laufen meist nicht ganz gerade senkrecht in die Höhe, wie etwa beim Finnwal, sondern in leicht gewellten Linien. Da die Papillen außer ihrer beträchtlichen Länge auf Flächenschnitten keine wesentlichen Abweichungen von den *Balaenoptera*-Arten zeigen, gebe ich neben einem Querschnitt durch die Haut nur einen Flächenschnitt durch die niedrigen Cutisleisten (Taf. 7, Fig. 30, 31).

Die Epidermis ist durch ihre Dicke sogleich von der Epidermis der Gattung *Balaenoptera* zu unterscheiden, sie beträgt 6—9 mm. Im übrigen liegen keine deutlichen Unterschiede vor, und die Angabe JÄGERSKIÖLD'S (1891), „daß sie mit kleinen Runzeln versehen ist, so etwa wie die Haut an den Fingerspitzen einer menschlichen

Hand, nur sind die Runzeln größer,“ kann ich nicht bestätigen, die Oberfläche der Epidermis der Knöwale ist ebenso glatt wie die der übrigen Cetaceen. Herausgeschnittene Hautstücke — besonders deutlich ist dies bei *Phocaena* zu sehen — nehmen eine runzlige Oberfläche durch das Zusammenschnurren der elastischen Fasern im Subepidermalgewebe an. Vermutlich ist dieses Verhalten die Ursache für JÄGERSKIÖLD's Angabe.

Die Schichten der Epidermis, die dieselben wie bei *Balaenoptera* sind, beteiligen sich in gleicher Weise an der Dickenzunahme, insbesondere auch die Hornschicht. Auch beim Knölwal zeigt sich das gleiche Verhalten wie beim Finnwal, daß die Schicht der Spindelzellen nicht bis an die Papillenspitzen reicht, sondern daß die Spindelzellen schon unterhalb der Papillenspitzen in die großen Polygonalzellen der Mittelschicht übergehen und nur in unmittelbarer Umgebung der Papillen ein Mantel von Spindelzellen diese konzentrisch umkleidet und die Papillenspitzen noch etwas überragt. Die Zellstruktur scheint die gleiche zu sein wie bei *Balaenoptera*, wegen ihrer großen Dicke ist die Epidermis einerseits wohl nicht so gut konserviert, da sie schwerer für Reagentien durchdringlich ist, andererseits ließen sich nicht so dünne Schnitte anfertigen wie etwa von der dünnen Seihwalhaut.

Zu erwähnen ist noch ein eigenartiger Befund: Nicht so ganz selten fanden sich unter der Hornschicht und zwar in der Mittelschicht der großen Polygonalzellen kuglige Bildungen von wechselnder Größe, die aus konzentrisch geschichteten völlig verhornten platten Zellen bestehen, die scharf gegen die übrigen Zellen durch ihre Gelbfärbung (bei BLOCHMANN'scher Färbung, s. S. 3) sich abgrenzen. Umgeben sind sie von einigen Lagen platter, unverhornter Zellen, die allmählich in die Polygonalzellen übergehen. Ob diese Hornperlen nur eine pathologische Erscheinung sind oder welche Deutung sonst ihnen zukommt, kann ich nicht angeben, trotz einer großen Reihe von Quer- und Flächenserien, die ich von der Haut des Knöwals angefertigt habe.

Das Pigment zeigt das gleiche Verhalten wie bei *Balaenoptera*, die Cutis ist pigmentfrei. In der Epidermis findet sich das körnige Pigment in den Zellen in der beschriebenen kappenförmigen Anordnung, außerdem kommen ziemlich reichlich an der Epidermisgrenze Chromatophoren vor. Auffällig ist beim Knölwal an den marmorierten Stellen der schroffe Übergang von pigmentierter in unpigmentierte Haut, so daß unter dem Mikroskop in einem Gesichts-

feld ohne Übergang völlig pigmentfreie an dunkel pigmentierte Hautpartien stoßen.

## b) Knollen und Haare.

Die Gestalt und Anordnung der Knollen, denen der Knölwal seinen Namen verdankt, sind schon mehrfach beschrieben worden, sodaß ich darauf verweisen kann. Ebenso ist schon lange bekannt, daß der Knölwal ziemlich viele Haare besitzt, die nicht nur auf den Knollen stehen, sondern, wie zuerst KÜKENTHAL (1893), später RAWITZ (1899) angaben, auch zwischen denselben. Eine ganze Reihe von Knollen, die ich untersuchte, ließen folgendes erkennen: Die Gestalt und Größe wechselt nicht unerheblich, halbkuglig sind viele oder auch von der Gestalt eines halbierten Vogeleies. Zuweilen sind zwei miteinander verwachsen: Zwillingknollen. Die Höhe beträgt meist 3 cm, ist aber zuweilen geringer und nicht selten beträchtlicher.

Der Durchschnitt (Taf. 4, Fig. 23) zeigt, daß der oberste fettarme Teil des Subepidermalgewebes beträchtlich verdickt ist, während die Epidermis sich verjüngt. Die Cutisleisten sind noch kürzer und niedriger als in der übrigen Haut, die Papillen erscheinen dadurch unregelmäßiger angeordnet. Die Knollenepidermis zeigt außer der Verdünnung, die alle Teile gleichmäßig betrifft, keine Veränderungen von der übrigen Epidermis.

Auf dem Gipfel zeigt jede Knolle eine kleine trichterförmige Einsenkung, aus der das Haar, eine kurze, feine, weiße Borste (von etwa  $\frac{1}{2}$  mm Dicke) heraustritt. Die Knollenhaare sind fast immer markhaltig, die Rindenschicht und das Oberhäutchen sind von gleichem Bau wie bei *Balaenoptera* (Taf. 2, Fig. 17).

Bei den Haaren, die nicht auf Knollen stehen, fehlt die trichterförmige Einsenkung der Haut an der Durchtrittsstelle sehr oft oder ist nur angedeutet, auch scheinen sie meist marklos zu sein. Dies sind aber auch die einzigen — nicht einmal konstanten — Unterschiede im Bau der Haare des Knölwals. Der in die Haut eingesenkte Teil ist bei allen von gleicher Beschaffenheit. Der Bau ist im wesentlichen derselbe wie bei *Balaenoptera*, nur noch voluminöser, der Haarbalg noch umfänglicher und auch tiefer eingesenkt, zuweilen bis 2 cm und darüber. (Ich habe 7 Haare in Längs- und Querserien zerlegt und eine große Menge außerdem makroskopisch untersucht.)

Die Knollenhaare reichen also meist nicht an die Knollenbasis heran. Das Haar mit seinem Balg ist häufig etwas schräg in die Haut eingesenkt (Taf. 4, Fig. 23). Das Gefäß- und Nervenbündel (im Zentrum ein oder mehrere starke Gefäße, rundherum die Nervenbündel) tritt in gerader Verlängerung auch hier von unten als ziemlich umfänglicher, mit bloßem Auge deutlich erkennbarer Strang heran, wie ich dies beim Seihwal schon beschrieben habe (Taf. 3, Fig. 19).

Die Papille ist ebenfalls eine zusammengesetzte, aber doch anders gestaltet als beim Seihwal; auf einem Längsschnitt (Taf. 4, Fig. 22) sieht es aus, als ob von einer halbkugligen Papille eine Anzahl von Spitzen radial ausstrahlen.

An der innern Wurzelscheide sind wenigstens dicht oberhalb der Papille, auf Querschnitten, die sonst an ihr unterschiedenen Schichten zu erkennen. Die äußere Wurzelscheide zeigt in ihrem obersten Abschnitt in den Haarbalg vorspringende Leisten, die ihr auf Querschnitten ein sternförmiges Aussehen geben. Der epitheliale Anteil ist also etwas weniger rudimentär als bei *Balaenoptera*. Talgdrüsen fehlen auch hier. Der innere Haarbalg ist etwas voluminöser, auf Querschnitten sieht man in großer Regelmäßigkeit radiär angeordnete Septen, zwischen denen die Nerven emporziehen und sich verteilen, außerdem finden sich schon vereinzelt Bluträume. Der Blutsinus weist keine Abweichungen von *Balaenoptera* auf. Der äußere Haarbalg ist mächtiger entwickelt als bei *Balaenoptera* und zeigt ein ziemlich regelmäßig angeordnetes Flechtwerk von längs- und ringförmig verlaufenden Faserbündeln, ist sonst aber von gleicher Beschaffenheit. Auf einigen Querschnitten habe ich an der Außengrenze des innern Haarbalgs Gebilde gefunden von fast gleichem Bau, wie ihn die VATER-PACINI'schen Tastkörperchen zeigen und die ich als die einzigen Nervenendapparate, die ich in der Haut gefunden habe ansprechen möchte. Durch diese Nervenendapparate in den Haarbälgen zeigen die Wale ein Verhalten, das bei den andern Säugern, soweit ich die Literatur kenne, nicht beobachtet ist.

c) Die durch Parasiten hervorgerufenen Hautveränderungen.

Der Vollständigkeit halber will ich noch kurz auf die durch Parasiten hervorgerufenen Hautveränderungen beim Knölwal eingehen. Genaueres hierüber gibt BRAUN (1904). Die 3 für diese



Walart charakteristischen Hautparasiten, die sich auf allen Knölnwalen in großen Mengen finden, sind:

1. *Cyamus boopis* LTKN. die „Walfischlaus“, ein Amphipode, der sich von Epidermis nährt. Zahlreich findet man ihn in der die *Coronula* umgebenden Ringfurche, auch scheint er an andern Stellen tiefe Defekte in die Epidermis zu fressen (Taf. 4, Fig. 27).

2. *Coronula diadema* L., die „Walfischpocke“, ein Cirripede, der sich vornehmlich am Kopf besonders auf den Knollen ansiedelt, ferner am Rand der Brust- und Schwanzflossen sowie um Nabel und Genitalöffnung, deren Umgebung zuweilen wie mit *Coronulis* gepflastert erscheint.

Die *Coronulae* sind von einem Hautwall umgeben, der bei den jüngern, kleinern Exemplaren höher ist, sodaß diese tiefer in der Haut zu stecken scheinen als die großen Exemplare. Außerdem wuchert die Epidermis in die 18 sensenklingenförmigen Hohlräume, welche zwischen den *Coronula*-Schalenteilen sich befinden, wodurch die Schalen sehr stark auf der Haut befestigt sind. WELTNER (1899) hat durch Salzsäure die *Coronula*-Schale aufgelöst und dann entfernt und ein solches Präparat abgebildet. Ich bringe deshalb nur die Abbildung einer quer und einer median durchschnittenen entkalkten *Coronula* (Taf. 4, Fig. 24, 25). Die mikroskopische Untersuchung ergab, was man zum Teil schon an diesen Präparaten ohne Vergrößerung sieht, daß die Cutis nicht verdickt ist, sich nur etwas vorwölbt, im übrigen aber von normaler Beschaffenheit. Die Epidermis ist in dem Ringwall, in dem der äußere Schalenteil sitzt, stark verdünnt, im Innern der Schale entsprechend der Größe der *Coronula* verdickt, und zwar beteiligt sich an dieser Verdickung fast nur die Hornschicht, die den größern Teil des Hohlraums ausfüllt, während das „Stratum Malhighii“ nur mäßig verdickt ist.

Nicht sehr selten sieht man auf der Knölnhaut Stellen, an denen *Coronulae* gesessen haben, aber abgefallen sind. Wodurch dies geschieht, erklärt BRAUN (1904). Die mikroskopische Untersuchung dieser rosettenförmigen „*Coronula*-Narben“, von denen ich eine Abbildung beifüge (Taf. 4, Fig. 26), ergibt, daß bis auf die noch vorhandene Oberflächengestaltsveränderung, alle Veränderungen, die die Haut in *Coronulis* zeigt, im Schwinden begriffen sind, die dicke Hornschicht hat sich abgestoßen, und die Haut ist im Begriff, auf die Norm zurückzukehren.

3. Der dritte Ektoparasit des Knölnwals ist noch ein Cirripede, *Conchoderma auritum* L. Eigentlich ist dieses Tier gar kein Parasit

des Knöhlwals, denn es sitzt, wie schon RAWITZ (1900) und BRAUN (1904) hervorheben, ausschließlich auf der Schale von *Coronula*.

#### IV. Zusammenfassung und Schluß.

In folgendem fasse ich die Ergebnisse anderer und meiner Untersuchungen über das Integument der nord-atlantischen Furchenwale zusammen. Dasselbe besteht aus Epidermis und Subepidermalgewebe, letzteres entspricht Cutis plus Subcutis der übrigen Säuger, ist mächtig entwickelt und bildet die Speckschicht der Walfiere, deren dünne oberste Lage nur eine der Lederhaut der übrigen Mammalia ähnliche Struktur besitzt, aber auch nicht völlig fettfrei ist. Die Fettzellen, die die weiten Maschenräume des Bindegewebes erfüllen sind sehr groß. Elastische Fasern sind reichlich vorhanden. Die Oberfläche des Subepidermalgewebes erhebt sich zu schmalen, im allgemeinen in der Längsrichtung des Körpers angeordneten Leisten, deren Bau bei den verschiedenen Arten ein etwas verschiedener ist, auf ihnen sitzen die hohen Papillen, die fast nur Gefäßschlingen enthalten und der Ernährung der Epidermis dienen. Das alte Gesetz, das ich kurz so fassen möchte: „Dichtes Haarkleid, dünne Epidermis, Papillen nur angedeutet, dagegen dürrtiges oder fehlendes Haarkleid, dicke Epidermis, hohe Papillen“ findet seine Bestätigung bei der Haut der Walfiere. Die Epidermis ist verschieden dick bei den verschiedenen Arten. Die Oberfläche ist spiegelglatt, die dem Subepidermalgewebe aufliegende untere Fläche zeigt einen Abguß der Oberfläche des Subepidermalgewebes. In der Epidermis kann man 5 Schichten unterscheiden, und zwar von unten nach oben:

1. die Schicht der kleinen kubischen Zellen,
2. die Schicht der langen Spindelzellen,
3. die Mittelschicht der großen Polygonalzellen,
4. die Schicht der platten Spindelzellen,
5. die Hornschicht.

Keratohyalin oder Eleidin habe ich nirgends nachweisen können, trotzdem findet echte Verhornung statt. Das Pigment ist an den gefärbten Hautstellen beim erwachsenen Tier lediglich auf die Epidermis beschränkt und findet sich hier in doppelter Gestalt, 1. in den Epidermiszellen aller fünf Schichten, wo es Pigmentkappen um den Kern bildet, 2. in stark verzweigten, sternförmigen Chromatophoren, die nur in die unterste Schicht der Epidermis eingelagert sind und nicht überall in gleicher Zahl sich finden.

Bau und Funktion der für die Furchenwale charakteristischen Kehlurchen hat KÜKENTHAL (1893) genau geschildert.

Die länglichen Hautflecken, die Seiwal und Finnwal in ziemlichen Mengen zeigen, sind der Ausdruck eines chronischen Entzündungsprozesses der obern Hautpartien, dessen Ätiologie ich nicht aufklären konnte. Schweiß- und Talgdrüsen fehlen vollständig. Haare (kurze, pigmentlose Borsten, deren Oberhäutchenzellen sich nicht dachziegelartig decken), sind auch bei den erwachsenen Tieren stets in nicht einmal geringer Zahl am Kopf in bestimmter Anordnung vorhanden, am übrigen Körper fehlen sie. Sie sind weit in die Haut eingesenkte Sinushaare, denen Talgdrüsen und Arrector pili fehlen, die sich aber durch einen sehr großen Nervenreichtum auszeichnen. Die Nerven treten nicht wie bei den Sinushaaren der übrigen Säugetiere seitwärts heran, sondern in gerader Verlängerung des Haarbalgs von unten. Nervenendapparate — ähnlich den VATER-PACINI'schen Tastkörperchen — glaube ich bei Knölwalen gefunden zu haben.<sup>1)</sup> Die Haarpapille ist eine zusammengesetzte. Haarwechsel scheint zu fehlen. Auch wenn die Haare abbrechen, was nicht ganz selten vorkommt, und äußerlich nichts mehr von Haaren zu erkennen ist, scheint der Haarbalg doch niemals zu veröden, sondern unverändert erhalten zu bleiben. Der epitheliale Anteil des Haars ist mehr oder weniger rudimentär geworden, der von der Cutis gelieferte Anteil stellt ein hochentwickeltes Hautsinnesorgan dar. — Auf die Unterschiede der Haut der 4 untersuchten Arten, die ich ja schon besprochen habe, gehe ich hier nicht noch einmal ein, da zu berücksichtigen ist, daß 1. zumal von Finn- und Blauwal mir nur Haut begrenzter Regionen zur Verfügung stand, 2., Haut vom Zwergwal mir fehlt, von *Balaena* und *Odontoceten* ganz zu schweigen. Eine tabellarische Übersicht etwa, die nur diese 4 Arten berücksichtigt, hätte also nur sehr beschränkten Wert, wenn ich auch nach meinen Untersuchungen glaube, daß die Unterschiede der Haut der Arten, eine fast ebenso gute Diagnose der Art ermöglichen lassen wie die Unterschiede der Barten.

1) Da ich im Begriff stehe, Herrn Prof. Dr. BRAUN wieder auf einer Reise nach einer Walfangstation zu begleiten, so hoffe ich ein reiches Material mitzubringen, das mir eine genauere Untersuchung der Haare mit Spezialmethoden auf Nervenendapparate ermöglichen wird.

Die beiden Fragen von allgemeinerer Bedeutung, die Verhornungs- und Pigmentfrage, will ich zum Schluß nur noch streifen.

Obwohl, wie ich gezeigt zu haben glaube, echte Verhornung bei Walen vorkommt, ist Keratohyalin doch nicht nachweisbar, ein negatives Resultat, dem aber gerade eine gewisse Bedeutung bei der Beurteilung des Verhornungsprozesses und der Rolle, die das Keratohyalin nach den meisten Autoren hierbei spielt, zukommt. In bezug auf die Pigmentfrage möchte ich nur kurz bemerken, daß ich durch die zahlreichen Arbeiten der Vertreter der „Einschleppungstheorie“ durchaus nicht überzeugt bin. Ich stehe vielmehr auf dem Standpunkt, den z. B. CASPARY (1891), SCHWALBE (1893) und viele Andere, die ich hier nicht alle einzeln aufführen kann, vertreten, und glaube, daß die Epidermiszellen die Fähigkeit haben, Pigment selbständig zu bilden, trotz der Anwesenheit von verzweigten Pigmentzellen an der Epidermisgrenze. Ein Nachschub von Pigment findet bei den untersuchten Walen sicher nicht statt, und bei dem großen Pigmentverlust, der mit der fortwährenden Abstoßung der Hornschicht verbunden ist, müßte der eingeschleppte Pigmentvorrat bald erschöpft sein, wenn die Epidermiszellen nicht selbständig neues bildeten.

Zum Schluß meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BRAUN nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern vor allem für sein mir stets bewiesenes Interesse und die Förderung, die von ihm mir immer zuteil wurde, meinen Dank auszusprechen. Auch Herrn Privatdozent Dr. LÜHE, Assistenten am hiesigen Zoologischen Museum, bin ich für seine wertvollen Ratschläge zu Dank verpflichtet. Herr Geheimrat STIEDA hat mir in bereitwilligster Weise die Benutzung der Bibliothek des Anatomischen Instituts gestattet und über einige Fragen in liebenswürdigster Weise Auskunft gegeben, wofür ich ihm hierdurch danke.

Königsberg, 6. Juli 1906.

---

### Nachtrag.

---

Im Begriff, mein fertiges Manuskript abzusenden, erhalte ich von Herrn Dr. RAWITZ seine neueste Arbeit „Ueber den feineren Bau der Haare von *Megaptera boops* FABR. und *Phocaena communis* CUV.“ (in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., 1906, Vol. 23, Heft 1—3). Zu meiner großen Freude kann ich konstatieren, daß RAWITZ in vielen Punkten zu den gleichen Resultaten gekommen ist wie ich, z. B. über den Bau der Papille, die Pigmentlosigkeit des Haars usw., auch seine Auffassung der Walhaare als hochentwickelter Organe stimmt mit meiner überein. Was ich allerdings für das wesentlichste Resultat meiner Untersuchungen halte, das für die Haare charakteristische, von unten erfolgende Herantreten eines starken Strangs von Nervenbündeln und ihre Verteilung im Haarbalg, hat RAWITZ wohl infolge der mangelhaften Erhaltung seines Materials nicht erkannt. Auch in folgenden Punkten stimme ich nicht mit RAWITZ überein. Was er „blättrige Scheide“ nennt, halte ich für die innere Wurzelscheide, deren Fehlen er behauptet; ebenso habe ich in der Epidermis der Haarumgebung beim Knölwal Chromatophoren gefunden, die fehlen sollen. Bei vielen Haaren habe ich, wie meine Fig. 23, Taf. 7 zeigt und wie ich auch im Text hervorgehoben habe, eine schräge Einsenkung des Haarbalgs in die Haut gefunden. Aber auch bei senkrechter Einsenkung des Haarbalgs habe ich niemals die von RAWITZ als charakteristisch angegebene Knickung des Haars beim Durchtritt durch die Epidermis gesehen. Ich habe, ebenso wie RAWITZ, als charakteristisch hervorgehoben, daß ein Haarwechsel zu fehlen scheint: die Haare persistieren. Nur kann ich die Ursache hiervon

nicht in dem kavernösen Gewebe sehen, das mit der Ernährung des Haars nichts zu tun hat, diese erfolgt lediglich von der Papille aus.

Für die Auffassung der Walhaare scheint es mir von einer gewissen Bedeutung, daß Sinushaare, auch abgesehen von den Walen, keineswegs nur als Schnauzenhaare vorkommen, wie RAWITZ glaubt, sondern an allen Körperstellen mit besonders ausgeprägtem Tastvermögen auftreten können, ich erinnere nur an die Flughaut der Fledermäuse.

Königsberg, den 9. Juli 1906.

Literaturverzeichnis.<sup>1)</sup>

- VAN BAMBEKE, CH., Sur les follicules rencontrés dans l'épiderme de la machoire supérieure chez le Tursiops tursio, 1888, in: Bull. Acad. Sc. Belg., p. 503—514, avec 1 pl.
- BRAUN, M., Ueber Wale und ihre Parasiten, 1904, in: Schriften phys.-ökon. Ges. Königsberg, Jg. 45, p. 71 ff.
- , Einiges über Phocaena communis LESS., in: Zool. Anz., 1905, Vol. 29, p. 145 ff.
- CASPARY, J., Ueber den Ort der Bildung des Hautpigmentes, in: Arch. Dermatol. Syphilis, 1891, Jg. 23, p. 1 ff.
- COLLETT, R., On the external characters of RUDOLPHI's Rorqual (*Balaenoptera borealis*), in: Proc. zool. Soc. London 1886, p. 243 ff.
- DELAGE, YVES, Histoire du *Balaenoptera musculus* etc., in: Arch. Zool. expér. 1885, (2) Vol. 3 bis.
- ESCHRICHT, Untersuchungen über die nordischen Walfiere, Leipzig 1849.
- FJELSTRUP, AUG., Ueber den Bau der Haut bei *Globiocephalus melas*, in: Zool. Anz., 1888, Jg. 11, p. 11 ff.
- GRIEG, JAMES A., Bidrag til Kjendskaben om *Mesoplodon bidens* SOW., in: Bergen Mus. Aarborg, 1904, No. 3.
- HERTWIG, RICHARD, Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., Jena 1905.
- JÄGERSKÖLD, L. A., Schmarotzer der nordatlantischen *Balaenopteriden*, in: Verh. biol. Ver. Stockholm, 1891, Vol. 3, p. 127 ff.
- JAPHA, ARNOLD, Ueber den Bau der Haut des Seihwales (*Balaenoptera borealis* LESSON), in: Zool. Anz., 1905, Vol. 29, p. 442 ff.
- KRAUSE, WILH., Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane, in: OSCAR HERTWIG, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Jena 1902.

1) Die benutzte Literatur beträgt über 150 Nummern, ich führe hier nur die zitierten Arbeiten an.

- KÜKENTHAL, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Wältieren, Jena 1893, in: Denkschr. med.-nat. Ges. Jena, Vol. 3.
- , Die Wale der Arktis, in: Fauna arctica, Vol. 1, Jena 1900.
- LEYDIG, F., Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugetiere, in: Arch. Anat. Physiol., 1859, p. 677 ff.
- MARTENS, FRIEDRICH, Spitzbergische oder Grönländische Reisebeschreibung gethan im Jahre 1671, Hamburg 1675.
- MAYER, Ueber die Structur der Hautbedeckungen der Cetaceen. in: Nov. Act. Acad. Caes. Leopold.-Carol. Natur. Cur. 1855, Vol. 25, p. 449 ff., mit 3 Tafeln.
- PAUL, H., Ueber Hautanpassung der Säugetiere, Inaug.-Diss. Jena 1884.
- RAPP, WILHELM, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Wallfische, in: Arch. Anat. Physiol., 1830, p. 358 ff.
- , Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt, Stuttgart und Tübingen, 1837.
- RAWITZ, BERNHARD, Ueber den Bau der Cetaceenhaut, in: Arch. mikrosk. Anat., 1899, Vol. 54, p. 68 ff.
- , Ueber Megaptera boops FABR., nebst Bemerkungen zur Biologie der norwegischen Mystacoceten. in: Arch. Naturgesch., Jg. 66, Vol. 1, 1900, p. 71 ff.
- SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.
- SCHWALBE, G., Ueber den Farbenwechsel winterweißer Tiere, in: Morphol. Arb. G. SCHWALBE, 1893, Vol. 2, p. 433—606.
- STIEDA, LUDWIG, Ueber den Bau der Augenbindehaut des Menschen, in: Arch. mikrosk. Anat., 1867, Vol. 3, p. 357 ff.
- WEBER, MAX, Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, Jena 1886.
- , Die Säugetiere, Jena 1904.
- WEIGERT, Eine Methode zur Färbung elastischer Fasern, in: Ctrbl. allgem. Pathol., 1898, Vol. 9, p. 289.
- WELTNER, W., Epidermiswucherungen eines Wales hervorgerufen durch Cirripeden (Coronula), in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1899, No. 6, p. 102 ff.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 1.

Fig. 1. Seihwal, Flächenschnitt durch das Subepidermalgewebe der Seitengegend, ziemlich dicht unter der Epidermis. 62:1.

Fig. 2. Seihwal, Querschnitt durch das Subepidermalgewebe der Furche. 143:1. Färbung mit WEIGERT's Fuchsin-Resorcin. Die elastischen Fasern sind quer durchschnitten.

Fig. 3. Seihwal, Flächenschnitt durch das Subepidermalgewebe der Kopfhaut, unmittelbar unter der Epidermis. 140:1. Die Bindegewebszüge, die sich zu den Cutisleisten erheben, sind erkennbar, durch WEIGERT's Färbung heben sich die in ihnen längsverlaufenden elastischen Fasern deutlich ab.

Fig. 4. Seihwal, Querschnitt durch die Epidermis und oberste Subepidermalschicht des unpigmentierten Furchenwalles. 62:1. Übersichtsbild der 5 Epidermisschichten.

Fig. 5. Seihwal, Spindelzellen aus der 2. Epidermisschicht des unpigmentierten Furchenwalles. 740:1. Die Protoplasmafaserung der Zellen ist deutlich erkennbar.

Fig. 6. Seihwal, Flächenschnitt durch unpigmentierte Haut der Bauchseite, zeigt die konzentrische Anordnung der quergetroffenen Spindelzellen um die Cutispapillen. 142:1.

### Tafel 2.

Fig. 7. Seihwal, „Hautfleck“. 1:1.

Fig. 8. Finnwal, „Hautfleck“. 1:1.

Fig. 9. Finnwal, Rand von Fig. 8 etwas vergrößert, die Streifung der Haut und deren wirbelförmige Anordnung nach dem Innern der Flecken ist gut zu erkennen.

Fig. 10. Seihwal, Haarfeld vom Kinn des Seihwals um die Hälfte verkleinert.

Fig. 11. Blauwal, einer der beiden Haarstreifen vom Kinn um die Hälfte verkleinert.

Fig. 12. Seihwal, ein Haar in der Haut. 1 : 1. Durch Aufhellen in Cedernholzöl ist der Balg und der zuführende Gefäß- und Nervenstrang deutlich zu erkennen.

Fig. 13. Seihwal, Hautstück mit 2 Haaren, von denen nur das eine die Epidermis frei überragt. 1 : 1.

Fig. 14. Seihwal, das gleiche Hautstück wie Fig. 13 von der Subepidermalseite zeigt die beiden durchschnittenen Haarbälge. 1 : 1.

Fig. 15. Seihwal, Haarschaft. 65 : 1.

Fig. 16. Seihwal, Haarschaft mit Blasenbildung. 145 : 1.

Fig. 17. Knölwal, Haarschaft eines markhaltigen Knollenhaars. 65 : 1.

### Tafel 3.

Fig. 18. Seihwal, Haarwurzel, Querschnitt. 25 : 1. Die Nervenbündel sind der größern Deutlichkeit halber ganz schwarz gezeichnet. *H* Haar, *WS* Wurzelscheide, *I. Hb* innerer Haarbalg, *N* Nervenbündel, *S* Blutsinus, *G* Gefäß, *A. Hb* äußerer Haarbalg.

Fig. 19. Knölwal, Querschnitt des zum Haarbalg ziehenden Strangs von Nervenbündeln (*N*) und Gefäßen (*G*), den eine Verlängerung des äußern Haarbalgs als Scheide (*B. Sch*) umgibt. 35 : 1.

### Tafel 4.

Fig. 20. Seihwal, Längsschnitt durch Haarzwiebel und Papille. 62 : 1. Bezeichnung wie oben.

Fig. 21. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, Längsschnitt durch Haarzwiebel und Papille. 62 : 1. Bezeichnung wie oben.

Fig. 22. Knölwal, Längsschnitt durch Haarzwiebel und Papille. 62 : 1. Bezeichnung wie oben.

Fig. 23. Durchschnitt durch eine Knolle, der Haarbalg ist senkrecht getroffen. 1 : 1.

Fig. 24. Knölwal, entkalkte *Coronula*, median durchschnitten. 1 : 1. *C. Sch* *Coronula*-Schale, *Ep* gewucherte Epidermis, *C. T* *Coronula*-Tier.

Fig. 25. Knölwal, entkalkte *Coronula*, quer durchschnitten. 1 : 1. Bezeichnung wie Fig. 24.

Fig. 26. Knölwal, „*Coronula*-Narbe“. 1 : 1.

Fig. 27. Knölwal, *Cyamus*-Fraßstelle mit *Cyamus*. 1 : 1.

## Tafel 5—7.

Das Punktierte stellt die Epidermis dar, das Subepidermalgewebe ist weiß gelassen. Vergrößerung 14fach, nur bei den Föthalthautzeichnungen (Taf. 7, Fig. 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27) ist die doppelte, also 28fache Vergrößerung dargestellt. Alle Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat angefertigt.

## Tafel 5.

Fig. 1. Seihwal, Flächenschnitt durch die obere Grenze der Cutisleisten.

Fig. 2. Seihwal, Flächenschnitt durch die Mitte der Papillen.

Fig. 3. Seihwal, Kopfhaut, Querschnitt parallel zu den Cutisleisten.

Fig. 4. Seihwal, Haut der Seitengegend, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 5. Seihwal, Kopfhaut, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 6. Seihwal, Furchenwall, Querschnitt parallel zu den Cutisleisten.

Fig. 7. Seihwal, Furchenwall, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 8. Seihwal, Furchental, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 9. Seihwal, Übergang von Furchenwall in Furchental, Querschnitt.

Fig. 10. Seihwal, Rand der Rückenflosse, Querschnitt.

Fig. 11. Seihwal, Lidrand, Querschnitt.

## Tafel 6.

Fig. 12. Seihwal, „Hautfleck“, Querschnitt durch die Mitte.

Fig. 13. Seihwal, „Hautfleck“, Flächenschnitt durch die Epidermis-Cutisgrenze.

Fig. 14. Finnwal, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 15. Finnwal, Querschnitt parallel zu den Cutisleisten.

Fig. 16. Finnwal, Flächenschnitt durch die Papillen im obern Drittel.

Fig. 17. Finnwal, Flächenschnitt durch die Papillen im untern Drittel.

Fig. 18. Finnwal, Flächenschnitt durch die Cutisleisten.

Fig. 19. Finnwal, „Hautfleck“, Flächenschnitt durch die Epidermis-Cutisgrenze.

Fig. 20. Finnwal, „Hautfleck“, Querschnitt durch die Mitte.

## Tafel 7.

Fig. 21. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, pigmentierte Kopfhaut, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 22. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, pigmentierte Kopfhaut, Flächenschnitt durch die Papillen.

Fig. 23. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, pigmentierte Kopfhaut, Flächenschnitt durch die Cutisleisten.

Fig. 24. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, Haut der Kinngegend, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 25. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, Haut der Kinngegend, Flächenschnitt durch die Papillenspitzen.

Fig. 26. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, Haut der Kinngegend, Flächenschnitt durch die Papillenmitte.

Fig. 27. Finnwal, Fötus von 3,3 m Länge, Haut der Kinngegend, Flächenschnitt durch die Cutisleisten.

Fig. 28. Blauwal, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 29. Blauwal, Flächenschnitt durch die Papillen im untern Drittel.

Fig. 30. Knölwal, Querschnitt senkrecht zu den Cutisleisten.

Fig. 31. Knölwal, Flächenschnitt durch die Cutisleisten.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# The Morphology of Coeloplana.

By

Prof. James Francis Abbott.

(Washington University, Saint Louis, Missouri, U. S. A.)

With plates 8-10 and 7 figures in the text.

## Contents.

	page
A. Historical . . . . .	42
1. KOWALEVSKY's <i>Coeloplana</i> . . . . .	42
2. KOROTNEFF's <i>Ctenoplana</i> . . . . .	43
3. WILLEY's <i>Ctenoplana</i> . . . . .	44
B. The Japanese <i>Coeloplana</i> . . . . .	45
1. The living animal; life habits . . . . .	46
External appearance . . . . .	47
2. Structure of <i>Coeloplana</i> . . . . .	49
a) Epithelium . . . . .	49
b) Gastro-vascular system . . . . .	51
General organization . . . . .	51
Histological structure . . . . .	53
c) Tentacles and related structures . . . . .	55
General description . . . . .	55
Histological structure . . . . .	56
d) The Otolith . . . . .	59
e) Parenchyma and musculature . . . . .	61
C. General considerations . . . . .	61
D. Summary . . . . .	65

The following account deals with the details of structure and homologies of "*Coeloplana*", a form hitherto known only from a superficial description of a single specimen. The material for the present paper was described in a preliminary note in: *Annotationes Zoologicae Japonenses*, Vol. 4, 1902, but press of other duties has made it impossible to complete the work until now.

## A. Historical.

### 1. KOWALEVSKY'S *Coeloplana*.

In 1881, KOWALEVSKY discovered in the Red Sea near the city of Tor, a form to which he gave the generic name *Coeloplana*<sup>1)</sup>, in allusion to the apparent combination of Coelenterate and Planarian characters which it afforded. KOWALEVSKY'S report was published in the proceedings of the Zoological Section of the Sixth "Convention of Russian Naturalists and Physicians".<sup>2)</sup> It was reviewed in the "Zoologischer Anzeiger", and our knowledge hitherto has depended upon this latter rather brief account. The Russian naturalist described his single specimen as grayish above and white ventrally, round in outline and measuring about three lines in one direction by two lines in the other. It was found on *Zostera* at a depth of 10 to 15 fathoms and was mistaken for a planarian until his attention was attracted by the extrusion of the tentacles. The abstract in the *Zoologischer Anzeiger* describes *Coeloplana* as ciliated all over and KOWALEVSKY'S figure shows cilia all about the periphery but he makes no such statement in the original paper. The animal was described as "Planarian-like". There was a median ventral mouth leading directly into a central gastric cavity from which branching canals ramified. Four main divisions led off from the central cavity and divided up into many subdivisions, separated by trabeculae connecting the upper and lower body walls. These canals according to KOWALEVSKY opened into a circum-peripheral canal from which extended blind processes. Above the mouth was a Ctenophor-like

---

1) According to the strict rules of nomenclature the spelling "*Coeloplana*" should be retained, but as the spelling "*Coeloplana*" has been used constantly since KOWALEVSKY'S paper and for orthographic reasons is so very much to be preferred, it has seemed best to continue its use in the present paper.

2) Извѣст. общ. люб. естествов. Vol. 43. Труды зоол. отдѣла. Vol. 1.

otolith sac with its enclosed otolith. On either side surrounding it, were two curious half moon shaped diverticula of the gastric cavity.<sup>1)</sup>

In the opposite plane were the characteristic Cydippid tentacles each enclosed in a flask-shaped sheath.

Notwithstanding its Planarian-like appearance KOWALEVSKY concluded that so far as his rather superficial examination went, *Coeloplana* was more Ctenophore than Flatworm. He considered the plane of the tentacles as right and left, that is, sagittal.

## 2. KOROTNEFF'S *Ctenoplana*.

Some four years later, another Russian scientist, ALEXIS KOROTNEFF, caught in the tow-net, on the west coast of Sumatra, a single specimen of an animal that was very evidently closely related to *Coeloplana* but presenting marked points of difference. This form was much more like a typical Ctenophore than *Coeloplana* and to it KOROTNEFF gave the name *Ctenoplana*. In addition to the characteristic otolith and tentacles which had been described for *Coeloplana*, KOROTNEFF also described eight rows of Ctenophoral costae, the individual combs of which, however, were reduced to seven in number. Each costal row was retractile into a cup-shaped cavity of the body wall. The rows of costae were separated in one plane by the tentacle sheathes and between the other rows the body was thrown up into folds, — the whole effect being to give a stellate appearance to the dorsal surface. In KOROTNEFF'S figure there is a notch in the periphery on either side, in the plane at right angles to the tentacular plane.

About the otolith was a circlet of sensory tentacles (11 in his figure) and the whole body surface is described as ciliated. KOROTNEFF described and figured the structure of the otolith and its cup in some detail. According to him the mouth leads directly into a central cavity from which the gastric canals arise, and above which there is a structure like the Ctenophor infundibulum, consisting of

---

1) The abstract in the Zoologischer Anzeiger reports these: "Vor und hinter diesem Bläschen (i. e. the otolith) gewahrt man die erweiterten scheinbar blinden Enden zweier Canäle, die vom Magen ausgehend gegen die dorsale Körperfläche gerichtet sind". The obvious but misleading interpretation of this statement seems to have lead LANG astray in one of his homologies. Vide post.

a cup-shaped cavity just below the otolith sac. The presence of any circumperipheral canal is denied. He also described a remarkable structure in the neighborhood of the tentacles, — a cavity in which lie large and powerful longitudinal muscles and which opens to the exterior by a pore. He conceives this to be possibly excretory in function, and surmises that it may be homologous with the water-vascular system of Planarians. However, as WILLEY suggests, there is no doubt that KOROTNEFF was describing a section through the tentacles, which he was unable to orient correctly. The muscular fibers of the tentacle stalk might well be mistaken for "longitudinal muscles".

### 3. WILLEY'S *Ctenoplana*.

No further discoveries of either *Ctenoplana* or *Coeloplana* were reported until ARTHUR WILLEY, in 1896, in the course of his investigations in the South Seas, discovered 4 specimens of KOROTNEFF'S *Ctenoplana*, apparently belonging to different species, three of the specimens being greenish and one crimson. WILLEY was able to keep them under observation in the living state some time and established the fact that *Ctenoplana* swims through the water as a Ctenophore does, solely by the aid of its costae. The most important contribution that he was able to add to the morphology of the form was the discovery of the male gonads, which are described as being located "at the bases of the two end-lobes of the main portion of the gastro-vascular system" and hence apparently radially disposed in relation to the otolith.

The most striking thing in WILLEY'S description is that these gonads open to the exterior, dorsally, by one or more simple ducts the mouths of which lie just below the level of the surmising plates. The cell proliferations which constitute the testis are developed upon the outer walls of the coeca from the gastric canals. The whole arrangement is strikingly at variance with anything we are familiar with in either Coelenterates or Platyhelminthes. WILLEY asserts that the dorsal surface bears no cilia. He further states that the sensory tentacles near the apical sense organ, instead of forming a closed circle, as described by KOROTNEFF in reality are arranged in two semicircular areas on either side of the otolith sac, — the circle being broken in the line of the tentacular plane. WILLEY'S figures are unsatisfactory inasmuch as he does not attempt



to trace the course of the gastric canals. As far as one can make out, the costae, as figured, seem to lie between large, lobed diverticula of the central gastric cavity, in contrast to the condition usual in Ctenophors, in which the rows of costae overlies the meridional canals.

WILLEY'S discoveries led him to institute some interesting homologies and hypotheses which will be taken up further on.

### B. The Japanese *Coeloplana*.

In the summer of 1901 it was the writer's good fortune to discover, at Misaki, Japan, some specimens of what were very evidently KOWALEVSKY'S "*Coeloplana*". Devoting himself the next summer to a renewed search he was further rewarded by finding several more, and altogether, that year and the next, some thirty or more specimens were obtained, some of which, however, were lost in aquaria and through poor fixing agents. The *Coeloplanae* were all obtained from two localities facing the open bay each a few square rods in area. One of these was the rocky beach immediately fronting the Marine Station and the other below the place known locally as "Dojin no Haka". Both these areas are covered with broken rocks and boulders and are exposed to rather high surf in rough weather. At the times of lowest tides the *Coeloplanae* may be found at a depth of about two feet, clinging to the small coralline covered stones on the bottom, but they are very rare even in the most favorable localities, and the hunt for them is frequently discouraging. Apparently the animals are never to be found in a tidepool where the water might be left by the receding tide and grow stale or warm in the sun's rays. Two species occurred together, one a bright pink or red in color and the other smaller and chocolate brown. The two were found together in the same locality but always so situated as to make detection extremely difficult, owing to the resemblance between the animal and the stone or alga upon which it was fastened. I have never seen them floating or caught them in the tow-net but they have always been extended on the surface of the stone and fastened by slime so that they tenaciously resisted being taken off, and it was usually found more satisfactory to bring the stones into the laboratory when possible, and carefully force them off with a pipette. The *Coeloplanae* are found frequently on large rocks, stretched out into a thin shapeless film of slime hardly suggestive of anything animal. Such a specimen

so extended may measure 5 or 6 cm across in longest diameter, shrinking to one-fifth that diameter when contracted.

### 1. Life habits.

*Coeloplana* cannot swim, either as a ctenophore, or by means of the flattened skirt of the body, as some planarians do. I have never found it floating, but in the quiet of the aquarium it usually came to the top and spread itself out, adhering to the surface of the water by the ventral face of the body, as a planarian. In this habit of floating it seems to resemble WILLEY'S *Ctenoplana*. At such times *Coeloplana*, especially *C. mitsukurii*, throws out its long delicate tentacles which hang down in the water and wave about in very graceful fashion, and then the great length of the tentacles in comparison with the size of the body is made apparent (Fig. 2). If disturbed when so floating, — either by the water being agitated or by the body being touched by a foreign substance, — it falls to the bottom in a shapeless lump. WILLEY describes his *Ctenoplana* as folding together like a book under such circumstances, but there is no such axis of flexure in *Coeloplana*. If dropped, dorsal side uppermost, it rights itself without difficulty. Many experiments and observations were made to ascertain whether the animal crawled in any one direction rather than in another, and it was proved conclusively that it did not. The act of crawling seems to be wholly a response to peripheral stimuli and as such stimuli may act on two or more sides at once, we have the remarkable spectacle of two sides of the animal progressing in different directions. As noted by KOWALEVSKY this mode of progression is, in a sense, amoeboid. A projection of the body is pushed out and the rest of the body tissue behind it, follows on. When the animal is crawling, the whole periphery of the body is thrown into folds and outpushings. This is especially to be noted in the red form, *C. willeyi*, where no consistent body shape is maintained and where different sections of the body may overlap each other. One result of such a habit is that the internal structures become twisted about so as to defy orientation. When the animal is very active it will often, while crawling, throw out the tentacles in a cloud of white filaments. The whole mass of filaments seems to be expelled at once and then to be slowly withdrawn. The ejection of the tentacles is effected by a sudden contraction of the muscular walls of the sheath. The two tentacles

may be ejected alternately or together. Touching the periphery with a needle will often cause one or both of them to be protruded a short distance, but I was never able by such means to get the whole tentacle thrown out.

#### External Appearance.

Measurements of the size of *Coeloplana* are not of much value in an animal of such great mobility. When fully contracted the shape of the body in both species is nearly circular. *C. willeyi*, in such a condition usually measures 1—2 cm across, and *C. mitsukurii*, 1 cm or less, — usually about 5 mm. Dorsally, the two species differ markedly in color. *C. willeyi* varies from pale rose to deep scarlet, the intensity of the color in an individual depending of course in large measure upon whether the animal is contracted or extended. Similarly the smaller species, *C. mitsukurii*, ranges from an almost pigmentless condition to a deep chocolate brown. The former species was nearly always found on red *Zostera*, while the latter favored *Melobesia* or the bare brown stone. About the periphery there is a series of white or whitish-yellow spots or flecks of color (Fig. 1). These seem also to be indicated in KOROTNEFF'S drawing. I have been unable to identify them in fixed material or in sections. It may be possible that they are sensory in function and sensitive to light but I have no evidence on the point. It is worthy of note that these spots almost invariably occur opposite a slight notch or puckering of the periphery. In both species there is, as in *Ctenoplana*, a rather prominent notch opposite the openings of the tentacle sheathes.

The sheath containing the tentacle filaments lies as a loglike ridge on either side of the otolith and is made especially prominent by being more heavily pigmented than the rest of the body. The sheath terminates exteriorly in a sort of tubelike papilla, a trifle back of the peripheral notch mentioned above. The papilla lies free above the surface, and when the animal is extended may be retracted so as to leave only the opening on the dorsal surface.

The otolith is comparatively small and in *C. willeyi* almost insignificant in size. It lies in a pit closed by fleshy lips and, in the living animal, is frequently difficult to find.

Next to the tentacles the most prominent thing to be observed in the living animal is the network of anastomosing gastric canals. These are much less prominent in *C. mitsukurii* on account

of its opacity, but in *C. willeyi* they are very evident and the circulation may easily be watched with a low power. It may then be seen that the colorless elements of the circulating fluid are driven through the canals with considerable rapidity. The speed of the circulating current varies with the movements of the animal and, in the peripheral portions at least, is apparently controlled solely by them. The disposition of the canals in the center of the body is very difficult to make out in the living animal but toward the periphery they branch much more profusely and it is seen that they form an anastomosing network, ending blindly in finger-like pockets and not fusing to form a circum-peripheral canal.

In connection with the canal system, dorsal respiratory tentacles are frequently to be observed, especially when the animal is floating ventral face upward, on the surface of the water (Fig. 2). These organs are superficially much like the cirri of *Thysanozoon*, and consist simply of hollow finger-shaped projections from the dorsal surface of the body, in direct communication with certain of the digestive canals. In *C. willeyi* these tentacles are cylindrical or slightly club-shaped (Fig. 1), whereas in *C. mitsukurii* they end in digitate processes which give them a fringed appearance and probably assist the animal in imitating the vegetable growth or the debris, in the midst of which it lives. The body tissue of *C. willeyi* is so loose and the animal itself so 'amoeboid' in its movements, that it is impossible to tell, in the living specimen, just what arrangement these dorsal tentacles have, and it is only by the aid of a series of sections that their relations may be worked out. But in *C. mitsukurii* the body is firmer in texture and its shape more consistent, so that the general arrangement may readily be observed. It is then seen that the tentacles are arranged about the sense organ as a center and radiate from it in four directions. There are 6 to 8 tentacles in each row, and the distal ends of the rows curve in toward the tentacular planes so that the four rows together assume somewhat the appearance of a figure 8 with the upper and lower curves broken. It is easily determined that these four rows follow four main channels of the digestive canal system. With a low power it may readily be seen that the fluid contents of these tentacles is in direct communication with that of the gastric canal immediately underneath, and the solid formed elements of the circulating fluid are caught and whirled about in eddies within the tentacles or at their bases. The very evident function of these

organs would appear to be respiratory and this view is supported by the fact that the tentacles are seldom if ever protruded except when the water is a trifle stale. They do not seem to have any sensory function, as they may be touched or pushed aside with a needle without being withdrawn or causing any reaction in any other part of the animal. The tentacles themselves, in *C. willeyi*, are colorless but the epithelium at the base is heavily pigmented. In *C. mitsukurii*, on the other hand the fringed tentacles are densely pigmented and are hardly to be distinguished from incrusting debris.

## 2. Structure of *Coeloplana*.

### a) Epithelium.

Compared with the ordinary Ctenophores, the epithelium of *Coeloplana* is relatively firm and well developed. There are at least four well marked cell elements in its makeup. 1) Gland cells, 2) Interstitial cells or interstitial syncytium, 3) Supporting (ciliated) cells, 4) Pigment cells.

Gland cells occur in great numbers all over the body, but are especially numerous at the periphery. They are fewest in number and smallest in the region directly over the tentacle sheathes, — where the epithelium is also relatively much thinner. The various stages in the development of the gland cells, as worked out by SAMASSA are well represented in *Coeloplana*. The clear fluid contents of the cells becomes divided off into globules by thin sheets or trabeculae of differentiated cytoplasm, which increase in number and in size until the cell is gradually filled with an anastomosing network of fibrils that stain intensely in haemotoxylin and other basic dyes (SAMASSA'S Stage B). The fluid contents of the intertrabecular spaces does not stain with either acid or basic dyes, — at least not by any method tried so far. But at a certain point a sudden chemical and physical change intervenes and the staining reactions are reversed. The formerly fluid globules appear to gel or coagulate and stain intensely with eosine or other acid dyes, while the formerly very evident network either disappears or refuses to take any stain. This is the "Stage C" of SAMASSA. In any one preparation the majority of the gland cells will usually be found in either Stage B or Stage C, but in a very few instances I have found indications of the cell having been killed during the change

from one to the other. In these cells the lower part had changed over into the third or granular stage, while the distal end retained traces of the network (Fig. 33). The eosinophile granules of Stage C increase in size and swell the cell to its full capacity, — the result being that instead of these granules keeping their original rounded shape they become flattened by mutual pressure, like peas in a pod. The outer surface of the cell is bulged out until at last the pressure becomes too great and the cellwall is ruptured, the granules passing to the exterior (Fig. 36). The nucleus of these cells is rather large, oval, or flattened, basal in position and full of chromatin granules. Occasionally cells are found (Fig. 36) of the same shape and general appearance as those of Stage B mentioned above, but filled with a very fine and delicate network of fibrils and with knots of deeply staining protoplasm at the nodes of the reticulum. The cytoplasm is granular, and the nuclei are relatively large and not flattened. It is possible that the secretion of these cells differs in character from that of the ordinary gland cell described above.

Between the gland cells of the epithelium, and especially surrounding them at the base is a syncytium of interstitial supporting substance, full of deeply staining nuclei. In places cellwalls may be made out and apparently there is no hard and fast line to be drawn between the condition of individual supporting cells and that of a true syncytium. Where the gland cells are very numerous and close together, as at the periphery, the nuclei of the supporting substance are very numerous and cellwalls are not discernable. When the gland cells are scattered and relatively less numerous and the intercellular tissue correspondingly greater in extent, cell outlines may frequently be traced downward from the external surface, fading away as they approach the basement membrane.

Ventrally the interstitial syncytium passes over into a definite cell structure, — the ciliated cells. These are narrow, columnar or sometimes flaskshaped, closely appressed, with an oval nucleus near the base and a granular cytoplasm. At the distal end are knots of deeply staining protoplasm, "microsomes", from which the heavy cilia arise. These cells are larger in the neighborhood of the mouth and in the pharynx. Here the microsome is large and prominent and the cilia arising from the surface fuse together (in fixed preparations at least) into a rather heavy flagellum. Whether this is the general condition of the cilia bearing cells over the

whole ciliated surface I cannot say. In the living animal the cilia are very evident over the entire ventral surface.

Scattered over the basement membrane and through the adjacent parenchyma, and showing through the outer layer of epithelium, are numerous irregular, branching, pigment cells. These cells, so far as I have been able to make out, are confined to the dorsal surface. There is great variation in pigmentation, such cells being practically absent in some specimens. The substance of the cells is granular, and the color appears to be due to a deposit of some highly refractive material in tiny spherules. These are very likely similar to the iridocytes in the integument of fishes. The pigment cells are sometimes (but rarely) found among the epithelial cells proper. In nearly all cases they are found among the connective tissue and muscle cells that underlie the true epithelium. They are of course most numerous in *C. mitsukurii* and in both forms are most noticeable at the bases of the dorsal tentacles and over the tentacle sheath. In *C. mitsukurii* they are very thickly scattered through the tissue of the fringed dorsal tentacles themselves, but are absent in the unbranched dorsal tentacles of *C. willeyi*.

The basement membrane is rather thick and is intimately connected with the connective tissue and muscle cells of the parenchyma.

#### b) Gastrovascular system.

##### General organization.

The mouth is large, roughly quadrangular or four lobed and lies immediately beneath the sense organ. It opens into a capacious pharynx or stomodaeum, the walls of which are thrown into a great number of folds. Plane section shows that the pharynx is not compressed in either plane but is approximately square in shape, the wall projecting into the cavity from four sides, in the tentacular and transverse planes. KOWALEVSKY describes the mouth of *Coeloplana* as leading directly into the stomach (infundibulum?) without the intermediate development of a pharynx, but the observation is a questionable one as he evidently did not preserve and section his specimen. The complicated pharynx in *C. mitsukurii* and *C. willeyi* is, in the living animal, extremely difficult to make out except under the most favorable circumstances, but it is very prominent in fixed and stained material.

In the roof of this pharyngeal cavity is the opening of a vertical canal which leads up to the infundibulum and which with the pharynx itself comprises the stomodaeum. This canal is strongly compressed in the stomachal plane. Distally it opens into the cup-shaped infundibulum, which lies just beneath the otolith capsule. From the infundibulum four main canals arise, two in the sagittal (stomachal) and two in the transverse (tentacular) plane. The latter pair run to the muscular base of the pinnate tentacles, penetrate them and also spread out in a sort of anastomosing network enclosing the sheath. Lateral branches are sent out that ramify to the periphery, anastomosing and subdividing until they end in blind finger-shaped terminations. The other two main branches of the canal system arising in the sagittal plane, sometimes at a trifle lower level than those in the tentacular plane, subdivide into two canals. In some specimens this subdivision occurs so close to the infundibulum as to give the appearance of two independent canals, arising on either side. In most specimens however the parent stem is evident. The two secondary canals arising from its subdivision, run close to the dorsal surface of the body and are the ones which send out the processes described above as respiratory tentacles. As already indicated, the course of the canals is bent toward the tentacular plane so that the two pairs on either side assume roughly the form of a figure "8". From these main canals smaller subdivisions arise all along the course which are continued downwards and laterally, anastomosing and uniting with those arising from the canals in the tentacular plane. In *C. willeyi* the peripheral digestive tracts partake more of the nature of sinuses, divided off from one another by trabeculae or partitions of connective tissue which extend from the dorsal body wall to the ventral. These trabeculae are especially evident near the periphery, but towards the center the lacunae take on the normal character of thin walled tubes. The "sinuses", then, are really greatly enlarged divisions of the canal system where the upper and lower walls have become confluent with the dorsal and ventral body walls and where the sides of two adjacent tubules have come together and fused. In many instances the fusion is incomplete and the limits of the individual walls may be made out. In *C. mitsukurii*, these conditions do not appear to be developed or at least only in a limited region about midway from infundibulum to periphery. In this species the amount of parenchyma is very much greater than in *C. willeyi* and the digestive



canals retain their tubular character throughout. The lining cells however are not distinct in character from those of the other species, except that being more confined, they are more regular in their arrangement (cf. Fig. 14).

From the infundibulum there branch upwards two delicate tubes which open to the exterior in short papillae. As in the typical Ctenophores these arise in such a position that along the tentacular plane the lower one is to the right and the upper one to the left of that plane. These tubes appear to arise singly and a complementary blind ampulla in the alternate quadrant, such as is found in the Ctenophores, could not be demonstrated.

#### Finer structure of the gastric system.

The epithelium of the ventral face of *Coeloplana* is continued into the mouth, and lines the pharynx. In the latter regions, as noted above, the ciliated cells are large and the cilia heavier than elsewhere. The same kind of gland cells found in the body epidermis is also found in the pharynx, in all the various stages. The stomodaeal canal arising from the roof of the pharynx and leading upward into the infundibulum is lined with powerful cilia. The cells are columnar and very granular in all the preparations observed. The nucleus is often much enlarged, packed with chromatin granules and stains very densely. The cells of the infundibulum itself show the same structure as those of the canal. The cells lining the main branches of the canal system constitute a squamous epithelium. These thin walled tubes as they proceed toward the periphery and break up into finer subdivisions show marked changes in structure. The cells lining them elongate and the nucleus usually takes up a position in the basal end, — the tissue thus changing from a squamous to a stratified columnar epithelium. This gives place to a further differentiation, peripherad. The cells become greatly vacuolated, enlarge and bulge out in masses into the digestive canals. The respiratory tentacles being outgrowths of the canals themselves, are lined with the same epithelium, reduced to a thin squamous layer. In the peripheral region various metaplastic bodies become very evident: globules of fat, staining densely with osmic acid, others that take anilin acid stains and still others that stain with basic dyes. In addition all varieties of ingested food matter may be found, such as diatoms, as well as other foreign bodies, apparently half digested. These vacuolated

cells also occur in the branches of the canal system that penetrate into the tentacle root and adjacent tissue ("tentacular canals"). There are no cilia in the canals and no evidence of a syncytium, — the cell outlines being always distinct. In certain regions these vacuolated cells proliferate in long strands or sheets, from the distal ends of which cells bud off (Fig. 32 and 39) which assume a spherical shape and float freely in the gastric canals. In *C. willeyi* this process is confined to the peripheral region of the body while in *C. mitsukurii* it takes place in a region approximately midway between infundibulum and periphery. In all cases these cells contain a nucleus and sometimes more than one. The cytoplasm is densely granular and seemingly not at all different in structure from that of normal epithelial cells except that there are no metaplastic granules or ingested food material. Two or three are frequently clumped together. In some instances at least there is an envelope of small cells about a large cell. It may be that these smaller enveloping cells fuse together about the nucleus of the central one, and this too may account for the presence of more than one nucleus. These cells are frequently vacuolated and the chromatin is broken up into granules. They constitute, together with a mixture of food particles, the formed elements that are to be seen circulating in the living animal and whirling about in eddies at the bases of the dorsal tentacles. In appearance they are strongly suggestive of ova. Cell division may be continued, after the cells are budded off.

The morphology of the digestive cells lining the alimentary tract in insects has been described by many observers. — notably NEEDHAM 1897, VAN GEHUCHTEN 1890, and BALBIANI 1890, — and the similarity to the conditions in *Coeloplana* is striking. Likewise in a hydroid, *Corymorpha*, MAY 1903 has described a process very similar to what takes place in *Coeloplana*. In the former cases the cells become "loaded" with densely staining secretion and break off or extrude portions into the digestive cavity. In *Coeloplana*, in contrast to the conditions in insects, the endothelial tissue is homogeneous, there is no central "nidus" and the contents of the budded off cells does not stain differently from the parent tissue. The cytoplasm never has the appearance of being sloughed off or squeezed out, such as seems to be the rule in *Corymorpha* and insects. The floating bodies in *Coeloplana* are cells arising by direct proliferation from the epithelium.

Of especial interest in the development, in *Coeloplana*, of typical

"Ciliated Rosettes" as described by Chun 1880. These are identical in every way with those of pelagic Ctenophora. They lie in the walls of the gastric canals and consist of two layers of 8 cells each, surrounding a central cavity into which project strong cilia from the "rosette" cells (fig. 3 and 8). The beating of these cilia may cause a strong current to flow between the parenchyma and the lumen of the gastric canal.

c) Tentacles and related structures.

General description.

The sheathes of the pinnate tentacles are capacious pouches and when the tentacles are fully retracted, are swelled out into prominent bulging masses on either side of the otolith. Notwithstanding the size and capacity of these sacs, it is a constant marvel how the whole of the tentacle with its secondary branches, — often stretching down to a distance of six or eight times the diameter of the whole animal — can be accommodated within. In very transparent specimens it is seen that the pouch is not a simple sac or tube but that there are secondary diverticula leading off from the main cavity, — all crowded with writhing filaments, closely packed. In such clear specimens an appearance may be noted that is confusing and difficult to interpret without the aid of sections. The central end of the sheath appears rounded and bent back upon itself like a fishhook, the termination being directed toward the periphery. In sectioned material it may be seen that the central end of the sheath, i. e. the point nearest the otolith is expanded into a bell from the wall of which the heavy root of the tentacular muscle takes its origin in part. Lying normally below the main cavity of the sheath, but sometimes pushed to one side is what may be called the accessory sheath, a large diverticulum of the main sheath, that in surface view appears to be a continuation of the main sheath and gives the appearance of the latter being turned back, away from the center. The tentacle itself may be said to be anchored to the whole floor of this accessory sheath which spreads out into a broad flat cavity and is lined with formative tissue. The development and growth of these lining cells and of the muscle fibres connected with them is centripetal. The muscle of the tentacle, formed in this accessory branch bends sharply in the neighborhood of the otolith and enters the true sheath, forming the flaring "bell" structure alluded to. The tentacle consists of a main filament of

muscle from which arise in one plane at regular intervals, the secondary tentacles. These are independently contractile. The ultimate branch never arises directly at the tip of the main stalk but always at one side in conformity with the arrangement of the others. The secondary tentacles are covered with typical Ctenophoral adhesive cells (lassocells, colloblasts) that sometimes, when the tentacle is fully extended, appear to be arranged in groups or batteries, especially in the region near the end of the primary tentacle. As a rule, in *C. mitsukurii*, there are no such cells on the primary tentacle itself, except near its origin. In *C. willeyi*, however, the primary tentacle appears to be covered uniformly with adhesive cells.

The masses of undifferentiated cells in the accessory tentacle and the muscles of the tentacle root are penetrated in all directions by the branches of the canals of the gastric system, as already described.

#### Histological structure.

The adhesive cells or colloblasts are of the type described and figured for typical Ctenophores (CHUN, 1880; HERTWIG, 1880; SCHNEIDER, 1892; SAMASSA, 1902; BOURNE, 1900). In especially well fixed material certain details of structure may be brought out in *Coeloplana* which differ slightly from the appearances described by previous investigators. The fully developed cell consists of a subglobular or bellshaped cap, surmounting a rather thick spiral filament which is inserted in the outer muscle layer of the secondary tentacle. The shape of the cap seems to vary with age. In younger cells it is almost globular. Frequently in cells remote from the original formative tissue, it is elongated. Whether this is a result of growth or of differentiation persisting from the beginning could not be determined. In *C. mitsukurii* the globular form seems to be the only one. The apex of the cap is usually drawn out to a fine filament and the lower margin is likewise expanded into a delicate frill or skirt. Within the outer membrane of the cap-cell, the granular cytoplasm is arranged in a hemispherical layer of segments set like paving stones, in the center of which the nucleus lies, just above the insertion of the spiral filament. Within the spiral coil is a delicate thread running through the axis of the spiral and uniting with the latter just before its insertion in the tentacle. The spiral may be either dextral or sinistral, and the two kinds usually occur in equal proportion, side by side. Looked at from below, the cell appears as a cup into the depression of which is inserted the spiral

filament, ending in a closed ring. Through the center of this ring the straight central filament issues (Fig. 5). Adjacent cells are covered and united by a thin membrane to which the apical filament of the cap is joined. (This membrane is found only in *C. mitsukurii*.)

The accessory tentacle sheath is lined with masses of cells that differentiate into the muscular tissue of the tentacle and the colloblasts surrounding the latter (Fig. 34 and 35). As the growth is continuous, all the various stages of development may be observed in different parts of the same area of tissue. The details of development are somewhat at variance with the processes described by SAMASSA and by SCHNEIDER.

The undifferentiated cells are arranged in an epithelium of hexagonal cells, each of which contains a rather large and sharply staining nucleus immeshed in a reticular network. "Nucleoli" are also present, scattered about the cell. These nucleoli arrange themselves regularly about the nucleus. The nucleoli next draw near the nucleus in the center of the cell, leaving a clear open space between them and the cellwall. They do not completely surround the nucleus but cup over it in a hemisphere. The end of the cell opposite the mouth of this cup begins to elongate. At the same time the cellwall (or the cytoplasm next it) in this region begins to thicken in a spiral ridge. There is a differentiation of the cytoplasm at this stage, — that within the area surrounded by the hemisphere of nucleoli becoming denser. As the lower part of the cell elongates this differentiation is maintained and the denser part of the cytoplasm is drawn out into a cord, surrounded by the clearer cortical cytoplasm. The spiral thickening continues to increase as the cell elongates until there are a number (four or five) complete spirals formed. At about this time, the cell has an elongated pear shape, — the lower part is filled with a spiral, enclosing a dense cord of cytoplasm that is rapidly becoming filamentous, — the nucleoli surround the rather flattened nucleus in the upper end of the cell and about each nucleolus the cytoplasm begins to cleave off in segments. Later the nucleoli disappear but the segmentation persists and results in the peculiar mulberry-like appearance of the cytoplasm of the fully formed cell. After four or five of the spiral turns in the lower part of the cell have been completed, the lower margin of the cellwall breaks around, — the spiral separating from the cellwall and becoming free and the broken edge persisting as the skirt or frill, described above, about the lower margin of the cell.

The central filamentous cord which is derived from the denser cytoplasm immediately surrounding the nucleus persists as the straight axial filament of the differentiated cell.

It will be noted that each colloblast, developed as described above is formed from a single primitive formative cell, not from two cell-elements as described by SAMASSA. Each one is developed independently in *C. mitsukurii*, while in *C. willeyi* they appear to arise in groups as described by SAMASSA for *Beroë*. A sheet of colloblasts in *C. willeyi*, developing together, is covered by a thin membrane derived from the cells themselves, each one of which is attached to it by means of its apical filament.

The muscular core. The arrangement of the muscular strands of the tentacles is quite complicated and differs considerably in the two species of *Coeloplana*. In *C. mitsukurii* there are two sets of muscles making up the core of the secondary tentacles, — longitudinal and diagonal. The outermost layer is a thick sheath of longitudinal muscle fibers in which the colloblasts are rooted. The cavity surrounded by this sheath would appear as a tube, were it not for two partitions which run lengthwise of the tentacle and divide the inner cavity into three longitudinal chambers. The tissue of the outer wall and of the partitions appears to be continuous. Within the three chambers just mentioned, are located the short diagonal muscle fibers. In longitudinal section these have somewhat the feather like appearance to be seen in the body muscles of the earthworm. There is a difference however in that the short diagonal bundles in *Coeloplana* arising from the walls formed by the longitudinal muscle fibers focus, as it were, in a common point in the center of the cavity. The repetition of these focal points at regular intervals longitudinally of the tentacle, gives in section the appearance of apices of a series of wedges as described above. The series of diagonal muscle bundles arise however from the whole inner surface of the chambers. Filling the spaces between, there is a sort of loose connective tissue full of large irregular cells that resemble wandering giant cells.

In *C. willeyi* there are two sets of circular and two of longitudinal muscles. The spiral filaments of the colloblasts are inserted in an outer sheath of muscle fibers. Within this wall are five conspicuous bundles of longitudinal fibres arranged in a quincunx (in cross section). About the central cord of the five is a dense sheath of circular muscles. There are no longitudinal chambers as in the

other species and apparently no diagonal fibers. The staining reactions are peculiar. Using MANN'S Eosin-Wasserblau method followed by Orange G, the five cords of longitudinal fibers stain intense red, — the circular sheath about the central one, blue, — the outer layer, yellow and the adhesive cells themselves purple.

The primary tentacle is made up of a thick bundle of longitudinal muscles immeshed in connective tissue and surrounding a core of the same substance, — a structure very much resembling a telegraph cable. Each muscle strand seems to be developed from a single cell by an enormous elongation of the cell body and contains many nuclei. The inner wall of the tentacular sheath is lined in part with an endothelial lining like that of the gastric canals. This is supported by a network of connective tissue and muscle cells. Elsewhere the epithelium is cubical and heavily flagellate.

A peculiar condition is observable in some preparations of *C. mitsukurii*. The lining cells bud off as they do in the gastric canals, and appear to take up phagocytic functions. At least in areas where a rapid proliferation is taking place the cavity of the sheath contains great numbers of similar cells that have ingested fragments of colloblasts or frequently whole cells, — spiral and all (Fig. 23). There seems to be no reason for doubting that these phagocytes arise from the inner epithelium of the sheath.

#### d) The otolith.

The otolith with its accessory structures does not appear to differ from the general Ctenophore type. The otolith itself consists of a number of calcareous granules held in an organic matrix and swung in a cup by means of cilia. The whole apparatus is usually sunk some distance below the surface when *Coeloplana* is contracted and the overlapping edges of the epithelium appear like fleshy lips. The cup is subglobular in shape and closed over above by a membrane formed by the fusion of cilia springing from cells in the cupwall. The cells whose cilia support the otolith lie in a zone about the lower half of the cup. The cilia are long and arise from the columnar cells of the ciliated zone in densely staining knots of protoplasm as previously described for the cilia in other parts of the body. The cilia form a complete circle about the otolith without appearing to fuse with each other. However, instead of being attached to the otolith evenly on all sides they are gathered together

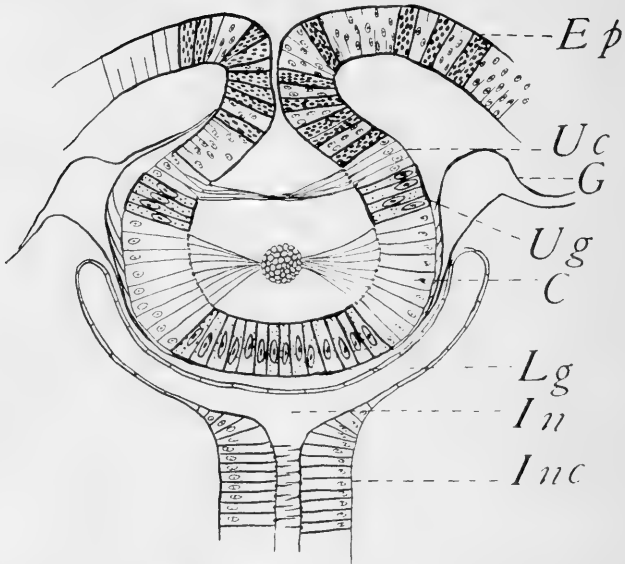


Fig. A. Vertical section through otolith cup and adjacent structures (semidiagrammatic). Plane of section bisects the angle formed by the tentacular and sagittal planes of body.

*Ep* Epithelium of dorsal surface composed of gland cells and supporting syncytium.  
*Uc* Upper zone of ciliated cells whose cilia fuse to form a covering membrane.  
*G* Nerve ganglion. *Ug* Upper layer of a gland cells. *Lg* Lower layer of same.  
*C* Zone of ciliated cells supporting otolith. *In* Infundibulum. *Inc* Flagellate epithelium lining infundibular canal.

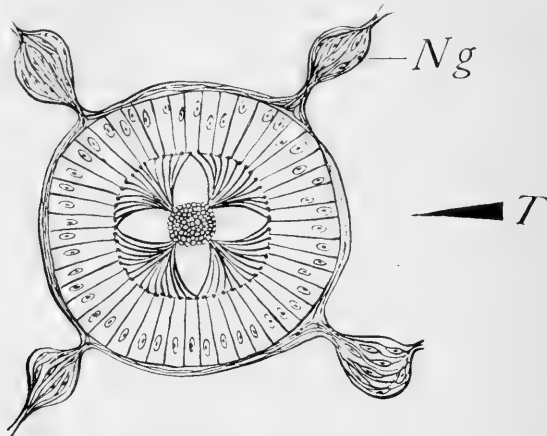


Fig. B. Horizontal section (semidiagrammatic) through otolith and capsule showing the otolith sustained by the brushes of cilia arising from the ciliated zone (see text).

*Ng* Nerve ganglion. *T* Tentacular plane.



in a sort of spreading brush or fan, the apex directed against the otolith at four equidistant points, an arrangement that recalls the four S shaped supports in the *Cydippida*. In the center of the ciliated zone (i. e. directly below the otolith) and also in a second zone above it the cells forming the wall of the cup are not ciliated but glandular. The nuclei are very large and deeply staining and the cells are usually crowded with small granules.

Just outside the otolith capsule in the angles formed by the intersecting tentacular and sagittal planes are four large nerve ganglia (cf. KOROTNEFF) that send off fibers to form a sort of diffuse peripheral system, and on the other hand supply fibers that surround the lower part of the capsule as an enveloping sheath. Each ganglion is directly opposite the point of insertion of the supporting cilia on the otolith. The cells of the nerve tracts and ganglia are large, with large nuclei, and stain intensely in methyl blue.

In addition to the central sense organ the yellow pigment spots on the periphery probably have a sensory function tho I have been unable to work out any details regarding them.

#### e) Parenchyma and musculature.

In conformity with its life habits *Coeloplana* has a much firmer body consistency than purely pelagic forms. The spaces between the gastric canals the tentacle sheaths and the epidermis are small and filled with a parenchymatous tissue well calculated to withstand the various strains to which the body is subjected. From the basement membrane of the epidermis fine branching muscle processes enter the parenchyma and ramify throughout its extent. The cell elements are of various sorts, — 1) delicate much branched cells with dendritic processes; 2) long usually wavy and thickened muscle cells with terminal branches only, which stain intensely with methyl blue; 3) oval or irregular cells with large nucleus, which may be early stages in development of the elongate muscle cells.

There is another variety of cell of doubtful nature to be found scattered through the parenchyma. These are very long and thick, irregular in shape and resemble a crumpled up sausage. The cytoplasm is granular in some, alveolar in others. No nucleus was demonstrable. They may possibly be parasitic in nature.

### C. General considerations.

Struck by the similarity in habits and form between *Coeloplana* and the Polyclads, LANG, 1884, attempted to utilize KOWALEVSKY'S discovery as the basis of a possible origin of the latter from the Ctenophores through *Coeloplana*. While it is not probable that any morphologist accepts LANG'S hypothesis nowadays it may be noted that in addition to the erroneous homologizing of the axes of the body in the Ctenophora, discussed by WILLEY, LANG was no doubt led astray by the reviewer in the *Zoologischer Anzeiger* (vide ante) so that he homologized the excretory tubes leading upward from the infundibulum (a structure characteristic of Ctenophores) with the anterior branch of the gastric system of the Polyclads.

WILLEY, 1896, with the more exact knowledge obtained from his own and KOROTNEFF'S studies on *Ctenoplana* avoided this mistake but contended that *Ctenoplana* is a primitive form, rather warmly denying any imputation of its being degenerate, as a "groundless assumption". He places his *Ctenoplana* in an order, the Archiplanoidea, from which he derives the Ctenophora on the one hand and the Platyhelminthes on the other. It will be seen that the value of this arrangement depends wholly upon whether *Ctenoplana* is to be considered a primitive form or not and the arguments WILLEY advances in support of his assertion are not wholly conclusive. It must be conceded that *Ctenoplana* stands midway between *Coeloplana* and the Cydippid Ctenophores, in regard to either its primitiveness or its "degeneracy". *Coeloplana* is wholly without costae; *Ctenoplana* is scantily provided with costae. *Coeloplana* has practically given up, or, from WILLEY'S point of view, never acquired the pelagic habit while *Ctenoplana* both swims and crawls.

If *Ctenoplana* is primitive, then *Coeloplana* is certainly so to a greater degree, and if we find in *Coeloplana* structures that can only be explained as the result of the reduction, through disuse, of structures characteristic of pelagic Ctenophores and associated with their pelagic habit, then the presumption is clear that it cannot be a primitive form in WILLEY'S sense and that the Ctenophora cannot be derived from it. In fact the weight of the morphological evidence bears out the conclusion that *Coeloplana* is a very highly specialized Ctenophore derived from the Cydippida.

Among the structures found in *Coeloplana* which are characteristic of the pelagic Ctenophores may be mentioned 1) the median funnel

and the excretory pores, 2) the adhesive cells or colloblasts of the pinnate tentacles which are the unique character of the Ctenophora, 3) the otolith and 4) the ciliated rosettes, which are identical with those found in the Ctenophora, even to the number of cells composing them. The last two characters, especially the last, must be considered as vestigial structures reminiscent of a previous pelagic habit. The otolith, the essential organ for orientation in a free swimming Ctenophore, we would hardly expect to find developing in a sluggish littoral form like *Coeloplana* but its presence is explicable on the supposition that *Coeloplana* is descended from a pelagic form. The ciliated rosettes in the pelagic Ctenophores function without doubt as means for hastening the absorption of digested food substances into the mesogloea lying between the relatively widely separated gastric canals. In *Coeloplana* with its great reduction in amount of parenchyma due to the flattening out of the body, and the ramifications of the canal system, such organs must be almost functionless.

While the characters just mentioned have evidently been preserved unchanged in the adoption of a littoral habit, other structures have been modified in accommodation to that habit. The costae have disappeared. In *Coeloplana* the flattening of the body has also brought about attendant changes such as the vertical compression of the flaring proximal portion of the tentacle sheath to produce the "accessory sheath", the much greater development of the muscular system, the extensive anastomosing of the gastric canals and the conversion of the stomodaeum into a capacious pharynx.

A careful examination will also show how the arrangement of the gastric canals in *Coeloplana* may be merely a modification of the system in the Cydippida. It will be recalled that in a typical Cydippid the mouth opens into a long stomodaeum leading into an infundibulum from which branch out certain definite canals. Two of these, the perradial canals, lying in the tentacular plane, send off an interradian canal on either side and another one directed downwards, the stomodaeal canal, and are continued distally into the muscle of the tentacle as the tentacular canals. Each perradial canal divides in turn into two adradial canals that terminate in vertical expansions underlying the rows of costae. Complementary to the stomodaeum the infundibular canal leads upwards from the infundibulum to the base of the otolith, communicating with the exterior by the two excretory pores.

In *Coeloplana*, on account of the great flattening out of the body.

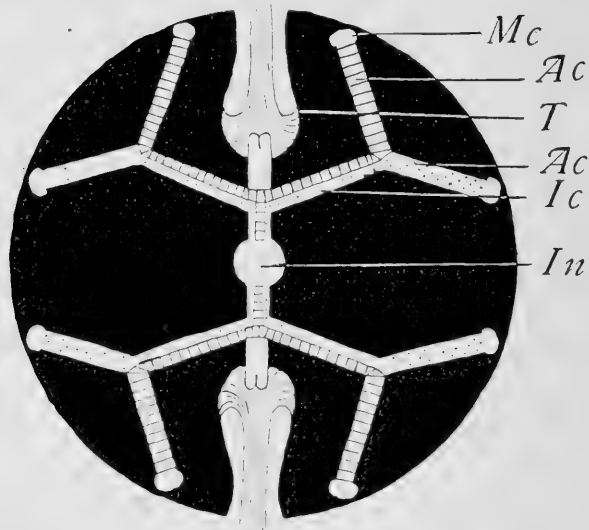


Fig. C. Diagram of canal system of Cydippid Ctenophor (after PARKER & HASWELL).  
*Mc* Meridional canal. *Ac* Adradial canal. *T* Tentacle in sheath.  
*Ic* Interradial canal. *In* Infundibulum.

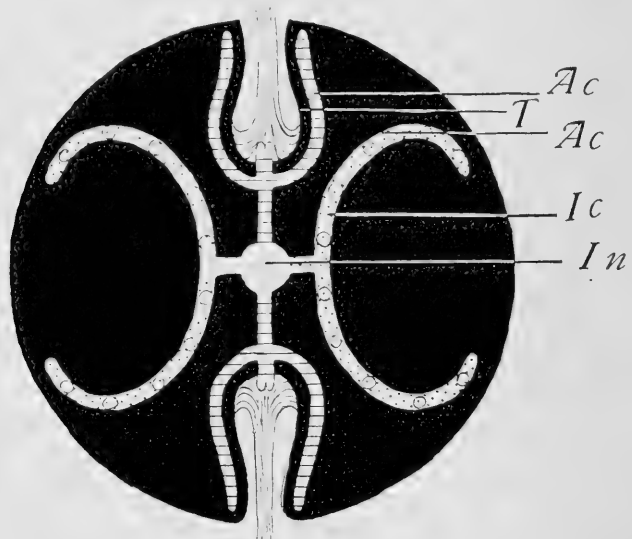


Fig. D. Diagram of canal system of *Coeloplana* showing the probable derivation from the Cydippid type.

*Ac* Adradial canal. *Ic* Interradial canal.

The dotted and striped regions represent similar portions of the canals in both figures. The interradianal canals of Fig. C are supposed to be split to the infundibulum and united in the sagittal plane, the identity of the interradianal canal being thus lost.

this infundibular canal has disappeared and the lower part of the stomodaeum has become modified as the pharynx. From the infundibulum the two perradial canals, as in the *Cydippida*, lead directly into the roots of the tentacles, but before entering the tentacle base they spread out in an enclosing network or system of sinuses surrounding the sheath, as described before. A glance at the text figures (C and D) will show the probable origin of all these "sinuses". We have only to imagine the stomodaeal canal bent upward and under the sheath (a natural result of the flattening of the body) and the splitting off of the adradial canals from the interr radial canals to be continued down to the perradial canal and we would have the tentacle sheath enclosed on three sides by canals, the confluence of branches of which would give the enclosing network mentioned. The other two adradial canals would be left free and would run from the perradial canal to the periphery (Fig. D). In *Coeloplana* the proximal portions of these canals seem to have joined in the sagittal plane to form one stem canal, which is, however, frequently cleft to the infundibulum (vide ante page 52). From these main trunks arise the anastomosing branches of the gastrovascular system as previously described. The *Cydippid* meridional canals have disappeared in *Coeloplana*.

#### D. Summary.

We may summarize the morphological facts described in the foregoing pages as follows:

1. The epithelium is similar to that in pelagic *Ctenophores* with the exception of the cilia on the ventral surface.

2. The epithelial gland cells apparently pass through the same cycle of changes as described by SAMASSA for the *Ctenophores*.

3. The coloration is due to iridocyte-like pigment cells in the subepithelial structures.

4. The gastrovascular system consists of a capacious thickwalled pharynx leading upwards into an infundibulum underlying the sense organ. From this two canals arise, in the tentacular plane, enclosing the tentacle sheathes in an anastomosing network. Two others in the sagittal plane arise in the same way but soon divide so as to form four canals converging towards the tentacles, roughly in the form of a figure "8".

5. The arrangement of these canals has apparently been derived

from the Cydippid Ctenophore type by such an alteration of the Cydippid canal system as would naturally come about in the adoption of littoral habits by a pelagic form.

6. There is no circumperipheral canal and the multitude of small canals throughout the body are to be considered merely as arborizations of the main canals mentioned above.

7. The canals are lined with loose vacuolated endothelial cells that bud off into the lumen of the canals.

8. The pinnate tentacles with their "adhesive cells" (colloblasts) are practically identical with those of typical Ctenophores.

9. The method of formation of the colloblasts is as follows. The chromatin substance in the original mother cell arranges itself in a central mass, which we may call the nucleus and a number of smaller masses ("nucleoli") which arrange themselves in a hemisphere about the former. Each nucleolus cleaves off the adjacent cytoplasm into blocks (but without the formation of cell walls) so that the original cell has a mulberrylike appearance. This forms the cap of the cell. The cytoplasm differentiates into the spiral cord and the central filament of the developed cell and by its elongation the cell attains the shape and size typical of its kind. The "nucleoli" disintegrate leaving only the central nucleus at the base of the cup. The developed colloblast arises then from one undifferentiated cell and not from the union of two.

10. Phagocytes are to be found in the tentacle sheath, filled with the ingested fragments of colloblasts.

11. The otolith is typical of the Ctenophora and is supported by brushes of cilia arising from the wall of the cup.

12. There is a rudimentary nervous system with four ganglia symmetrically disposed about the otolith capsule.

13. The weight of the morphological evidence supports the assumption that *Coeloplana* is a very highly specialized Ctenophore related to, or derived from the Cydippida.<sup>1)</sup>

---

1) The true position of *Coeloplana* and its relationship with other groups cannot be certainly decided until its development has been worked out. Unfortunately the writer has been unable to shed any light upon this matter. The only times when it was possible for him to collect were spring and late summer and it is possible that the animals attain sexual maturity at a different season or that they may reproduce at greater depths or in a different environment from that in which they were found.

### Literature.

---

1902. ABBOTT, J. F., Preliminary Notes on Coeloplana, in: Annotat. zool. Japon., Vol. 4, p. 103.
1890. BALBIANI, Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Crytops, in: Arch. Zool. expér., Vol. 11.
1900. BOURNE, G. C., The Ctenophora, in: LANKESTER'S Treatise on Zoology, Part 2, Chap. 7 (Reproduction of KOWALEVSKY'S original figure of *Coeloplana*).
1880. CHUN, C., Die Ctenophoren des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Golf Neapel, Monogr. 1.
1880. HERTWIG, R., Ueber Bau der Ctenophoren, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 14.
1892. SAMASSA, PAUL, Zur Histologie der Ctenophoren, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 40, p. 157.
1902. SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, p. 280.
1886. KOROTNEFF, ALEX., Ueber Ctenoplana Kowalevski, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43, p. 242.
1880. KOWALEVSKY, A., Coeloplana Metschnikowii, in: Извѣст. общ. лѣб. естествоз. Труды зоол. отдѣла, Vol. 1.
1880. —, Abstract of above, in: Zool. Anz., p. 140.
1884. LANG, ARNOLD, Die Polycladen des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Golf Neapel, Monogr. 11.
1903. MAY, Morphology and development of Corymorpha, in: Amer. Naturalist, Vol. 37, p. 579.
1897. NEEDHAM, The digestive epithelium of Dragonfly nymphs, in: Zool. Bull., Vol. 1, p. 103.
1890. VAN GEHUCHTEN, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contammata, in: La Cellule, Vol. 6.
1896. WILLEY, ARTHUR, On Ctenoplana, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 39, p. 323.
-

### Explanation of plates.

#### Plate 8.

Fig. 1. Sketch from life of *Coeloplana willeyi*, on an *Ulva* frond. 10:1. The cylindrical dorsal respiratory tentacles are protruded: the armed tentacles retracted within their sheathes.

Fig. 2. Sketch from life of *Coeloplana mitsukurii* floating on the surface of the water. 2:1.

Fig. 3. A ciliated rosette viewed from the inner (parenchyma) side. 900:1. *m. c* muscle cell, *c. r* ciliated rosette, *c. t* "connective tissue cells".

Fig. 4. A colloblast or adhesive cell of the tentacles (*C. willeyi*). 1350:1. *n* nucleus of cap cell, *c* mulberrylike arrangement of cytoplasm of cap cell, *sk* skirt of cap cell, *sp* spiral filament, *f* central filament, *o. m* outer longitudinal muscle layer of secondary tentacle, *g. c* giant cell floating in interstices between muscle filaments of secondary tentacle, *lm* brushes or converging wedges of transverse muscle fibers, *i. m* inner layer of longitudinal muscles, *c. o* central core of the inner longitudinal muscles.

Fig. 5. Diagram to show insertion and relation of central and spiral filament to cap cell.

Fig. 6. Sketch from life of otolith region. ca. 20:1. Surrounding the otolith is a ring composed of cells that support the otolith. The outer yellowish ring is made up of the belt of gland cells of the cup. On account of their equatorial position they appear in surface view to be external to the band of supporting cells. Surrounding the lips of the depression are the branched pigment cells.

#### Plate 9.

Fig. 7. Section through epithelium, parenchyma and tentacle sheath of *C. mitsukurii*. 300:1. *ep* epithelium, composed of a syncytium of epithelial cells interspersed with gland cells, the latter in this preparation are in the beginning of "Stage C", *s. c* flagellate cells lining the tentacle sheath, *pig. c* pigment cell of the parenchyma, *m. b* group of muscle cells in cross section, *x* group of bodies of uncertain nature, possibly parasitic in nature. Interspersed in the parenchyma between the outer epithelium and that of the lining of the sheath are numerous isolated muscle cells and connective tissue cells. The former form a rather dense layer just under the epithelium.

Fig. 8. Ciliated rosette viewed from the side of the gastric canal, out of which it opens. 900:1. *ep* squamous epithelium lining the canal, *c. r* ciliated rosette.



Fig. 9—13. Cellular elements floating in the circulating fluid of the canal system. 900 : 1. Fig. 9, 11 and 13 show the typical forms resulting from coalescence of several cells. Compare with figure 39, plate 5.

Fig. 14. Cross section through skirt of *C. mitsukurii* near periphery. 300 : 1. *g. can* cross section of a gastric canal. Note the contrast between the secreting and non-secreting portions of the endothelial lining. Between the epithelium and the canals is a loose parenchyma made up almost wholly of branched connective tissue cells.

Fig. 15. Horizontal section (slightly tangential) through otolith capsule. *C. willeyi*. 160 : 1. *cav* cavity of the capsule, *gl* a few gland cells of the glandular zone, *nv* ganglia and nervous investment of the surface of the capsule, *in* cavity of the infundibulum which underlies the capsule and comes up about its sides. It is included in this section owing to the fact that the section is not cut quite horizontally.

Fig. 16. *C. mitsukurii*. Vertical section through a dorsal respiratory tentacle (quite strongly contracted). 365 : 1. *ep* dorsal epithelium, *p. c* pigment cells of parenchyma, *en* endothelial lining of gastric canals, *g. can* diverticulum of gastric canal entering the tentacle and branching with it. Numerous cross sections of muscle bundles are to be seen in the parenchyma as well as numerous long independent muscle cells.

Fig. 17—21. Cell elements of the parenchyma. 900 : 1. Fig. 17 and 21; typical connective tissue cells with forked processes found where the parenchyma is loose and spongy (cf. Fig. 24). Figs. 18 and 20, connective tissue cells found in denser parenchyma; Fig. 20 is possibly a type of an early stage of development. Fig. 19 is a solitary muscle cell such as is found throughout the parenchyma.

Fig. 22. Cell elements of the circulating fluid of the gastric canal system. 900 : 1. Division goes on after separation from the parent endothelium.

Fig. 23. Phagocyte from tentacular sheath that has ingested portions of colloblasts. *n* nucleus. 900 : 1.

Fig. 24. Ciliated epithelium of ventral surface of body. 300 : 1 (cf. Fig. 7). The gland cells (*gl. c*) are in Stage B of the cycle, *mb* muscle bundle cut transversely, *m. l* layer of muscle cells immediately underlying the epithelium, *cp* and separating it from the loose parenchyma.

#### Plate 10.

Fig. 25—31. Stages in the development of a colloblast (*C. willeyi*). 900 : 1. Fig. 25, 26, 27 are looked at from above, the rest from the side. Fig. 25, the undifferentiated cell. Fig. 26, the chromatin begins to aggregate into "nucleoli". Fig. 26. These concentrate about the nucleus proper. Fig. 27. The cytoplasm begins to differentiate into a denser inner column and a spiral outer thickening. Fig. 28—29. The nucleoli have blocked off the cytoplasm about the nucleus into the typical mulberry shape, the central column has thinned and the spiral filament has become much more definite. Fig. 30, the typical spiral filament

established by the breaking away of the margin of the cell to form the cup. The nucleoli are disappearing.

Fig. 32. A strand of endothelium of a gastric canal of *C. willeyi*; budding off cells into the circulating stream. 900:1. a) cells just divided, b) one just separating from the strand.

Fig. 33. Flagellate epithelium of the floor of the pharynx. 800:1. *gl. c* a gland cell in Stage C, — the greater part of the granules have apparently been thrown out — the nucleus is visible and apparently Stage A is beginning in the lower part of the cell. *l* lacunae between cells due to shrinkage in fixation.

Fig. 34. Horizontal section through root of tentacle muscle and accessory sheathes at sides, *C. willeyi*. 80:1. *g. can* lumen of branches of gastric canal system (tentacular canal) running into the root of the tentacle from the infundibulum, *en* endothelial lining of canal system, *m. l* formative layer of undifferentiated cells from which both muscle and colloblasts arise (in this region largely muscle cells), *m. c* packing of muscle cells about the sheath, *ten* muscle of the tentacle proper.

Fig. 35. A portion of Fig. 34 (X) more highly magnified. 900:1. *en* endothelial lining of canal system, *m. c* muscle cells converging to form a fiber (*mf*) of the tentacle.

Fig. 36. Epithelial cells of the dorsal surface. 360:1. *a* gland of doubtful nature possibly similar to the "albumin cell" described by others. The other two are typical gland cells in Stage C. *b* one discharging its contents, *g* granules passing to the exterior.

Fig. 37. Transsection of secondary tentacle of *C. willeyi*. 95:1. Most of the colloblasts are torn off. *i. m* inner layer of longitudinal muscles of tentacle (cf. Fig. 4).

Fig. 38. Transsection (thick) of secondary tentacle of *C. mitsukurii*. 300:1. *col* colloblasts, *o. c. m* outer layer of circular muscle in which the filaments of the colloblasts are inserted, *i. c. m* inner circular layer, *o. m* outer longitudinal muscle strands, *i. m* inner longitudinal muscle strand.

Fig. 39. Strands of endothelium budding off cells into the canal system. 900:1. *s* septum between two adjacent canals, *a* typical cell with central large nucleus surrounded by clear space, *b* suggests the origin of such a cell in the fusion of several smaller ones.

Fig. 40. Flagellate epithelium of stomodaeal canal. *C. willeyi*. 800:1.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die innere Metamorphose der Trichopteren.

(Respirationssystem, Geschlechtsdrüsen und Darm.)

Von

**Heinrich Lübben** in Greifswald.

Mit Tafel 11–13.

Inhalt.

Einleitung.

Begriff der innern Metamorphose.

I. Teil.

Die Metamorphose des Tracheensystems.

- a) Die verschiedenen Respirationssysteme bei den Trichopteren.
  1. Offenes Tracheensystem.
  2. Geschlossenes Tracheensystem.
  3. Blutkiemen.
  - 3b. Modifizierte Blutkiemen.
- b) Die physiologische Bedeutung der Tracheen.
- c) Die phylogenetische Differenzierung des Tracheensystems (an charakteristischen Beispielen aus der Trichopteren-Gruppe untersucht).
- d) Puppenstigmata bei den Trichopteren.
- e) Histologische Veränderungen der Tracheen während der Metamorphose.
  1. Methode der Untersuchung.
  2. Die Hauptstämme und ihre Veränderungen.

## 3. Die Tracheenverzweigungen und ihre Veränderungen.

α) Rückbildung der Tracheen.

β) Neubildung von Tracheenzweigen.

## II. Teil.

## Die Metamorphose der Geschlechtsdrüsen.

a) Allgemeines.

b) Die Ovarialanlage und ihre Metamorphose.

c) Der männliche Drüsenkeim und seine Metamorphose.

## III. Teil.

## Die Metamorphose des Darms.

## A. Der Larvendarm.

a) Der Ösophagus.

b) Der Mitteldarm.

c) Der Enddarm.

## B. Die Metamorphose des Darms.

a) Der Ösophagus.

b) Der Mitteldarm.

c) Der Enddarm.

**Einleitung.**

Soviel über die Trichopteren geschrieben worden ist, so tragen diese Arbeiten zum weitaus größten Teil morphologisch-systematischen und biologischen Gesichtspunkten Rechnung [cf. das durch ULMER, Über die Metamorphose der Trichopteren, Hamburg 1903, zusammengestellte, durch THIENEMANN, Biologie der Trichopterenengruppe, Jena 1905, erweiterte Verzeichnis der Trichopterenliteratur]. Ganz unverhältnismäßig wenig aber ist über anatomisch-histologische Verhältnisse veröffentlicht worden, fast so gut wie nichts speziell über die innern Vorgänge bei der Metamorphose der Köcherfliegen. Die Untersuchung dieses Gebiets dürfte aber aus dem Grunde zu wertvollen Ergebnissen führen, weil wir in den Trichopteren entschieden eine phylogenetisch sehr interessante Hexapodengruppe vor uns haben, einmal, weil sie gewissermaßen eine Verbindungsbrücke zwischen hemimetabolen und heremetabolen<sup>1)</sup> Insecten darstellen (nach

1) Unterscheidung der Insecten nach LANG und PACKARD, A Text-Book of Entomology, New-York 1898, in Heterometabola und Holometabola, weitere Einteilung der erstern in 1. Manometabola („embracing those forms with a

LAMEERE, La raison d'être des metamorphoses chez les Insectes, in: Ann. Soc. entomol. Belg., Vol. 43, sind sämtliche Holometabola aus Neuropteren hervorgegangen!), andererseits, weil uns bei keiner andern Insectenklasse mit solcher Klarheit die Fortentwicklung vom äußerlich einfachsten bis zum vollkommenen Individuum entgegentritt, wie sie uns die vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Betrachtung der Trichopteren zeigt. Wir treffen hier beispielsweise neben Formen des ursprünglichsten Insectentyps, nämlich campodeoiden Larven, höhere Stufen in den eruciformen Larven und hohe Vervollkommnung in den Schmetterlingsformen der hoch differenzierten, in einiger Beziehung freilich bereits in organischer Rückbildung begriffenen Trichopteren-imagines.

Für die Morphologie und Systematik der Trichopteren sind bereits Arbeiten aus dem 18. Jahrhundert von Bedeutung (RÉAUMUR, DE GEER u. a.). Gewissenhafte Forschungen auf diesen Gebieten in den ersten 7 Jahrzehnten des vorigen Jahrhunderts (PICTET, EATON, BRAUER, FRITZ MÜLLER) hatten die Kenntnis so bedeutend gefördert, daß McLACHLAN in den 70er Jahren reichliches und wertvolles Material zur systematischen Bearbeitung der Trichopteren vorfand. Sein in den Jahren 1874—1880 unter dem Titel „A monographic revision and synopsis of the Trichoptera of the European fauna“ herausgegebenes Werk ist noch dem heutigen Entomologen zum Bestimmen unentbehrlich. Ohne das Werk des englischen Meisters herabzuwürdigen, muß man zugeben, daß der Einwurf nicht ganz ungerechtfertigt ist, McLACHLAN habe bei der Aufstellung seiner Klassen, Ordnungen und Familien in allzu äußerlicher Weise die Merkmale der Imagines benutzt, die Entwicklungsgeschichte also außer acht gelassen. Diese aber ist für die Aufstellung eines natürlichen Systems unentbehrlich, so unentbehrlich, wie für die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte ihrerseits anatomische Untersuchungen sind.

Erfreulicherweise hat die neuere Trichopterenforschung ihr Augenmerk in besonderm Maße auf die Untersuchung der Entwicklungsstadien (Larven und Puppen) gerichtet und in den Arbeiten

slight or gradual metamorphosis, but which are active in all the stages“), 2. Hemimetabola („the stages are more marked, though there is no truly inactive pupalike stage“), 3. Heremetabola („including those forms with a gradual though slight or incomplete metamorphosis, but with a quiescent or resting stage at the close of the nymph life“).

MORTON'S, KLAPALEK'S, SILFVENIUS', STRUCK'S und besonders ULMER'S glückliche Resultate zeitigt.

Freilich, genauere anatomische Untersuchungen sind an Larven und Puppen ebensowenig angestellt worden wie an Imagines, es liegen aber Erhebungen über die Anatomie und die „innere Metamorphose“ der Trichopteren sicherlich auch im Interesse der Systematik.

RÉAUMUR'S Notizen aus dem Jahre 1734 sind zwar erwähnenswert, aber zum Teil ungenau und falsch. Wiederaufgenommen und berichtigt wurden sie durch PICTET in seinen „Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides“, Genf 1834. Dies Werk stellt eine respektable wissenschaftliche Leistung dar; die Morphologie freilich tritt auch hier auf Kosten der Anatomie in den Vordergrund. Von spätern Untersuchern der Anatomie der Neuropteren seien genannt: BURMEISTER, LÖW, LEYDIG, LÉON DUFOUR und HAGEN, deren bezügliche Arbeiten auch FRIEDRICH BRAUER in einer Publikation aus dem Jahre 1855 erwähnt; dieser stellt die Anatomie fest, insoweit sie aus den Werken obengenannter Autoren bekannt war, und ergänzt sie durch seine eignen Untersuchungen. Wir werden aber fast nur mit Tatsachen bekannt gemacht, die uns mit unsern modernen technischen Hilfsmitteln ohne weiteres klar erscheinen. Erwähnt werden mag immerhin, als für diese Arbeit von Interesse, daß schon BRAUER die Anlage der Geschlechtsdrüsen sowohl als ihre Fixierung durch vordere und hintere Ligamente bei den Larven bekannt war. Er wußte ferner (durch LEYDIG), daß bereits die Hoden der Larve Samenfäden enthalten!, (durch meine Untersuchungen widerlegt. Der Verf.) und daß die Imagines der Trichopteren der Spinngefäße entbehren. Was von neuern Arbeiten für die Anatomie von Bedeutung ist, wird im Verlaufe meiner Arbeit erwähnt werden.

Wenn ich mich im folgenden daran mache, einen Beitrag zur „innern Metamorphose der Trichopteren“ zu liefern, so bin ich mir von vornherein darüber nicht im Zweifel, daß ich keineswegs eine erschöpfende Darstellung über diese Frage liefern kann, denn abgesehen davon, daß ich meine Untersuchungen auf verhältnismäßig wenige, freilich möglichst heterogene Arten beschränke, werde ich auch unter den zu untersuchenden Organen und Organsystemen eine mir geeignet erscheinende Auswahl treffen müssen. Ich werde meinen Untersuchungen hauptsächlich *Rhyacophilidae*, *Hydropsychidae*, (*Polycentropinae*) und *Limnophilidae* zugrunde legen.

Die Spezialliteratur über die Trichopteren kann mir, abgesehen

von der systematischen Orientierung, für meine Arbeit aus Gründen, die nach oben gegebenen Ausführungen klar sein dürften, nur geringe Dienste leisten; es wird dagegen im Charakter der Aufgabe liegen, möglichst die Arbeiten über Insectenmetamorphose im allgemeinen auf ihre Gültigkeit für die Trichopteren hin zu untersuchen, vor allen Dingen aber zu ergründen, ob und inwieweit die bedeutendern speziellen Arbeiten über die innern Umwandlungen bei andern Insectenklassen für die Trichopteren von Bedeutung sind. Die hierbei in Betracht kommenden Arbeiten werde ich an entsprechender Stelle citieren.

Das Material für meine Untersuchungen habe ich zum großen Teil der umfangreichen Sammlung des Herrn Dr. THIENEMANN entnehmen dürfen, besonders das für den morphologischen Teil der Tracheenuntersuchung verwendete. Die von mir selbst gesammelten Tiere stammen aus der Umgebung Greifswalds und aus den Kreidebächen der Stubnitz (*Rhyacophila septentrionis*, *Philopotamus ludificatus*, *Plectrocnemia conspersa*). Herrn Prof. MÜLLER verdanke ich frisch konserviertes Material von Thüringer Trichopteren, besonders größere Limnophiliden.

### **Begriff der innern Metamorphose.**

Während die Stadien der äußern Metamorphose der Holometabola durch das Abstoßen der Larvenhaut einerseits, durch das Ausschlüpfen des fertigen Insects andererseits markiert sind, geht ihre innere Umwandlung keineswegs so plötzlich vor sich. Ein Teil der spätern Imaginalorgane nämlich tritt in stetiger Entwicklung aus seinen larvalen Anlagen in die Puppe, aus dieser in die Imago über, ein anderer aber nimmt seinen Ursprung durch Histogenese, wobei das Baumaterial durch Histolyse bestimmter Larvenorgane geliefert wird; diese neuen Organe gehen dann, nachdem sie noch eine minder eingreifende Umgestaltung durchgemacht haben, aus der Puppe in das fertige Insect über. Als Repräsentanten der ersten Kategorie nenne ich die Geschlechtsorgane, als solche der zweiten können im allgemeinen die Muskeln gelten. Die Tracheen nehmen gewissermaßen eine Mittelstellung ein, da sie, wenigstens bei den Trichopteren, nur zum Teil rückgebildet, zum andern Teil aber beibehalten werden.

## I. Teil.

**Die Metamorphose des Tracheensystems.****a) Die verschiedenen Respirationssysteme bei den Trichopteren.**

Man kann bei den Trichopteren und ihren Entwicklungsformen folgende Atmungsarten unterscheiden:

1. Offenes Tracheensystem (bei Landformen: Imagines).
2. Geschlossenes Tracheensystem (fast ausschließlich bei Wasserformen: Larven und Puppen).
  - a) Allgemeine Hautatmung.
  - b) Lokalisierte Hautatmung.
3. Sogen. Blutkiemen (nur bei gewissen Larven).
  - 3b. Modifizierte Blutkiemen (entstanden durch Vereinigung von 2b und 3; bei wenigen Larven).

## 1. Offenes Tracheensystem.

In dem offenen Tracheensystem, das sich durch den Besitz offener Stigmata charakterisiert, haben wir das phylogenetisch ursprünglichste Respirationssystem der Trichopteren, der Insecten überhaupt, vor uns, und der genetische Ursprung der Tracheen aus einer Invagination des Integuments scheint unbedingt eine terrestre Lebensweise, somit direkte Luftatmung zur Voraussetzung zu haben. Weiter in der Ahnenreihe zurückzugehen als bis zum Auftritt solcher primitiver (offener!) Tracheengänge, würde uns aus dem Rahmen des Begriffs „Insect“ oder „Tracheat“ im weitern Sinn führen.

Daß wir nun das offene Tracheensystem gerade bei den phyletisch ältesten Formen der Trichopteren, nämlich den Larven, vermissen, bei den rezenten Imagines aber allgemein ausgebildet finden, hat seinen Grund darin, daß erstere das Luftleben der Urform mit dem Leben im Wasser vertauscht haben und durch Anpassung an dieses Medium unter Kollabierung der Stigmengänge die oben unter 2, 3 und 3b angeführten Atmungsmodi, das geschlossene Tracheensystem und die Atmung durch Blutkiemen, angenommen haben.

## 2. Geschlossenes Tracheensystem.

Die erste, ursprünglichste Form dieses Systems, die allgemeine Hautatmung, ist äußerlich durch den Verschluß der



Stigmenöffnung (als Narbe stets wahrnehmbar) und durch verhältnismäßig geringere Chitinisierung der Körperdecke gekennzeichnet, da letztere die Aufgabe zu übernehmen hat, den Gasaustausch zwischen dem Wasser der Umgebung und dem Blute (resp. den Tracheen) des Tieres zu vermitteln.

Allgemeine Hautatmung besitzen neben den Jugendformen der meisten (vielleicht aller?) Trichopterenlarven<sup>1)</sup>:

1. Erwachsene Larven und Puppen von:
  - a) einigen Sericostomatiden (einigen *Brachycentrinae* und *Micrasema*),
  - b) einer Leptoceride (*Beraea*),
  - c) einigen Hydropsychiden (*Philopotaminae*, *Ecnominae*),
  - d) einigen Rhyacophiliden (*Glossosomatidae* und *Rhyacophila tristis*),
  - e) allen Hydroptiliden.
2. Larven (deren Puppen lokalisierte Hautatmung besitzen) von:
  - a) einigen Hydropsychiden (*Polycentropinae*).
3. Puppen (deren Larven lokalisierte Hautatmung besitzen) von:
  - a) einigen Rhyacophiliden (*Rhyacophilinae*).

Die unter dem Begriff der lokalisierten Hautatmung verstandene Modifikation des geschlossenen Tracheensystems charakterisiert sich bei den Trichopteren durch die Ausbildung von „Kiemenfäden“, Ausstülpungen der Haut, die in ihrem Lumen viele feine Tracheenverzweigungen enthalten, zwischen denen die Blutflüssigkeit zirkuliert.

Sie werden als „Tracheenkiemen“ oder „Kiemenfäden“ bezeichnet und bedecken in Form von Schläuchen, die in Büscheln, Gruppen oder Reihen angeordnet sind, die Segmente des Körpers in der mannigfaltigsten Weise.

Lokalisierte Hautatmung besitzen

1. Erwachsene Larven und Puppen von:
  - a) Phryganeiden, Limnophiliden,
  - b) den meisten Sericostomatiden (Ausnahmen s. unter allgemeiner Hautatmung),
  - c) den meisten Leptoceriden, (Ausnahmen s. unter allgemeiner Hautatmung),
  - d) einigen Hydropsychiden (*Hydropsychinae*).

1) Benennungen nach dem System von ULMER, in: Ueber die Metamorphose der Trichopteren, Hamburg 1903.

2. Larven, deren Puppen allgemeine Hautatmung besitzen (bei allgemeiner Hautatmung unter 3. angeführt).
3. Puppen, deren Larven allgemeine Hautatmung haben (bei allgemeiner Hautatmung unter 2. angeführt).

### 3. Blutkiemen.

Der einfachste, keineswegs aber, wie wir oben sahen, phylogenetisch ursprünglichste Respirationsapparat der Trichopteren tritt uns bei verschiedenen Larven als sogenannte „Blutkieme“ entgegen. Die Blutkiemen treten immer nur als akzessorische Gebilde in Gegenwart eines andern Respirationsystems, meistens der allgemeinen Hautatmung, auf, haben also für die Atmung hauptsächlich wohl die Bedeutung der Unterstützung bei ungünstigen Atmungsbedingungen (sauerstoffarmes Wasser). Auch in den Blutkiemen hat man, wie in den Kiemenfäden, Ausstülpungen des Integuments, und zwar meist des Enddarms (daher auch für sie die Bezeichnung: Rectalschläuche, Analdrüsen), zu sehen; sie unterscheiden sich, abgesehen von ihrer Lokalisierung, von den Kiemenfilamenten dadurch, daß sie gewöhnlich retraktil sind, in ihrem Innern keine Tracheenverzweigungen besitzen und ein für die Diösmose wahrscheinlich besonders gut qualifiziertes, großzelliges Epithel haben mit Kernen, die an Drüsenkerne erinnern.

Da ich auf die Blutkiemen an anderer Stelle nicht wieder zurückkommen werde, will ich bei diesem Gegenstand hier etwas länger verweilen. Unsere Kenntnis über das Vorkommen von Blutkiemen bei den verschiedenen Trichopterenlarven ist so lückenreich, daß man auf Grund derselben keine Übersicht geben kann, die Anspruch auf Vollständigkeit machen könnte und infolgedessen von großem Wert wäre. Trotzdem will ich die darüber vorliegenden Beobachtungen unten kurz zusammenstellen, zumal ich in der Lage bin, nach eignen Untersuchungen einige auf einfache sowie auf modifizierte Blutkiemen bezügliche, nicht unwichtige Ergänzungen zu geben.

Analschläuche (ohne Tracheenverzweigungen!) bei Trichopterenlarven sind einwandfrei nachgewiesen bei Hydropsychiden.

*Hydropsychinae* ULMER mit 3, 4, oder (*Diplectronia*) mit 5, *Philopotaminae* mit 4 Analschläuchen. Bei *Plectrocnemia*, bei der ich Angaben darüber nicht gefunden habe, fand ich selber 5 einfache Analschläuche (Fig. 28). Bei Leptoceriden sollen nach FRITZ MÜLLER die *Beraeinae* im Besitz von Analschläuchen sein. Ob es sich hier um einfache oder modifizierte Blutkiemen handelt, weiß ich nicht. Analschläuche bei Hydroptiliden sind nur bei *Ithytrichia lamellaris*

nachgewiesen worden, wahrscheinlich aber auch in dieser Familie weiter verbreitet.

Bei der Gattung *Hydroptila* sind 3 „säbelförmige Anhänge“ (ULMER) des letzten Segments bekannt, und ULMER vermutet, daß es vielleicht Analdrüsen sein könnten. Ich habe nun 2 Hydroptiliden-Species auf diese Gebilde hin genau untersucht und gefunden, daß wir es, wenn auch nicht mit Tracheenkiemen einfachster Art zu tun haben, so doch mit einfachen Hautausstülpungen ohne Zellen drüsiger Beschaffenheit, aber mit deutlich darin vorhandenen Tracheenverzweigungen. Sie haben mit Analschläuchen keinerlei Verwandtschaft. Äußerlich unterscheiden sich diese Kiemenfäden von den gewöhnlichen Kiemenfilamenten durch ihre im Vergleich zur Dicke unverhältnismäßige Länge (wenigstens bei gewissen Arten) und ihre chitinierte Spitze. (Sollten vielleicht Analogien mit den Schwanzanhängen der Ephemeridenlarven bestehen? Der Verf.) Die Spitze ist bei *Hydroptila maclachlani* scharf von dem weichhäutigen Teil der Kieme abgesetzt, bei einer andern (unbestimmten) Art aus dem Genfer See aber verläuft dieser Übergang allmählich.

Eine andere Form eines weichhäutigen Anhangsgebildes des letzten Abdominalsegments will ich noch erwähnen, die bei der Gattung *Brachycentrus* bekannt ist und leicht den Irrtum erwecken kann, daß wir es mit Analkiemen zu tun haben. ULMER gibt an: „Hinter- rand des letzten Segments zwischen den Nachschiebern jederseits in einen kleinen fingerförmigen Fortsatz verlängert.“ Weiteres ist nicht bekannt. Ich habe feststellen können, daß dieser Fortsatz nichts anderes ist als eine Drüsenpapille, an deren Spitze eine etwas gewundene tubulöse Drüse ausmündet, wie es Fig. 5 darstellt. Die Zeichnung macht wohl eine Beschreibung überflüssig.

Die Entdeckung dieser Drüse<sup>1)</sup> bei der Sericostomatide *Brachycentrus montanus* und eines, ebenfalls von mir aufgefundenen, weiter unten erwähnten Drüsenorgans bei der dieser Art fernstehenden Limnophilide *Enoicyla pusilla* (Fig. 4) läßt uns eine weitere Verbreitung ähnlicher Organe bei den Trichopterenlarven vermuten. Vielleicht ist dieser Hinweis nicht fruchtlos.

### 3b. Modifizierte Blutkiemen.

Als solche möchte ich die Gebilde bezeichnen, die durch sekundären Eintritt von Tracheenverzweigungen in die Blutkiemen entstehen.

1) Die Drüse zeigt in ihrem Bau eine gewisse Übereinstimmung mit den bekannten GILSON'schen Drüsen an den Thoracalsegmenten.

Bis jetzt sind sie nur an Larven von Rhyacophiliden (*Glossosoma boltoni* nach THIENEMANN und *Itaura* nach FRITZ MÜLLER) beobachtet worden. Daß diese Gebilde bezüglich ihres morphologischen Werts den Analschläuchen der Hydropsychiden gleichzustellen sind, beweist „die Größe und die Art der Zellen, die die Schläuche (sowohl bei Hydropsychiden wie bei Rhyacophiliden) bilden“ (THIENEMANN, in: Zool. Anz., Vol. 24), vor allen Dingen aber ihre Lage im Enddarm und ihre Retraktionsfähigkeit.

### Schlußbetrachtung über die Blutkiemen.

Daß wir es bei den Analschläuchen wirklich mit respiratorischen Organen zu tun haben, scheint durch die Versuche FRITZ MÜLLER'S („Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd thätigen Atemwerkzeugen“, in: Entomol. Nachr. 1888) sowie durch die Tatsache der reichen Tracheenverzweigungen in den modifizierten Blutkiemen hinreichend erwiesen. Auffallend ist nun aber folgende Tatsache, die entweder unsere Auffassung von der Bedeutung der Analschläuche erweitern oder die von der Funktion des Enddarms der Trichopterenlarven überhaupt ändern muß: Ich habe festgestellt, daß die Larven, die keine Rectalschläuche haben, im Besitz eines umfangreichen, mit großen drüsigen Falten ausgekleideten Enddarms sind (Fig. 35, nähere Beschreibung unter „Metamorphose des Darmes“). Dieser Teil des Darms ist bei den Tieren, die im Besitz von Analschläuchen sind (z. B. *Plectrocnemia*) ohne so ausgeprägte, drüsige Bildungen, so daß man gezwungen ist, den Analschläuchen als den einzigen Gebilden mit drüsigem Charakter im Rectum in ihrer Funktion die Vertretung dieser Darmdrüsenzellen zuzuschreiben. Weshalb auch sollte das nicht der Fall sein? Die Analschläuche hätten dann eben doppelte Funktion: Während ihrer Lage im Darm die der Darmdrüsenzellen, während ihres Flottierens im Wasser die von Respirationsorganen. Wer sich mit dieser doppelten Funktion der Analschläuche nicht einverstanden erklären kann, dem bleibt nur der Erklärungsweg, die Drüsenzellen des Enddarms der Formen ohne Analschläuche mit der Sauerstoffaufnahme in Beziehung zu bringen, ihm drüsige Funktion abzuspochen, und den Enddarm als Atemdarm aufzufassen, wenn anders er nicht gar die ganze respiratorische Tätigkeit der Analkiemen ableugnen wollte. Ob diese Auffassung begründet ist oder nicht, davon könnte er sich durch Beobachtung am lebenden Tier vielleicht überzeugen.

## b) Die physiologische Bedeutung der Tracheen.

Die Frage des Stoffwechsels, speziell der Atmung im Insectenleibe, ist, das dürfen wir uns nicht verhehlen, ein noch keineswegs vollständig geklärtes Kapitel. So zahlreich die Darstellungen über die äußere Gestaltung, auch über den feinern anatomischen Bau der Tracheen bei den verschiedenen Insectenklassen sind, so verhältnismäßig selten sind die Versuche, die physiologischen Vorgänge bei der Respiration zu erklären.

In gewisser Weise grundlegend für die moderne Auffassung der Tracheen ist PALMÉN'S Arbeit über „Die Morphologie des Tracheensystems“ (Helsingfors 1877). Er unterscheidet streng offenes und geschlossenes Tracheensystem, stellt für ersteres die sehr allgemein gehaltene Behauptung auf, daß „die in den zahllosen Tracheenästen aufgenommene atmosphärische Luft durch die Wände der Röhre mit dem Blute in stetiger Wechselwirkung steht.“ (These tracheal gills are everywhere bathed with blood and thus the latter is constantly kept fresh, PACKARD, A Text-Book of Entomology, New-York 1898. Ähnlich auch GRABER u. A.).

PALMÉN scheint die Versorgung der Gewebe mit Sauerstoff einzig der Vermittlung durch die Blutflüssigkeit zuzuschreiben.

Daß die Frage des Respirationsvorganges hierdurch keineswegs erledigt ist, ergibt sich aus der Tatsache, daß eine andere Auffassung weit verbreitet ist, die nämlich annimmt, daß die Tracheen lediglich Leitbahnen der Luft sind und die Gewebelemente mit ihren feinsten Verzweigungen direkt versorgen. HERTWIG (Lehrbuch der Zoologie) schreibt z. B.: „Da die Tracheen mit ihren feinsten Verzweigungen die Gewebe direkt mit Sauerstoff versorgen, so ist das Blutgefäßsystem rudimentär“. (Einen gewissen Grad von Durchlässigkeit wird man auch bei dieser Auffassung den Tracheen nicht absprechen können, wie anders wollte man sich die O-Zufuhr zu den Leucocyten vorstellen?)

Was das geschlossene Tracheensystem anbetrifft, so führte wohl DUTROCHET als erster (1832) die Atmung bei Larven auf Diosmose zurück. Daß er aber mit seiner Anschauung vorläufig ohne allgemeine Anerkennung dasteht, geht daraus hervor, daß PICTET der Gedanke einer allgemeinen Hautatmung noch so fern liegt, daß er für die kienlosen Hydropsychidenlarven

offene Stigmen beschreiben zu müssen glaubt.<sup>1)</sup> Ob und wie er sowohl wie BRAUER (1855) den Atmungsvorgang bei Vorhandensein von Kiemen erklären mag, ist aus ihren Arbeiten nicht zu ersehen. Trotzdem BRAUER den Irrtum PICTET's bezüglich der Stigmen bei den Hydropsichidenlarven erkannt hat, steht er der Frage der Atmungsweise bei diesen Tieren ratlos gegenüber. Er schreibt: „Die erwachsenen Larven und Nymphen der Trichopteren atmen durch Kiemenfäden, bei jungen aber und gewissen Gattungen ist die Athmung gänzlich dunkel, da ihnen nebst den Kiemenfäden die Stigmen auch fehlen“. PALMÉN steht wieder auf dem Standpunkt einer allgemeinen Hautatmung bei kiemenlosen Larven, wie er schon von DUTROCHET eingenommen war, einem Standpunkt, der auch m. E. im Prinzip richtig ist. Als sehr gewagt möchte ich aber seine Behauptung hinstellen, daß das geschlossene Tracheensystem einen mechanischen Apparat darstellt, bestimmt, „die Blutbahnen auszudehnen“, und daß er demselben „vorwiegend hydrostatische“, keinerlei respiratorische Funktion beimißt. Er ist, wie später z. B. auch DEWITZ (in: Zool. Anz., 1890) und LYONNET (LESSER, Theol. Ins. I) der Ansicht, daß zur Füllung des Tracheennetzes (bei geschlossenem System) die abgeschiedene Kohlensäure („verbrauchte Luft“ bei DEWITZ) dient. PALMÉN nimmt also bei Insecten mit geschlossenem Tracheensystem denselben Atmungsvorgang an, der z. B. den Anneliden eigen ist. Das Vorhandensein der Tracheen ist dabei nach seiner Ansicht unwesentlich.

Anders denken heute die meisten Zoologen: BOAS z. B. schreibt: Bei einer Anzahl im Wasser lebender Insectenlarven ist das Tracheensystem geschlossen, d. h. ohne offene Stigmen. Bei diesen wird der Sauerstoff durch sogenannte Tracheenkiemen aufgenommen, dünnhäutige Anhänge mit großer Oberfläche und einem reichen Netz von Tracheen, die den im Wasser aufgelösten Sauerstoff endosmotisch aufnehmen (BOAS, Lehrbuch der Zoologie, Jena 1906).

Kurz zusammengefaßt ergeben die obigen Daten, daß wir es in der Hauptsache mit zwei Auffassungen zu tun haben. Die erste, besonders von PALMÉN vertretene, nimmt an:

---

1) „Le second type se compose, ainsi que nous l'avons dit, des larves qui n'ont aucun organe respiratoire externe. Elles appartiennent aux Rhyacophiles et aux Hydropsychides. Elles respirent par des stigmates placés de chaque côté de chaque anneau abdominal, vers la ligne médiane et un peu en avant du milieu.“

Offenes Tracheen-System versorgt die Organe indirekt (durch Vermittlung des Blutes).

Geschlossenes Tracheen-System tritt außer Funktion (dient als Reservoir für Kohlensäure). Atmung: Allgemeine Hautatmung. Zufuhr des Sauerstoffs zu den Organen durch Vermittlung des Bluts.

Nach der andern, weiter verbreiteten Auffassung liegen die hältnisse folgendermaßen:

Offenes Tracheensystem versorgt die Organe direkt (cf. HERTWIG oben).

Geschlossenes Tracheensystem versorgt die Organe direkt (cf. BOAS oben). Aufnahme des Sauerstoffs aus der Umgebung direkt (durch die Endverzweigungen der Tracheen unter der Körperhaut).

Es liegt mir fern, diesen Theorien gegenüber eine bestimmte Stellung einnehmen zu wollen, eventuell noch eigne Hypothesen aufstellen zu wollen. Eine Inangriffnahme des Atmungsproblems bei Insecten ist freilich sehr erwünscht, beansprucht aber bedeutend eingehendere biologische Untersuchungen und physiologische Experimente, als ich anzustellen in der Lage war. Bei den Trichopteren halte ich eine Mitwirkung des Bluts bei der Atmung für gewiß. Phylogenetische Überlegungen lassen ein solches Verhältnis für niedere Insectenformen (Larven) als wahrscheinlich erscheinen, für gewisse Larvenformen (z. B. bei Chironomidenlarven, bei dem Hämoglobin nachgewiesen worden ist: CUÉNOT, 1904) ist ein solcher Atmungsmodus bestimmt vorhanden. Bei den Trichopteren spricht die Anwesenheit von „Blutkiemen“ ohne Tracheenverzweigungen und die lebhaftige Circulation des Bluts an den respirierenden Körperwänden für eine Beteiligung des Bluts bei der Atmung.

### c) Die phylogenetische Differenzierung des Tracheensystems.

(An charakteristischen Beispielen aus der Trichopterengruppe untersucht.)

Mit Rücksicht auf die oben ausgesprochene Ansicht, daß die Urform der Trichopteren (der Insecten überhaupt!) offene Stigmen besessen hat, liegt die Vermutung nahe, daß die einzigste Larvenlandform der Trichopteren, *Enoicyla pusilla*, ein solches ursprüngliches Tracheensystem besitzt. Diese Ansicht vertritt auch z. B. PALMÉN.

Neuerdings ist aber das Vorhandensein von Stigmen bei *Enoicyla* von THIENEMANN in Frage gestellt worden. — Daß übrigens, wenn PALMÉN'S Behauptung richtig ist, die Stigmen der Larve eine sekundäre Bildung sein müssen, daß also *Enoicyla* sich aus einer Form mit geschlossenem Tracheensystem entwickelt hat, geht aus dem ausgeprägten Linnophilidencharakter des Tiers hervor. — Was nun meine eignen Untersuchungen an dem Tiere anbetrifft, so kann ich in den Zweifel THIERMANN'S nur einstimmen. Es war mir bei ausgedehnten Untersuchungen an macerierten Objekten, an gefärbten und ungefärbten Isolationspräparaten sowie an Schnitten nicht möglich, offene Stigmata aufzufinden; ich bemerke dabei, daß *Enoicyla* für Tracheenuntersuchungen das denkbar ungünstigste Objekt ist, da die Tracheenkanäle der Art nicht nur absolut, sondern auch relativ — d. h. im Verhältnis zu denen anderer gleich kleiner Tiere — winzig sind.<sup>1)</sup>

Mit dem Übergange der Larve der Trichopterenurform zum Wasserleben ist ein Verschluß der Stigmenöffnungen durch Kollabieren der Wände des Stigmengangs eingetreten. Dieser selbst wird dann vorläufig nur noch bei der mechanischen Arbeit verwandt, die Tracheenteile bei den Häutungen aus den sich vorübergehend erweiternden Stigmenkanälen herauszuziehen. Die Tracheen sind mit dem Verluste ihrer Mündungen nach außen aber keineswegs für die Atmung überflüssig geworden und, wie PALMÉN annimmt, außer Funktion gesetzt. Sie schaffen sich ein Äquivalent für den verloren gegangenen Stigmengang in der Weise, daß sie ein reiches Netz von Tracheenverästelungen an den Körperwänden ausbreiten. So entsteht die „allgemeine Hautatmung“ des geschlossenen Systems. Über sein Vorkommen innerhalb der Trichopterengruppe gibt die Tabelle auf S. 76 und 77 Aufschluß.

---

1) Die Entdeckung eines Paares bisher unbekannter Organe bei der Larve von *Enoicyla pusilla* sei hier kurz erwähnt. Medial vor der Insertionsstelle eines jeden Nachschiebers ist die Chitinbedeckung in Form eines runden Fensters unterbrochen (Fig. 4), durch dessen Rahmen ein scheibenförmiger Komplex von 8—10 unverhältnismäßig großen Zellen — offenbar umgewandelten Hypodermiszellen mit großen runden oder ovalen Kernen — eingefast wird. Die Scheibe hat einen Durchmesser von ca. 0,11 mm. Der Versuch, diese Gebilde in Beziehung zur Atmung zu bringen (umgewandelte Blutkiemen!), wäre jedenfalls äußerst gewagt, eine secretorische Funktion, wenn auch unbekannter Bedeutung, scheint mir wahrscheinlicher.



Schon auf der soeben erwähnten Stufe darf man kaum noch von einer allgemeinen Hautatmung sprechen, denn die stärker chitinisierten Partien des Körpers scheiden selbstredend als Atmungsflächen aus; die den Sauerstoff aufnehmenden Tracheenverästelungen pflegen sich von vornherein nach bestimmter Richtung hin zu lokalisieren, sie bevorzugen meist die lateralen und ventralen Teile des Tiers.

Als eine interessante Übergangsstufe zur nächsten Art, der eigentlichen „lokalisierten“ Hautatmung oder Kiemenatmung, sind wohl die Hautsäcke von *Ithytrichia lamellaris* aufzufassen. Als solche Übergangsstufe betrachte ich weiter die bei verschiedenen Polycentropinen von mir beobachteten Säckchen, die ich wegen ihrer Lage als Subcoxalsäckchen bezeichnen möchte; über ihr Vorhandensein und ihre Bedeutung liegen meines Wissens Literaturangaben nicht vor. — Es handelt sich um dünnwandige, sackartige Ausstülpungen (Fig. 1) jeder Subcoxa der beiden hintern Beinpaare. Die Natur dieser Säcke als Atmungsorgane geht aus der Anordnung der auf ihnen stark verzweigten Tracheen hervor. — Die Kiemensäckchen kommen jedenfalls in erster Linie der Ernährung der Gewebe der Beine zu statten, deren fester Chitinbelag dieselben zur Diösmose untauglich macht. Die Art der Anheftung der Beine an den Körper veranlaßt es, daß das in sie eintretende Blut die Kiemensäcke passieren muß und so mit Sauerstoff gesättigt in die Beine eintritt (beachte Richtung der Pfeile). Gerade hier aber ist der Stoffwechsel ein besonders reger (und daher der Vorteil oben beschriebener Einrichtung um so sinnfälliger), weil die von mir untersuchten *Polycentropinae* (*Plectrocnemia conspersa* und *Holocentropus*) sich durch den Besitz umfangreicher, mehrfach gewundener Beindrüsen auszeichnen, Bildungen, die den durch LAUTERBORN und RIMSKY bei *Ithytrichia lamellaris* aufgefundenen Drüsen fraglos homolog sind, bei den von mir untersuchten Arten nur in vollkommenerer Weise entwickelt sind. Ihre Form veranschaulicht Fig. 2. Von einer genauern Beschreibung an dieser Stelle sehe ich ab, ich will nur bemerken, daß die Bedeutung der Drüsen in einer Unterstützung oder Ergänzung der Sericterien bestehen dürfte. (Durch Untersuchung einer lebenden *Plectrocnemia*-Larve im Hohlsliff unter dem Mikroskop konnte ich mich hiervon überzeugen, da das Tier ein Netzwerk zu spinnen begann!) — Auffällig erscheint immerhin das Fehlen oder die nur schwach entwickelte Anlage der Subcoxalsäckchen an den prothoracalen Beinpaaren. Eine Erklärung dafür vermag ich nicht zu geben. Vielleicht

bedarf es hier noch nicht des Kiemensackes, da das in das erste Beinpaar eintretende Blut noch verhältnismäßig „frisch“ ist, denn es hat erst kürzlich das Rückengefäß verlassen. Dieses aber führt bei den *Polycentropinae*-Larven sauerstoffreiches Blut vom hintern zum vordern Körperpol. — Ehe ich den Gegenstand verlasse, will ich noch erwähnen, daß ähnliche Kiemensäcke von LAUTERBORN bei Perlidenlarven beschrieben worden sind, mit dem Unterschiede, daß bei diesen noch ein Kiemenfaden dem Gebilde aufsitzt (in: Zool. Anz. 1903: Tracheenkiemen von den Beinen einer Perlidenlarve).

Die für die lokalisierte Hautatmung charakteristischen Kiemenfäden sind in ihrem Bauprinzip nicht anders als die Subcoxalsäckchen der *Polycentropinae*; während aber diese zur Ernährung spezieller Organe (Bein mit Drüse) angelegt sind, soll die meist ziemlich homonome Verteilung der Kiemenfilamente der gleichmäßigen Atmung des Körpers dienen. Überall, wo Kiemenfäden auftreten, sind sie, daß sei hier ausdrücklich bemerkt, wohl stets Erwerbungen der postembryonalen Lebensperiode, sei es nun, wie in den meisten Fällen des frühen Larvenlebens oder der Puppenperiode (*Plectrocnemia*).<sup>1)</sup>

Mit der Ausbildung von Kiemenfäden, d. h. mit der Umwandlung der allgemeinen in eine lokalisierte Hautatmung setzt also zumeist schon die Metamorphose des Tracheensystems bei den Tieren ein also lange bevor die großen histolytischen Prozesse vor sich gehen, die den Übergang vom Larven- zum Puppenleben markieren.

Bei den Puppen finden sich die Tracheenkiemen entweder als eine direkte Übernahme aus dem Larvenleben oder als eine Neuerwerbung, wie z. B. bei den *Polycentropinae*, deren Larven, wie wir sahen, kiemenlos sind.

Bei den Puppen, vor allen Dingen bei solchen, die nicht im Besitz von Kiemenfäden sind (z. B. *Rhyacophila*), muß man, wie ich glaube annehmen zu dürfen, den Atmungsprozeß zum großen Teil auf Rechnung der äußerst zarthäutigen Puppenflügel setzen. Bei vielen Puppen ist das Tracheensystem auch mit einer Komplikation verbunden, die ihrer Bedeutung entsprechend in einem besondern

1) Bei einer Larve von *Anabolia nervosa*?, die etwa 4—5 mm lang war und noch keine Kiemenanhänge besaß, war das Auftreten solcher bei der Häutung unter dem Mikroskop direkt zu beobachten; es traten zunächst nur Ausstülpungen des 2.—5. Abdominalsegments auf, die übrigen würden bei entsprechender Beobachtung wahrscheinlich bei der nächsten Häutung in die Erscheinung getreten sein.

Abschnitt besprochen werden soll (Puppenstigmata bei den Trichopteren).

Bei den Imagines tritt, wie bei fast allen an der Luft lebenden Insecten, die Atmung durch Stigmata wieder in ihre Rechte ein, indem die im allgemeinen bei der Puppe noch kollabierten Stigmengänge wieder zu offenen Kanälen werden.

#### d) Puppenstigmata bei den Trichopteren.

Daß bei den Trichopterenpuppen das Respirationssystem keineswegs so ganz einheitlich ist, habe ich bereits oben angedeutet. Die Existenz eines „propneustischen“ Tracheensystems, das ich bei den Puppen gewisser Arten entdeckte, stört nämlich die Einheitlichkeit im Organisationsplan der Trichopterenpuppen, ist aber für die Geschichte und Systematik der Tiergruppe, wie wir unten sehen werden, von großer Bedeutung.

Terminologie: Die Bezeichnung „propneustisch“ stammt von PALMÉN. Er versteht unter einem propneustischen System den Formentypus eines Tracheennetzes mit nur 1 Paar und zwar prothoracaler Stigmata. Die Existenz eines solchen Systems bei Insectenlarven und -puppen ist ihm freilich nicht bekannt, da er in den prothoracalen Anhängen gewisser Dipterenpuppen mit Recht (teste: DE MEYERE) kiemenartige Anhänge, „accessorische Hautduplikaturen“ sieht. Bei andern Dipteren, vor allen Dingen bei Chironomiden, sind solche Stigmata jetzt aber bekannt. Durch die Untersuchungen von DEWITZ (in: Zool. Anz. 1890) und MARTIN (nach: Zool. Jahresber. 1892) ist mittlerweile ein solches Tracheensystem auch für nähere Verwandte der Trichopteren, nämlich für Ephemeriden- und Libellulidenlarven, nachgewiesen worden. Sein Vorhandensein bei den Trichopteren dürfte noch unbekannt sein.

Im Besitz solcher prothoracaler Stigmen sind nach meinen eignen Untersuchungen also auch gewisse Trichopterenpuppen!

Wir finden diese Stigmen bei gewissen Arten wohlausgebildet, bei andern dagegen sind nur Rudimente derselben vorhanden. — Trotzdem bei *Rhyacophila septentrionis* u. a. die Stigmenanlage noch ganz den Charakter eines gebrauchsfähigen Organs hat, sprechen doch einfache Überlegungen über die Lebensweise dieser Puppen gegen eine direkte respiratorische Bedeutung des Stigmas.

Bevor ich auf eine Betrachtung über den mutmaßlichen Ursprung und die Bedeutung des Stigmas eingehe, gebe ich kurz eine Beschreibung des Puppenstigmas.

Es besteht bei *Plectrocnemia* in einem unfern der Grenze zum Mesothorax gelegenen (nach Verschiebung des 1. Beinpaars schon unter der Lupe sichtbaren) schräg rückwärts verlaufenden, lateralen Spalt mit schwach gewulsteten Rändern (Fig. 24). Durch Behandlung der betreffenden Körperregion mit Kalilauge gewonnene Präparate veranschaulichen die Verbindung des Stigmengangs mit dem Tracheenseitenstamm (der an dieser Stelle seine größte Dicke hat) und lassen die eigenartige Gestaltung des Gangs infolge Ausbildung eines dichten Filzes gefiederter Härchen erkennen. Ergänzt werden diese Bilder durch Schnitte.

Fig. 27 zeigt einen Frontalschnitt des linksseitigen Stigmas einer fast reifen *Rhyacophila*-Puppe. Das Tier stand kurz vor der Häutung, denn man sieht die Konturen der Imago schon deutlich unter der Puppenhaut; diese hat sich bereits losgelöst. Die Ränder des Imaginalstigmas sind mit feinen Härchen bewachsen und gehen, wie am Schnitt unverkennbar, direkt durch Häutung aus denen der Puppe hervor. Die (immerhin noch embryonale) Hypodermis der Imago ist durch die Konservierung mit Pikrinschwefelsäure etwas geschrumpft und von der Chitinbedeckung zurückgewichen.

Charakteristisch an dem Puppenstigma ist besonders die Dicke der Chitinborsten und ihre Fiederung. Den Ausdruck „Filzkammer“, der für ähnlich aussehende Stigmenbildungen bei Dipteren-Larven gebräuchlich ist, vermeide ich bei den Trichopteren absichtlich, da die Dipterenfilzkammer meist einen ganz andern morphologischen Wert hat (Bildung aus einer Tracheenknospe!) als das Neuropterenstigma.

Fig. 26 stellt einen Transversalschnitt durch die Stigmenregion einer noch vollkommen unreifen Puppe von *Philopotamus ludificatus* dar. Das Stigma ist bereits vollkommen ausgebildet. Der Haarfilz ist bei *Ph.* nicht so stabil wie bei *Rh.*, dafür aber wird durch randständige Chitinleisten ein sicherer Verschluss der Öffnung gegen das Eindringen des Wassers gewährleistet.

An Schnitten untersucht habe ich ferner *Plectrocnemia conspersa* und *Limnophilus rhombicus*. Bei letzterer Art habe ich, um das vorweg zu nehmen, nichts von einem Stigma gefunden.

Meine weiteren morphologischen Untersuchungen der Puppenstigmata erstrecken sich auf die Betrachtung der mir zugänglichen Puppenexuvien, die natürlich die bei der Häutung mit abgestreiften Chitinskelete der Stigmata aufweisen müssen, sowie auf Untersuchungen an Macerationspräparaten.

So zeigte die Exuvie von *Ptilocolepus granulatus* ein recht

instruktives Bild des Stigmas. Durch den Haarfilz im Innern desselben wird ein Zusammenfallen der Wände des Stigmas verhindert, und dieses erscheint daher an der Exuvie in nicht wesentlich veränderter Gestalt (Fig. 8 u. 9).

Für Phryganeiden, Linnophiliden, Sericostomatiden und Leptoceriden gilt der Satz, daß die kollabierten Stigmengänge des Prothorax denen aller andern Segmente gegenüber durch ihren Umfang ausgezeichnet sind; ihre Anheftungsstellen an die Körperwand zeigen meist eine lebhaft an Stigmata erinnernde Skulptur und dunklere Färbung infolge des hier verdickten Chitins. Überhaupt läßt der Habitus dieser Gänge darauf schließen, daß sie als eine Rückbildung der Puppenstigmata zu betrachten sind. Besonders schön tritt das bei einigen Phryganeiden und Linnophiliden zutage. Bei *Phryganea grandis* ist der prothoracale Stigmengang sehr kurz und breit bandförmig (Fig. 7), sodaß man bei der Flächenaufsicht auf die (einander dicht anliegenden) Chitinlamellen zunächst im Zweifel ist, ob man es nicht wirklich mit einem offenen Stigmengang zu tun hat. *Linnophilus rhombicus* (KOH-Präparat) hat schon ein längeres Band.

Als Vertreter der Sericostomatiden diente mir zur Untersuchung *Brachycentrus montanus*, als solcher der Leptoceriden: *Leptocerus aterrimus*, auch *Mystacides longicornis*. Bei allen diesen Formen ist der Gegensatz zwischen den ersten und allen übrigen kollabierten Stigmengängen nicht so scharf markiert wie bei den Phryganeiden und Linnophiliden, immerhin aber deutlich vorhanden. Diese Tatsache würde an und für sich freilich nicht genügen, um sie als eine Rückbildung von Puppenstigmata auffassen zu dürfen. Wie wir uns überhaupt die Anwesenheit der Puppenstigmata zu erklären haben, wird schwer — oder besser gesagt — überhaupt nicht festzulegen sein, wenigstens bei unserer heutigen Kenntnis über die physiologischen Vorgänge bei der Tracheenatmung.

Ein Deutungsversuch, der etwas Wahrscheinlichkeit für sich hätte, wäre z. B. der, daß man, ähnlich wie für die Larve, auch für die Puppe ein früheres Landleben voraussetzte. In dem Fall wäre die Bedeutung des Stigmas verständlich.

Eine andere Auslegung wäre die, daß das Puppenstigma früher die Bedeutung gehabt hätte, freischwimmenden Individuen (aus denen die jetzt eingeschlossenen Puppen hervorgegangen sein mögen) eine Sauerstoffentnahme direkt aus der Luft zu gestatten, wie man es z. B. bei reifen Ephemeridenlarven beobachten kann.

Aus dem Vorhandensein oder Fehlen von Kiemenfäden und Atembewegungen bei der Puppe (als weitgehende Anpassungen an das Wasserleben) resp. aus dem Vorhandensein oder Fehlen von Stigmen (als Merkmale einer verhältnismäßig rezenten Änderung der Lebensweise) könnte man unter Voraussetzung der Richtigkeit der obigen Annahmen eine Unterscheidung treffen.

Wie dem auch sei, so kann man doch überzeugt sein, daß in den soeben geschilderten Charakteren Merkmale für eine Systematik auf phylogenetischer Grundlage gegeben sind. Da bei den Trichopteren die Puppen die prägnantesten Unterschiede zeigen, so wird man, wie es FRITZ MÜLLER und THIENEMANN tun, bei der systematischen Einteilung vorteilhafterweise von ihnen ausgehen müssen. Bei dieser Einteilung kann freilich das Vorhandensein oder Fehlen von Kiemenfäden nicht ins Gewicht fallen, wenigstens nur eine untergeordnete Bedeutung haben, da wir es hierbei nicht mit einem ausschließlichen Puppencharakter zu tun haben, sondern eventuell mit einem Erbstück aus der Larvenzeit.

Ein reiner Puppencharakter dagegen ist in den Atembewegungen gegeben. Ihr Nutzen für die Puppen ist klar zu durchschauen, andererseits ist das Fehlen dieser Bewegungen bei manchen Puppen nur durch vollkommen veränderte Lebensweise verständlich.

Wir müssen daher zugeben, daß das Einteilungsprinzip FRITZ MÜLLER'S, das sich auf Vorhandensein oder Fehlen von Atembewegungen gründet, glücklich gewählt ist. THIENEMANN nimmt dies Prinzip auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungen wieder auf, kommt aber, da er kein absolutes Kriterium in den Atembewegungen sieht, zur Aufstellung von 3 Ästen, von denen der 2. die Formen enthält, die nach MÜLLER'S Prinzip dem 3. Ast zugeordnet werden müßten, die aber durch morphologische Charaktere der 1. Kategorie näher stehen. Um diese 2. Gruppe in ihrer Stellung zu fixieren, benutzt er den Besitz von Analstäbchen. Diese Putzapparate fehlen den beiden ersten Gruppen.

Hptgr. I (MÜLLER)	{ Ast 1: <i>Philopotaminae</i> (ULMER) (Th.) <i>Rhyacophilidae</i> <i>Hydroptilidae</i>	} Puppenstigmata, keine Analstäbchen.
Keine Atembew. u. Putzapparate		
Hptgr. II (MÜLLER)	{ Ast 2: <i>Polycentropinae</i> (Th.) <i>Ecnominae</i> (ULMER)	} keine Stigmata, Analstäbchen.
Atembew. u. Putzapparate		
	{ Ast 3: <i>Hydropsychinae</i> (ULMER) (Th.) Köchertragende Formen	} keine Stigmata, Analstäbchen.

Daß THIENEMANN keinen falschen Schritt getan hat, indem er die *Polycentropinae* und *Ecnominae* von dem 3. Ast trennte, ist, glaube ich, durch die von mir beobachteten Puppenstigmata bekräftigt worden. Während Ast 1 und 2 sich durch den Mangel von Analstäbchen charakterisieren, zeichnen sie sich durch den Besitz von Puppenstigmen aus, welche letztere den mit Analstäbchen versehenen Puppen des 3. Asts fehlen.

Das Puppenstigma dürfte somit ein wichtiges systematisches Merkmal darstellen.

### e) Histologische Veränderungen der Tracheen während der Metamorphose.<sup>1)</sup>

Diesem Abschnitt meiner Untersuchungen der Metamorphose des Tracheensystems der Trichopteren werde ich vorzüglich eine Species zugrunde legen, die uns von vornherein auf interessante Verhältnisse schließen läßt. Ich wähle *Rhyacophila septentrionis*, und zwar aus dem Grunde, weil bei dieser Art der Übergang von der Larve zur Puppe mit einem Verlust der Tracheenkiemen verbunden ist, somit besondere Modifikationen des Atmungssystems vorhanden sind. Ich wähle *Rhyacophila* auch deshalb, weil diese Art ein vollkommen ausgebildetes Puppenstigma besitzt (cf. S. 88). Es bleibt bei derartigen Behandlung des Themas ja unbenommen, vergleichende Seitenblicke auch auf andere Arten zu werfen.

#### 1. Methode.

Zur Konservierung habe ich für ältere Larven und Imagines mit gutem Erfolg Pikrinschwefelsäure verwandt, für jüngere Larven und Puppen erwies sich die Konservierung in 96%igem Alkohol als besser. Die Pikrinschwefelsäure besitzt den Nachteil, daß sich das Gewebe (besonders das embryonale) etwas kontrahiert, was freilich an Isolationspräparaten meist keine wesentliche Störung verursacht. Für Schnitte habe ich Alkoholmaterial stets den Vorzug gegeben.

Für Färbungen in toto bei meist sagittaler Durchtrennung der Tiere wandte ich gewöhnlich alkoholische Borax-Karminlösung an, auch wäßriges Alaun-Karmin.

Bei Schnittfärbungen erwiesen sich für die meisten Zwecke ein-

---

1) Über die Metamorphose der Rectalschläuche wird im Anschluß an die Behandlung des Darms einiges gebracht werden.

fache Färbungen mit basischen Farbstoffen als durchaus genügend, wenn nur die Differenzierung in geeigneter Weise vorgenommen wurde. Doppelfärbungen und Plasmafärbungen mit Anilinfarbstoffen habe ich nur in einigen speziellen Fällen angewandt. Als Intermedium für die Paraffinüberführung erzielte ich mit Cedernöl gute Resultate. Ich ließ dasselbe bei größern Objekten 12—24 Stunden kalt, 2—4 Stunden unter allmählicher Erwärmung im Ofen einwirken, bevor ich in diesem die Überführung in das Medium vornahm. Im Paraffin genügte eine Erwärmung von 4—7 Stunden unter einmaliger Erneuerung desselben bis zur Einbettung. Imagines wurden in Celloidin geschnitten.

Eine eingehende Beschreibung der Gestalt der Larven und Nymphen von *Rhyacophila sept.* finden wir in KLAPALEK'S „Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens, 1. Teil (Prag 1888), eine Zusammenstellung der für die Bestimmung wichtigen Charaktere in ULMER'S „Metamorphose der Trichopteren, Hamburg, 1903“. Über die Imagines: MACLACHLAN'S eingangs erwähnte Monographie. Einige kurze biologische Notizen finden sich in THIENEMANN'S „Biologie der Trichopterenpuppe“. Über die Anatomie der Rhyacophiliden ist meines Wissens Literatur nicht vorhanden; soweit solche über Trichopteren überhaupt existiert, bezieht sie sich meist auf größere Arten (Phryganeiden und Limnophiliden).

Das Respirationssystem der Larve von *Rhyacophila sept.* besteht aus 2 lateralen Hauptstämmen, die in jedem Segment eine größere Anzahl von Zweigen an die innern Organe sowie an das Integument und die Tracheenkiemen abgeben. Die stärkste Verzweigung der Seitenstämme befindet sich in jedem Segment in der Nähe der Stigmennarbe, d. h. an der Stelle, wo der kollabierte Stigmengang ansetzt. Hier entspringen sowohl die umfangreichen Kiementracheen als auch die größern Äste, die zu den innern Organen, besonders zum Darm verlaufen (für die Thorakalsegmente kommen noch die Beintracheen hinzu). Die zu den Organen verlaufenden Tracheen variieren in Größe und Zahl in den einzelnen Segmenten beträchtlich, entsprechend dem Sauerstoffbedürfnis der zu versorgenden Komplexe. Besondere Aufmerksamkeit verdienen die schon erwähnten Kiementracheen, die meist als 2 getrennte Äste den Lateralstamm verlassen, um sich in den Kiemebüscheln aufzulösen. Von diesen letztern sitzt je 1 jeder Seite der ersten 8 Abdominalsegmente sowie dem Meso- und Metathorax oberhalb der Basis der Coxalglieder der Beine vermittels eines kurzen Stiels auf. Bevor die Kiementracheen



in diesen Stiel eintreten, teilen sie sich, nachdem sie vorher schon kleinere Zweiglein an die Körperdecke und den Fettkörper sowie an die Öocyten abgegeben haben, in mehrere Äste, die den Stiel parallel zueinander passieren, sich in den einzelnen Kiemenfäden weiter verzweigen und mit ihren Trachealendzellen an der Hypodermis suspendiert sind.<sup>1)</sup>

Den größten Umfang haben die Tracheenseitenstämme im Prothorax, an der Ansatzstelle des ersten Stigmengangs (0,13 mm bei einer ausgewachsenen Larve), von hier aus verzüngen sich die Längsstämme analwärts allmählich, bis sie sich in den Nachschiebern in mehrere Ästchen auflösen. Oralwärts erfolgt diese Auflösung im Prothorax kurz vor der Stigmennarbe, nachdem der Seitenstamm noch einen größern Zweig an das erste Bein abgegeben hat (Fig. 13). Der Hauptstamm wird dann in 2 annähernd gleich starke Äste gespalten, von denen der obere in ähnlicher Weise verläuft, wie es in Fig. 3 für *Plectrocnemia conspersa* dargestellt ist. Er versorgt außer dem Prothorax die den obern hintern Teilen der Pleurae des Kopfs anliegenden Organe (Muskeln), insbesondere aber das Oberschlundganglion, das förmlich in einem Netz von feinen Tracheen suspendiert erscheint und bei Schluckbewegungen des Tiers sich an den obern Enden der Tracheenzweige wie zwei Äpfel an ihren Stielen bewegt. (Nur an jungen durchsichtigen Exemplaren zu beobachten.) Die vordern und untern Teile des Kopfs, speziell die Mundwerkzeuge, werden durch Zweige des untern Gabelasts versorgt. Zur weitem Erläuterung der Figur werden die beigefügten Erklärungen genügen. Hingewiesen werden mag noch darauf, daß die Trachee *R. Tr* offenbar der bei *Rhyacophila* besprochenen Kiementrachee entspricht, welche letztere ihre Verzweigungen (wenn auch nicht ausschließlich) auf den Kiemenanhängen lokalisiert, während das Homologon bei *Plectrocnemia* (dem Atmungsmodus entsprechend) seine Verzweigungen auf der atmenden Körperfläche verteilt.

Über die histologischen Vorgänge bei der Metamorphose des Tracheensystems der Insecten sind Beobachtungen nicht sehr zahlreich bekannt und beziehen sich fast ausschließlich auf die Dipteren,

---

1) Wenn KLAPALEK behauptet, daß bei den Trichopteren in jedem Segmente die beiden Längsstämme durch einen Querast verbunden sind, so ist diese Behauptung in bezug auf die Rhyacophiliden jedenfalls ungültig, ebensowenig habe ich übrigens bei Hydropsychiden (*Holocentropus* und *Plectrocnemia*) sowie bei verschiedenen Limnophiliden derartige Queranastomosen auffinden können.

auch sind die Angaben zumeist recht allgemein gehalten. Daß eine tiefgreifende Umgestaltung des Tracheensystems während der Metamorphose stattfindet, wird von allen Seiten bestätigt. Die Frage, ob die Auflösung der Matrix durch Phagocytose vor sich geht oder auf chemischem Wege, findet verschiedene Beantwortung. Die Regeneration der Tracheenzellhaut soll nach WEISMANN, VAN REES, WAHL u. A. von bestimmten Regenerationsherden ausgehen, deren Lage von ihnen verschieden angegeben wird. KUENKEL D'HERCULAIS gibt an, daß, „lorsque la larve est prête à se métamorphoser, la membrane péritonéale devient le siège d'une grande activité et se couvre de cellules, qui, se groupant sur certains points, constituent des agglomérations pyriformes ayant quelque analogie avec les histoblastes“ (HENNEGUY). Zu ganz ähnlichem Resultat kommt HENNEGUY (Les Insectes, Paris 1904). Nicht unerwähnt lassen will ich die Untersuchungen von ANGLAS, speziell deshalb, weil sie sich auf eine andere Insectenklasse als die von den meisten übrigen Forschern untersuchten Dipteren erstrecken. Seine Untersuchungen an Hymenopteren haben ergeben, daß der Übergang von Larve zu Puppe in bezug auf die Hauptstämme nur in einer Erweiterung des Tracheenlumens besteht. Aus der Tracheenzellhaut (Hypodermis) entstehen durch Proliferation neue Tracheenzweige. Er hat damit festgestellt, daß bei den Hymenopteren die Umgestaltung der Tracheen keineswegs so tiefgreifend ist wie bei den meisten Dipteren.

Dasselbe kann ich als Grundtatsache für die Trichopteren konstatieren.

## 2. Die Hauptstämme und ihre Veränderungen.

Bei den Tracheenhauptstämmen der Trichopteren beschränkt sich die Metamorphose im wesentlichen auf einen Häutungs Vorgang, der mit Veränderungen des Umfangs, der Länge und der Lagerung der restierenden Tracheenmatrix verbunden ist, da die Puppen- und Imaginaltracheen nicht nur andern physiologischen Bedingungen Rechnung zu tragen haben, sondern auch neuen Bauverhältnissen angepaßt werden müssen. Derartige Umgestaltung wird erreicht durch Reduktion resp. Vermehrung der Matrixzellen infolge amitotischer Teilung. Der Hauptherd solcher Teilungen befindet sich jederseits von der Stigmennarbe. Daß von hier aus eine systematische Erneuerung der Tracheenzellhaut (Hypodermis) vor sich geht, halte ich für ausgeschlossen, da ich einen Zerfall von Trachealzellen, der doch damit

Hand in Hand gehen müßte, nicht beobachten konnte. — Übrigens finden wir eine Zellvermehrung in der Nähe des kollabierten Stigmen-gangs sowohl bei der ruhenden Larve wie bei der Puppe. Eine zweimalige Zellauflösung hätte aber an sich schon etwas Unwahrscheinliches. Da beim fertigen Insect das Lumen der Tracheen-stämme bedeutend weiter ist als bei der Larve, so ist der Grund einer einfachen Zellvermehrung aber sehr wohl einzusehen.

Im einzelnen kann man beobachten, daß die Matrix kurz nach der Einschließung der Larve im Gehäuse sich verdickt, indem die Zellen, die das Pflasterepithel derselben bilden, allmählich kubische bis zylindrische Gestalt annehmen, ein Umstand, der vielleicht darauf zurückzuführen ist, daß die Zellen eine secretorische Funktion ausüben haben, da sie eine neue Chitinintima absondern müssen. Später nimmt die Größe der Zellen wieder ab. Sie geben überflüssiges Baumaterial an die Leibesflüssigkeit ab und haben zu der Zeit, in der die Larvenhaut abgestreift wird, wieder den normalen Zustand des Plattenepithels erreicht. — Die larvale Intima beginnt schon zu Anfang der Larvenruhe sich von der Zellhaut abzulösen. Sie ist von sehr geringer Konsistenz, fällt infolgedessen vielfach zusammen und bildet Falten, ein Verhalten, das für die Rückbildung der Tracheenseitenzweige, wie wir sehen werden, von Bedeutung ist.

Die Ablösung der larvalen Intima von der Tracheenzellhaut geschieht höchstwahrscheinlich mit Hilfe von Trachealdrüsen. Die Existenz solcher Gebilde ist von MARTYNOW (in: Zool. Anz., 1901) bei freien Phryganeiden-Larven nachgewiesen worden. Er hat ihren Bau beschrieben und auf ihre vermutliche Funktion bei den Häutungen der Larve hingewiesen. Ich habe nun diese Drüsen in den verschiedenen Segmenten der *Rhyacophila*-Larve ebenfalls aufgefunden und konstatiert, daß sie bei der eingeschlossenen, sich für die Verpuppung vorbereitenden Larve ebenfalls erhalten bleiben, ja daß sie auch in die Puppe übernommen werden, wo sie aber bald einer Rückbildung verfallen, so daß sie bei zum Ausschlüpfen reifen Exemplaren gänzlich vermißt werden. Sie bleiben also vorhanden, solange sie bei den Häutungen der Tracheen von Nutzen sein können.

Die Drüsen finden sich stets in der Nähe der Stigmennarbe (Fig. 10, 13), meist derselben diametral gegenüber. Ihr anatomischer Bau entspricht der Beschreibung MARTYNOW'S, die Kerne sind rund, zur Zeit ihrer secretorischen Funktion etwas gelappt. Meine Absicht, diese Periode durch feinere Untersuchungen näher zu fixieren, habe ich als zu zeitraubend aufgegeben. Die Ergebnisse, daß die

Drüsen periodisch secernieren und, wie oben angegeben, nur so lange existieren als Häutungen vorkommen, ist vielleicht Beweis genug dafür, daß sie mit diesen im engsten Zusammenhang stehen. Ich möchte mich also der von MARTYNOW erwähnten Vermutung anschließen, daß die Trachealdrüsen ein Secret absondern, durch das die Loslösung der alten Intima von der Tracheenhaut veranlaßt oder unterstützt wird.

Ich will noch bemerken, daß ich die Trachealdrüsen bei allen daraufhin untersuchten Larven aus den verschiedensten Familien aufgefunden habe, daß wir es also mit den Trichopteren allgemein zukommenden Gebilden zu tun haben.

Der Vorgang der Tracheenhäutung erscheint so auf genügende Weise erklärt. Bezüglich der Entfernung der losgelösten Häute aus dem Körper drängen sich uns noch einige Fragen auf:

1. Wie geht es zu, daß zum Zwecke der Entfernung der losgelösten Intima aus dem Körper dieselbe in so regelmäßiger Weise aufgeteilt wird?

2. Wodurch wird es verhütet, daß bei dem Zurückweichen der Larvenhaut von dem sich innerhalb derselben bildenden Puppenkörper eine Störung des Aufbaues des letztern dadurch entsteht, daß durch das beständige Zurückweichen der Larvenhaut der kollabierte Stigmengang einen Zug auf die im Innern des Puppenkörpers liegenden Tracheen ausübt.

Die Beantwortung dieser Fragen glaube ich mit einiger Sicherheit geben zu können.

ad 1.

Die Aufteilung der larvalen Spiralintima erscheint äußerlich als eine Zerreißung des Lateralstamms kurz oberhalb jeder Stigmennarbe. (Eine Ausnahme bildet der prothoracale Abschnitt, der mit den zum Kopf laufenden Ästen in Verbindung bleibt.) Sehen wir uns die betreffenden Stellen an der Tracheenzellenhaut einer freien (reifen) Larve genau an, so finden wir dort eine feine Ringkerbe angedeutet. An dem Spiralfaden selber ist eine abnormale Bildung nicht zu bemerken. Die Matrix freilich weist an der betreffenden Stelle eine eigenartige Bildung auf. Die gewöhnliche Epithelbedeckung weicht bis zu einer jederseits scharf markierten Linie von der Ringkerbe zurück und macht zwei großen Zellen Platz, die zusammen den breit bandförmigen Raum ausfüllen. Die Abgrenzung der Zellen gegeneinander habe ich nicht feststellen können; ihre Kerne

liegen meist einander diametral gegenüber, quer über der Kerbe. Bei *Rhyacophila* konnte ich insofern ein abweichendes Verhalten feststellen, als die Kerne nebeneinander jederseits von der Ringfurche lagen. Daß diese Zellen aus solchen der Tracheenzellenhaut hervorgegangen sind, dürfte außer Zweifel liegen, sie erinnern sogar in der Form ihres länglich ovalen Kerns lebhaft an Trachealzellen.

Was nun die Bedeutung dieser Gebilde anbetrifft, inwiefern sie mit der Durchtrennung der Seitenstämme im Zusammenhang stehen, so scheint mir diese Frage am einfachsten dadurch gelöst, daß man den betreffenden Zellgebilden die Absonderung eines chitinerweichenden Secrets zuschreibt.

Bei der freien Larve, die noch Larvenhäutungen durchmacht, wird der Häutungsvorgang auf nicht andere Weise eingeleitet werden. Dies geht daraus hervor, daß ich die präformierten Stellen bei allen Altersstufen vorfand. Ich fand dieselben z. B. auch bei freien Larven von *Linnophilus stigma*, da der Zufall mir aber nicht solche Individuen zuführte, die nahe vor der Häutung standen, so fand ich die Ringfurche nur schwach ausgebildet. Bei eingeschlossenen Exemplaren dagegen ist sie stets deutlich. Ich sah hier z. B. wie an einem Lateralstamm von 0,34 mm Dicke die normalen Matrixzellen in einer Breite von 0,024 mm auseinandergewichen waren und den beiden großen Zellen Platz gemacht hatten. — Daß übrigens an den so präformierten Stellen der Seitenstämme eine Veränderung der Chitinspirale vor Beginn der eigentlichen Häutung vor sich gehen mag, wird durch eine Beobachtung W. MÜLLER'S (in: Arch. Naturgesch., Jg. 50) an einer brasilianischen Schmetterlingsraupe gestützt. M. hat nämlich bei dieser Raupe an den spätern Durchbruchsstellen der Haupttracheen den Zerfall des Spiralfadens in kleine Teilstücke beobachtet, er macht aber leider über das Verhalten der Trachealzellen dabei keine Mitteilung.

ad 2.

So winzig und unbedeutend die kollabierten Stigmengänge der Larve erscheinen, so bietet doch ihre Metamorphose interessante Erscheinungen. Wie die Tracheen überhaupt, so sind auch die Stigmengänge der Larve mit einem Epithel bedeckt. Dieses verdickt sich während der letzten Zeit des Larvenlebens durch lebhaft Teilung und starkes Wachstum der Zellen zu einem soliden Strang, der gegenüber dem ursprünglichen Stigmengang bedeutend verkürzt erscheint. Er zeichnet sich durch starke Tinktionsfähigkeit (Borax-Karmin) aus. Bei geeigneter Behandlung erkennt man in

ihm die cuticulare Auskleidung des larvalen Stigmengangs als ein helleres, stark mäandrisch gewundenes Band (Fig. 10).

Die nächstliegende Deutung dieser Erscheinung wäre wohl die, daß der verhältnismäßig lange Stigmengang der Larven zwecks Umbildung zu einem spätern Stigma eine Verkürzung erfahren muß. Aber da würde man sich weiter fragen müssen: „Weshalb ist der Stigmengang in der Larve so unnötig lang angelegt?“ Erforderlich ist diese Länge für die Larve nicht, das geht doch daraus evident hervor, daß der Gang schon während des Larvenlebens in der geschilderten Weise verkürzt wird.

Die Bedeutung liegt jedenfalls tiefer:

Mit Beginn der Larvenruhe beginnt die Larvenhaut von der Hypodermis zu weichen; der so entstehende freie Raum wird durch wässrige Stoffwechselprodukte ausgefüllt. Die Lage der Tracheenhauptstämme im Körper der Puppe wäre nun ganz abhängig von der Länge des Stigmengangs der Larve, wenn derselbe einen geraden Verlauf hätte.

Nun ist aber durch die oben beschriebene Einrichtung ein Apparat gegeben, der die Puppe unabhängig von dem äußern Vorgang der Abspaltung der Larvenhaut macht, indem nämlich bei diesem Vorgang das gewundene Band in erforderlicher Länge aus dem Zellenstrang herausgezogen wird, ohne daß also auf die Puppen-tracheen ein Zug ausgeübt wird.

Man beobachtet nicht selten, daß aus einer unter ungünstigen Lebensbedingungen aufgewachsenen Larve, die infolgedessen nur wenig Fettkörpersubstanz angesammelt hat, eine unverhältnismäßig kleine Puppe hervorgeht, die sich außerdem stets in das Vorderende der Larvenhaut kontrahiert. In diesem Fall ist die Vorrichtung besonders nützlich. — Dem Übergang der Puppe zur Imago liegen ähnliche Verhältnisse zugrunde.

Von den larvalen Stigmengängen verdient das prothoracale Paar hinsichtlich seines Verhaltens während der Umbildung zur Puppe besondere Aufmerksamkeit, da sich aus ihnen die Puppenstigmata bilden. Die Bildung derselben geht aber auf sehr einfache Weise vor sich. Die Matrixzellen der Gänge wachsen und teilen sich, wie wir es bei den übrigen Stigmengängen sahen, nur in verstärktem Maße. Auf diese Weise entsteht ein Zellenmantel mit dicken Wänden und deutlichem Lumen, das einerseits mit dem innern Tracheenlumen des Tiers, andererseits mit dem Raum zwischen Larven- und Puppenhaut kommuniziert von diesem aber durch die geschlossenen Stigmen-

lippen abgeschnürt wird. In Fig. 25 ist ein Schnitt durch das in Entstehung begriffene Stigma dargestellt. Beim Abstreifen der Larvenhaut ist das Puppenstigma vollkommen ausgebildet (Fig. 26 u. 27).

### 3. Die Tracheenverzweigungen der Hauptstämme und ihre Veränderungen.

Die Puppe muß eine andere Anordnung der Tracheenverzweigungen aufweisen als die Larve, weil, wie schon oben gesagt, jetzt andere Organe einer besonders reichlichen Sauerstoffzufuhr bedürfen. Beispielsweise müssen die Geschlechtsorgane, besonders die weiblichen, reichlich mit Sauerstoff versorgt werden, andererseits aber fällt ein Teil der Tracheen, die den larvalen Fettkörper und die Sericterien versorgt haben, fort, und auch die zum Darm verlaufenden erfahren eine Reduktion.

Im einzelnen die Rückbildung und Neubildung der Tracheen für die Organe zu untersuchen, ist nicht wohl angängig oder würde eine sehr zeitraubende Arbeit sein, die keineswegs im Verhältnis zu der Bedeutung der Ergebnisse stehen würde. Wenn das Prinzip erkannt ist, unter dem die Rückbildung vor sich geht, ist schon etwas gewonnen.

Untersuchungen über die Histolyse und Histogenese der Tracheen sind hauptsächlich an Isolationspräparaten vorzunehmen, da wir an der Hand von Schnitten den Verlauf und die Beschaffenheit der feinen und feinsten Tracheenästchen aus den Augen verlieren. Nun erschwert uns aber bei der eingeschlossenen Larve, die doch gerade in der für unsere Untersuchungen kritischen Zeit in reger Gewebsauflösung begriffen ist, die im ganzen Körper verteilten, alle Organe umlagernden Produkte der Histolyse [seien es nun freie Fettzellen, Körnchenkugeln, Histoblasten (Wanderzellen) oder Phagocyten] eine Übersicht über die Organe des Körpers, so daß wir darauf angewiesen sind, Zupfproben unter dem Mikroskop zu untersuchen. Dabei geht uns also der Zusammenhang und die genauere Orientierung vieler Organe verloren.

#### α) Rückbildung der Tracheen.

Bei der eingeschlossenen Trichopterenlarve finden wir (auf Schnitten) von Fremdzellen umlagerte Tracheenästchen, deren Kerne sehr zusammengeschrumpft sind und den Eindruck der Rückbildung machen. Wir gehen also wohl nicht fehl, wenn wir darin Tracheen vermuten, die dazu bestimmt sind, der Auflösung zu verfallen. Die

sie umlagernden freien Zellen sind, abgesehen davon, daß sie sich schon äußerlich aus den verschiedensten Elementen zusammensetzen, nicht als Phagocyten aufzufassen, die die Trachealzellen mechanisch zerstückeln, denn die Rückbildung der Tracheenzellen tritt als eine Größenreduktion ohne weitere Gestaltveränderung in die Erscheinung. Der Rückbildung der Tracheen liegen also wohl chemische Vorgänge zugrunde, und die Wanderung der Zellstoffe geschieht indirekt durch Vermittlung des Bluts; daß bei vorgeschrittener Auflösung der Trachealzellen die durch Autodigestion nicht lösbaren Zellreste durch Phagocyten aufgenommen werden, habe ich nicht beobachtet, halte ich aber sehr wohl für möglich. Bevor sich die Trachealhaut vollkommen auflöst, zieht sich die in ihr lagernde Spiralintima in den Tracheenast nächsthöherer Ordnung zurück infolge Faltung der Intima in diesem und in den Ästen höherer Ordnung (cf. S. 95 Abs. 2). Ist die Rückbildung des ersten Zweiges vollendet, so beginnt die Auflösung der Matrix der Trachee 2. Ordnung; der in ihr lagernde Intimakomplex zieht sich gleichzeitig weiter zurück, und so schreitet die Auflösung der Tracheen von Stufe zu Stufe weiter. Durch die in ihnen liegenden zusammengedrückten Spiralhäute werden die Wände der von der Histolyse (noch) nicht berührten Tracheen oft stark aufgetrieben, ein Zustand, der aber nur vorübergehend ist.

Infolge des oben beschriebenen Vorgangs kommt es bei der Histolyse der Tracheen nie zu Unterbrechungen der Tracheenwände; die zurückweichende Intima bleibt stets innerhalb einer geschlossenen Hülle. Dies Verhalten habe ich nicht nur an einigen beliebigen Zupfpräparaten, sondern sehr deutlich auch bei der Rückbildung der Beine und Tracheenkiemen beobachtet. Fig. 16 soll hiervon einen Begriff nach einem Transversalschnitte durch das zurückgebildete Bein [zugleich Beinanlage der Puppe!! (Fig. 15)] einer eingeschlossenen *Rhyacophila*-Larve geben. Die ursprünglich das ganze Bein durchziehende Beintrachee *B. Tr* ist bereits bis nahe zur Körperfläche (bis *S*) zurückgebildet. In dem noch erhaltenen Rest liegt die Chitinintima der aufgelösten Seitenzweige. Eine Anhäufung von Zellelementen an der Peripherie dieses Tracheenrudiments bedeutet nicht ohne weiteres eine eingeleitete weitere Rückbildung der Beintrachee, sondern kann auch bereits den Beginn der Neubildung der Puppenbeintrachee bezeichnen. In diesem Fall würden dann nicht die Fremdzellen (Phagocyten), sondern die Tracheenzellen den rezeptiven Teil darstellen. Die Trachee des Puppenbeins geht also direkt aus dem Larvenrudiment durch Proliferation her-



vor! — Die Rückbildung der Kiementracheen bei *Rhyacophila* geht ganz ähnlich vor sich, braucht also nicht besonders beschrieben zu werden.

### β) Neubildung von Tracheenzweigen.

Die Bildung neuer Tracheenzweige geht von einzelnen Zellen (bei feinen Verzweigungen) oder von Zellenanhäufungen (bei stärkern Ästen) der Matrix aus. In ersterm Fall teilt sich die Zelle, und die eine der Teilzellen stellt die Anlage der neuen Verzweigung vor, während die andere in der Peripherie der Muttertracheen verbleibt. Die erstere produziert durch weitere Teilungen die Matrixzellen des neuen Tracheenasts, und diese umhüllen eine von der Muttertrachee ausgestülpte Kavität, die in der Tracheenendzelle in feinen Capillaren endigt. Letztere ist den Organen angeheftet oder zwischen die Hypodermiszellen eingeschoben. Eine Erklärung dafür, daß die Anordnung der Tracheen nach einem bis ins einzelste fixierten Plan erfolgt (Geäder der Flügel!) ist vielleicht in einem chemotropischen Einfluß zu suchen, dem die wachsende Trachee unterworfen ist.

Bei der Entstehung stärkerer Tracheenverzweigungen (die von stärkern Ästen, z. B. den Hauptseitenstämmen, entspringen) bildet sich an der Abzweigungsstelle zunächst ein größerer Zellhaufen (Fig. 13), dessen ausgezogene Spitze auf eine auf ihn wirkende zentrifugale Kraft (cf. oben: Chemotropismus?) schließen läßt (agglomérations pyriformes: KUENCKEL D'HERCULAIS). Das Prinzip hierbei ist natürlich dasselbe wie bei den Verzweigungen der dünnern Tracheenfäden. Diesem Prinzip widerspricht auch nicht die Bildung der Flügeltracheen, die aus unverhältnismäßig starken Wucherungen der Tracheenzellhaut je eines Seitenzweigs der zu den meso- und metathorakalen Kiemenfilamenten verlaufenden Tracheen hervorgehen.

Mit der Ausbildung der Flügeltracheen werden wahrscheinlich die Kiemenfäden an Bedeutung verlieren, da, wie bereits erwähnt, hier wahrscheinlich die weichhäutigen Puppenflügel in den Dienst der Respiration treten. Die Kiemenfäden zeigen daher bei den Puppen mancher Arten ein verkümmertes Aussehen, bei andern (z. B. Rhyacophiliden) sind sie ganz zurückgebildet.

## II. Teil.

## Die Metamorphose der Geschlechtsdrüsen.

## a) Allgemeines.

Das Genitalsystem der Trichopterenimago ist bei den Larven nicht nur bereits angelegt, sondern bei ausgewachsenen, zur Verpuppung reifen Individuen schon ziemlich weit ausgebildet. Wir unterscheiden bei diesen Geschlechtsanlagen streng zwischen solchen mesodermalen Ursprungs, das sind Geschlechtsdrüsen (+ primärer Ausführungsgang) und solchen ectodermalen Ursprungs, das sind imaginale Ausführungsgänge (+ Anhangsdrüsen). Da die Entwicklung der Ausführungsgänge durch ZANDER für die männlichen Trichopteren eingehend beschrieben worden ist, beschränke ich mich hier auf die Beschreibung der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen. Ihre Anlagen sind paarig und finden sich meist im 5. Abdominalsegment (*Anabolia nervosa* bei ♂ und ♀, *Limnophilus stigma* bei ♂) oder auf der Grenze zwischen dem 4. und 5. Abdominalring, *Limnophilus stigma* ♀, *Enoicyla pusilla*). Bei *Rhyacophila septentr.* fanden sich die männlichen Drüsenanlagen im 5., die weiblichen dagegen im 4. Segment. Ein Hinaufrücken der Geschlechtsanlagen bis ins 4. Segment fand ich sonst noch bei *Brachycentrus montanus*. Jedenfalls ist die Lage der Drüsenkeime bei den verschiedenen Species variabel, vielleicht auch bei den Individuen derselben Art nicht streng fixiert. Eine Verlagerung der Genitaldrüse ins 3. Abdominalsegment habe ich nie konstatieren können. Demnach wären KLAPALEK'S Angaben in seiner „Metamorphose der Trichopteren“ abzuändern. Er sagt dort: „Es gelang mir doch, seine Anlagen (des Genitalapparats, der Verf.) als zwei länglich ovale, gelblich weiße, im 3. Hinterleibssegment liegende Körperchen zu entdecken. Dieselben sind gänzlich durch die umgebenden Läppchen der Fettkörper verhüllt und laufen jederseits in ein feines, fadenförmiges Suspensorium aus; von diesen verliert sich das vordere in dem Fettkörper, das hintere konnte ich doch bis in das letzte Abdominalsegment verfolgen, wo sich dasselbe neben dem After inseriert.“ Diese letztere Angabe bedarf ebenfalls einer Korrektur, denn das hintere „Suspensorium“ inseriert sich am vorletzten Segment und zwar ziemlich weit seitlich an einer schon äußerlich durch sehr feine Skulptur der Cuticula wahrnehmbaren Stelle. Fig. 4 zeigt diese Verhältnisse

nach einem Präparat von *Enoicyla pus.*, männliche Larve. Eine Vereinigung dieser „primären Ausführungsgänge“ mit den sekundären Geschlechtsanlagen zum imaginalen Ausführungsgang erfolgt erst bei vorgeschrittener Entwicklung dieser Anlagen in der jungen Puppe. Bezüglich der weitem Umgestaltungen verweise ich auf die Arbeit ZANDER'S.

Bei meinen Untersuchungen über die Metamorphose der Geschlechtsdrüsen scheidet auch die embryonale Entwicklung derselben aus; über den Ursprung des Blastems, der peritonealen Hüllen und des Ausführungsgangs kann ich nur Vermutungen aussprechen. Auf Grund des Habitusbilds scheint eine analoge Bildungsweise wie bei gewissen, daraufhin näher untersuchten Insectenklassen vorhanden zu sein.

Daß man schon im frühesten Larvenstadium, manchmal sogar schon beim Embryo, eine Unterscheidung der Sexualität der Insecten treffen kann, ist eine bereits durch HEROLD 1815 (bei *Pieris brassicae*) festgestellte, im Laufe der spätern Zeit vielfach bestätigte Tatsache. HEROLD traf eine Unterscheidung von Hoden und Ovarium im larvalen Stadium nach der Insertionsweise des Ausführungsgangs (hinteres Suspensorium KLAPALEK'S) an den Drüsenkeim. Bei der später zum Hoden auswachsenden Anlage setzt der primäre Ausführungsgang an einem Punkte der ventralen Längsseite des Keimkörpers an, bei der Ovarialanlage dagegen am ausführenden (hintern) Pol. Diese rein äußerlichen Unterscheidungsmerkmale sind wohl für die meisten Insecten zutreffend, für die Trichopteren auch in gewissem Grade (cf. unten). Dem hintern Faden (primärer Ausführungsgang) hat man von jeher (und, wie aus HEYMONS' embryologischen Studien an *Phyllodromia germanica* hervorgeht, mit Recht) als ontogenetisch gleichwertig den bei der Ovarialanlage stets vorhandenen MÜLLER'schen Faden gegenübergestellt, den man wohl hauptsächlich als fixierendes Ligament zu betrachten hat. Er steht mit der Flügelmuskulatur des Rückengefäßes in Verbindung.

### b) Die Ovarialanlage und ihre Metamorphose.

Die Anlage des Ovariums erscheint bei einer ausgewachsenen Larve von *Anabolia nervosa* als länglich-ellipsoider Körper von ca. 0,7 mm Länge und 0,2 mm Breite (Fig. 6). Er ist im Körper in der Weise orientiert, daß der anal verlaufende Ausführungsgang (V. D) ventral, die verschiedenen mit der Peritonealhaut (s. unten)

in Verbindung stehenden fixierenden Bänder (*F. B*) dorsal angeordnet sind. Der MÜLLER'sche Faden *c* stellt die vordere Verlängerung der Keimdrüse dar. Die soeben erwähnte Peritonealhaut ist die Hüllhaut der Ovarialanlage und überzieht auch den MÜLLER'schen Faden sowie den primären Ausführungsgang eine Strecke weit (wenigstens bei ältern Larven). Sie soll nach MEYER's, LEYDIG's und HEYMONS' Untersuchungen aus angelagerten Bindegewebszellen hervorgehen, nach Angaben anderer Forscher (WEISMANN, BRANDT) aber aus dem Blastem der Drüse selber entstehen; ersteres erscheint mir bei den Trichopteren wahrscheinlicher — ich möchte sagen sicher — der ganze Habitus des Gebildes deutet auch darauf hin, z. B. auch der Verlauf von Tracheen zwischen Drüsenanlage und Peritonealhaut.

Von dem Drüsenzellkörper deutlich abgesetzt erscheint der primäre Ausführungsgang (Oviduct). HEYMONS' Untersuchungen an *Phyllodromia* geben uns die Erklärung dieser Erscheinung. Der Autor weist nämlich nach, daß die Zellen des Drüsenblastems und die des Oviducts von vornherein verschieden sind.

Eine innige Verbindung zwischen dem Genitaldrüsenkeim und dem Oviduct kommt nach meiner Erfahrung bei den Trichopteren während der Larvenperiode überhaupt nicht zustande, eine äußerliche Vereinigung wird aber hergestellt durch die gemeinschaftliche Hülle (Peritonealhaut) — (vgl. die Hodenanlage Fig. 17). — Die länglich ovalen Zellkerne des Oviducts setzen sich klar von den spindelförmigen der Peritonealhaut, durch ihre schwächere Färbbarkeit von denen der auch räumlich meist etwas getrennten Geschlechtsdrüse ab. — Aus dem Vergleich der Fig. 6 (♀) und Fig. 17 (♂) ergibt sich, daß bei den Trichopteren ein grundsätzlicher Unterschied in der Insertionsweise der Ausführungsgänge bei männlichen und weiblichen Larven (wie es HEROLD beschreibt) nicht vorhanden ist, wenn auch der Oviduct sich durchweg enger dem Drüsenkeim anschmiegt als das Vas deferens des männlichen Tiers.

Der weibliche Drüsenzellkörper der Trichopteren hat sich am Schluß der Larvenzeit folgendermaßen differenziert. Aus einer ursprünglich homogenen Zellenmasse ist durch Einschnürungen eine größere Zahl von Erhebungen gebildet worden, die, ursprünglich fast senkrecht zum Oviduct stehend, in dem Maße, wie sie wachsen und sich an ihren Scheitelenden verdicken, eine Verlagerung nach vorn erleiden. Zu dieser Verlagerung tragen wahrscheinlich die

Spezialendfäden bei, indem sie auf die einzelnen „Eiröhren“ einen Zug nach vorn ausüben. Nach HEYMONS sollen bei *Phyllodromia* die Spezialendfäden ebenso wie der Oviduct aus Mesodermalzellen hervorgehen, die sich schon bei der embryonalen Entwicklung den Genitalzellen anlagern und sich bei der Differenzierung des Keimzellenkomplexes zu Eiröhren von deren Spitzen aus zu Zellsträngen (den Spezialendfäden) anordnen. Die letztern vereinigen sich in der Endfadenplatte. Diese läuft in den MÜLLER'schen Faden aus. — Diese Entwicklungsweise könnte sehr wohl auch für die Trichopteren passen. Wir finden bei halbreifen Larven die bei *Phyllodromia* beschriebenen Bildungen wieder, Spezialendfäden und Endfadenplatte. Bei einer noch nicht ausgewachsenen Larve von *Plectrocnemia conspersa*, bei der die Eiröhrenbildung erst in den ersten Entwicklungsstadien war, die abgeschnürten Zapfen etwa doppelt so hoch als breit waren, zogen sich von jedem derselben breite, einzeilige Zellbänder dorsalwärts, sich hier verjüngend und zur Endfadenplatte (resp. zum Endfadenstrang) zusammenlaufend. Die Zellen der Endfäden zeichnen sich hier gegenüber den eigentlichen Genitalzellen durch ihre Größe aus. Sie sind aber noch nicht deutlich voneinander abgegrenzt. Ihre Kerne sind groß, von ovaler Gestalt, und die Chromatinsubstanz derselben hat sich in der Kernperipherie angesammelt, so daß die Kernmasse im Innern blaß, die Grenzlinien dunkel erscheinen. Die Grenze zwischen Eiröhre und Endfaden ist keineswegs scharf markiert. Man sieht in letzterm kurz vor dem Übergang zum eigentlichen Blastem statt einzelner übereinander geordneter Kerne 2—3 serial nebeneinander liegende Kerne, die die typische Form der Endfadenkerne aber behalten, jedoch bedeutend kleiner sind als die übrigen. Zwischen diesen Kernen finden sich, anfangs vereinzelt, dunklere Kerne. In dem Maße, wie diese in der Richtung nach hinten und unten an Zahl zunehmen, nimmt die Zahl der Endfadenkerne ab, und diese verschwinden sehr bald vollständig. In den dunklen Kernen haben wir die der Genitalzellen vor uns. — Die Genitalzapfen bleiben untereinander ventralwärts noch lange durch einen soliden Zellenstrang verbunden, den ich als Primitivbrücke bezeichnen will und der nichts anderes als einen unaufgeteilten Rest des Drüsenblastems darstellt (Fig. 6 u. 22). Dieser Zellenstrang bildet bei der reifen Larve auch vorübergehend ein Lumen aus, er ist daher wahrscheinlich als der ursprünglichste Sammelgang der Geschlechtsprodukte

aufzufassen (Fig. 22). Diese Beobachtung deckt sich sehr schön mit der Behauptung SCHNEIDER's (in: Zool. Beitr., Breslau 1885: Über die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens der Insekten), daß bei niedern Insecten aus dem Drüsenkeim direkt ein Gang entsteht, der mit dem primären Ausführungsgang in Verbindung tritt und mit ihm zusammen den Oviduct bildet. Wie SCHNEIDER dazu kommt, diesen ursprünglichsten Gang als „sekundären“ Ausführungsgang zu bezeichnen, ist mir unklar, zumal er selber sagt: „Sein Auftreten bezeichnet die tiefste, sein Schwinden die höhere, sein Nichtauftreten die höchste Stufe der Entwicklung.“ — Wir hätten also, nach meiner Untersuchung, in den Trichopteren nicht, wie es SCHNEIDER, dem diese Tatsache unbekannt ist, von den Neuropteren kurz behauptet, die höchste Stufe der Entwicklung vor uns, sondern eine Übergangsstufe zu dieser; die höchste Stufe wird nach SCHNEIDER (außer von den Neuropteren) von den Coleopteren, Hymenopteren und Lepidopteren eingenommen.

Die Ovarialröhren sind mit Beginn ihrer Ausbildung durch Zellhäute einzeln umhüllt worden, welche Abspaltungsgebilde der äußern Peritonealhaut sind, so daß diese jetzt nicht nur die Genitalanlage als Ganzes, sondern auch die einzelnen Teile derselben umkleidet. Die Ovarialröhren selber, die bei jüngern Larven noch völlig homogene Zellenkomplexe darstellen, haben sich vor Beginn der Larvenruhe bereits differenziert. Der dünnere, ventrale Abschnitt der Röhren bildet sich schon früh zum spätern Eiröhrenepithel in der Weise um, daß sich Zellen mit runden, grobkörnigen Kernen zu einem noch nicht ganz regelmäßigen Epithel an den Wänden der Röhren anordnen (Fig. 22), in der Mitte vorläufig ein freies Lumen lassend. Der so angelegte Gang setzt sich deutlich gegen den apicalen Teil der Ovarialröhre ab, in dem noch keine Spur einer epithelialen Auskleidung zu sehen ist. Die dort gelagerten Zellen sind in lebhafter Teilung begriffen, sie verlieren ihren gegenseitigen Zusammenhang vorläufig aber noch nicht, sondern bleiben zunächst durch Plasmabrücken verbunden. — Ich habe aus der Anlage den Eindruck gewonnen, als ob die epithelialen Ausbuchtungen (Eiröhrenepithel) in der larvalen Anlage als Ausstülpungen der Primitivbrücke aufzufassen sind, zumal ich in dieser Vermutung durch Aufindung ganz analoger Bildungen bei der Hodenanlage unterstützt wurde, wo die „Ausstülpungen“ nur kürzer, kelchförmig sind (Fig. 18). Während diese Anlagen bei dem Hodenblastem nicht weiter auswachsen, bilden sie sich bei der Ovarialanlage, wahrscheinlich durch

Zellteilung unter Aufgabe der scheidelständigen Abgrenzung (gegen die Geschlechtszellkammer), zu dem spätern Follikelepithel um. — Diese meine Vermutungen über die Entstehung der Follikelepithelzellen will ich nicht als durchaus sicher hinstellen, da ich mich mit dieser Frage nicht eingehend genug beschäftigt habe. Der Behauptung HEYMONS', daß die Follikelzellen Derivate derjenigen Mesodermzellen sind, aus denen Endfäden und Ausführungsgang hervorgehen, würde meine Auffassung an und für sich nicht widersprechen. — Die Zellvermehrung der Genitalzellen geht mit einer verhältnismäßig schwachen Größenzunahme der Genitalanlage von statten, der eigentliche Wachstumsprozeß findet erst statt, wenn das Ovarium bereits begonnen hat, sich im einzelnen zu differenzieren, d. h. Ei- und Nährzellen auszubilden. So weist die ganze Ovarialanlage auf der in Fig. 11 und Fig. 21 wiedergegebenen Stufe erst Größenverhältnisse von 0,35:1,6 mm (*Halesus auricollis*) auf.

Während die Eiröhren sich in der eingeschlossenen Larve strecken und sich an den blinden Enden bedeutend verzüngen, erfahren sie, wie bereits oben angegeben, eine Beugung im Sinne der Richtung der Körperachse. — Die Primitivbrücke, d. h. also der Ursammelgang, teilt sich allmählich (in der Puppe) in eine, der Zahl der Eiröhren entsprechende Anzahl von Zellhaufen auf, die am Grund jeder Eiröhre liegen bleiben und später die Verbindung derselben mit dem Oviduct herzustellen scheinen. Bevor dieser Isolierungsprozeß der Ovarialröhren beendet ist, hat bereits ein anderer Vorgang eingesetzt, nämlich die Umwachsung des bis dahin vollständig selbständigen Oviducts durch die proximalen Enden der Eiröhren. (Vollständig freilich, so daß der Oviduct später eine centrale Lage zu den Eiröhren einnähme, ist die Umwachsung nicht.) Die Eiröhren, deren Mündungen bei der Larve alle in der dorsalen Medianen des Oviducts lagen, verteilen sich jetzt auf dem Umfang desselben. Der Oviduct — bei der jüngern Larve noch ein solider Zellenstrang, bei der erwachsenen Larve dagegen schon im Besitz eines zentralen Lumens — hat nämlich mittlerweile einen bedeutenden Umfang angenommen. Durch diesen Vorgang in Verbindung mit der Umwachsung durch die Ovarialröhren entsteht das in Fig. 11 wiedergegebene Bild der Ovarialanlage einer halbreifen Puppe (die Figur zeigt nur die linksseitigen Eiröhren). Die Eiröhren selber behalten in bezug auf den Oviduct ihre dorsale Lagerung bei, die ganze Anlage verläuft ihrer Hauptrichtung nach vom Rücken aus schräg abwärts nach hinten. Die Ovarialröhren stellen sich in der

soeben bezeichneten Periode in folgender Gestalt dar (Fig. 21): Unter ihren äußern Peritonealhüllen folgt ein Raum, der keinerlei zellige Elemente, sondern lediglich Nährflüssigkeit enthält. Ich habe diesen Raum immer und überall, auf Längsschnitten und Querschnitten deutlich ausgeprägt gefunden und kann mir nicht vorstellen, daß sein Vorhandensein auf den Präparaten durch irgendwelche mechanische Vorgänge (Schrumpfung bei der Konservierung) veranlaßt worden sein könnte (cf. Fig. 14, 23). Nach innen wird dieser Raum durch die Tunica propria abgeschlossen, die eine bedeutende Dicke hat. Sie ist eine strukturlose Haut und wird von den Eiröhrenzellen abgetrennt. Unter der Tunica propria folgt im hintern Teil das Eiröhrenepithel, welches letzteres im vordern (distalen) Teil erst einige Zeit später ausgebildet wird. Vorläufig sieht man in diesem Abschnitt der Röhre nur Zellen von ziemlich gleichmäßigem Aussehen, bei denen ich jetzt, eine Unterscheidung zwischen Epithelzellen und Genitalzellen noch nicht, resp. nicht mehr zu treffen vermag. Ob das bei feinem Färbungsmethoden möglich sein wird, lasse ich dahingestellt. Im hintern Teil der Röhre ist aber nicht nur bereits eine äußere Epithelauskleidung von den im Innern liegenden Geschlechtszellen zu unterscheiden, es ist innerhalb der letztern auch bereits eine deutliche Unterscheidung in Eizellen und Nährzellen wahrnehmbar. Diese Zellen sind derart in Gruppen angeordnet, daß jedesmal der der Mündung nächst gelegenen Eizelle 5 Nährzellen aufgelagert sind (Fig. 21). Im Aussehen unterscheidet sich jene von diesen durch helleres Plasma und darin suspendierte, stark lichtbrechende Granula, während die Nährzellen sich durch einen großen homogenen Kern auszeichnen. Durch diese Anordnung der Genitalzellen ist die Ausbildung von Eikammern eingeleitet, auch durch eine in Fig. 21 u. 23 angedeutete, am ausführenden Pol beginnende Differenzierung der Eiröhrenepithelzellen: Hinter jedem der beiden hier angedeuteten Ovarialkomplexe haben sich die Epithelzellen zu flachen, sichelförmigen Gebilden mit lang-spindelförmigen peripheren Kernen differenziert, die offenbar die Bedeutung haben, die einzelnen Zellgruppen (Ei + Nährzellen) der Eiröhre, die spätern Follikel, gegeneinander abzugrenzen und, wie wir sehen werden, später vollständig zu trennen. An der Mündung der Röhre sind die beschriebenen Zellen in besonders großer Zahl vorhanden und bleiben hier (Fig. 23) in der ursprünglichen Form dauernd bestehen, während sie an den übrigen Stellen umgebildet werden, ihre Beziehung zur Tunica



propria aufgeben und mit den übrigen Epithelzellen eine epitheliale Umkleidung zunächst der ganzen Ovarialkomplexe, später aber (nach Zurückziehung des Follikelepithels von den Nährzellen) nur der enorm gewachsenen Eizelle bilden. Fig. 19 zeigt im Längsschnitt ein Stadium, in dem der Übergang des Eiröhren-(Follikel-)Epithels zum Eiepithel klar zutage tritt (Fig. 14 zeigt die ganze Anlage etwa zur selben Periode im Querschnitt). Die Epithelzellen haben sich von dem Nährzellenkomplex auch bereits zurückgezogen und sich über dem Ei (unter Freilassung einer kleinen zentralen Stelle für den Durchtritt der Nährsubstanz zum Ei) fast vollständig geschlossen, zeigen aber an der Stelle noch deutlich gestreckte Gestalt. Bei der reifen Puppe, auch bei der Imago, umkleiden, wie schon oben angegeben, die Follikelzellen die Eizelle als ganz gleichmäßiges Pflasterepithel. Auch jetzt noch ist dem Ei die (reduzierte) Nährzellkappe aufgelagert.

Durch diese Ausgestaltung ist eine völlige Isolierung der Eier erreicht, die Dislozierung der ursprünglichen Röhrenepithelzellen auf die Eizellen hat aber den weitem wichtigen Zweck der Chorionbildung beim reifen Ei.

Schon oben habe ich erwähnt, daß an der Mündung der Eiröhre in den Oviduct ein Komplex von sichelförmigen Zellen bis zur völligen Reife des Eies erhalten geblieben ist und die Mündung der Röhre verschließt. Die Bedeutung dieser Vorrichtung liegt klar zutage; sie soll ein vorzeitiges Heraustreten der Eier aus den Ovarialröhren in den Oviduct verhüten. Über das spätere Schicksal dieses Verschlußapparats bin ich bis dato nicht unterrichtet. Anzunehmen ist, daß entweder der ganze Komplex in den Oviduct gestoßen wird (?), oder daß durch allmähliche Auflösung der sichelförmigen Zellen den Eiern die Passage in den Oviduct eröffnet wird. Eine dritte Möglichkeit wäre die, daß die Verschlußzellen kontraktionsfähig wären und bei starkem Innendruck auseinanderwichen. Vergleiche mit Ovarialanlagen anderer Insecten haben mir gezeigt, daß die beschriebene Vorrichtung nicht allein bei den Trichopteren vorkommt, sondern auch bei andern Insecten, z. B. bei *Forficula*. Ob sie hier schon beobachtet oder beschrieben worden ist, kann ich nicht angeben.

### c) Die Entwicklung des männlichen Drüsenkeims.

Die Anlage der männlichen Genitaldrüse erfolgt im Prinzip ebenso wie die des Ovariums. Ein Unterschied macht sich vorerst

nur dadurch geltend, daß die Zahl der sich abschnürenden Keimzellröhren bedeutend kleiner ist (meist 4—5) als bei der Ovarialanlage. Fig. 17 soll einen Begriff von der Gestalt des Hodens und seines ausführenden Gangs (Vas deferens) bei einer freien Larve von *Limnophilus stigma* geben. Der Längsdurchmesser beträgt 0,9 mm. Ein Vergleich mit Fig. 6 zeigt die Analogie zwischen Hoden- und Ovarialanlage und macht eine nähere Erklärung der Figur überflüssig. Die Primitivbrücke ist deutlich ausgebildet, bildet sogar an den Mündungsstellen der einzelnen Hodenfollikel je ein trichterförmiges Gebilde (cf. auch Fig. 18). Unter den peritonealen Hüllen wird, wie bei der Ovarialanlage, eine feine Tunica propria abgetrennt. Innerhalb derselben liegen die Genitalzellen, deren Entwicklung zu den Spermazellen kurz geschildert werden soll. Die larvale Entwicklung der Hodenfollikel selber übergehe ich, da sie im Prinzip mit der der Eiröhren vollständig übereinstimmt.

Auf eine minutiöse Schilderung der Spermatogenese gehe ich nicht ein. Es liegt mir nur daran, eine kurze Übersicht über die Reifung der männlichen Geschlechtsprodukte der Trichopteren zu liefern, weil darüber meines Wissens nichts bekannt ist. Meine Untersuchungen setzen in dem durch Fig. 17 repräsentierten Stadium einer reifen, noch freilebenden Larve ein. Unter den Zellgebilden der Anlage habe ich — das schicke ich voraus — ein Zellgebilde, welches der Verson'schen Riesenzelle entsprechen könnte, nicht gefunden: wenn eine solche überhaupt vorhanden gewesen ist, so hat sie sich wahrscheinlich bereits aufgeteilt, wie das von verschiedenen Autoren bei andern Insecten beschrieben worden ist. Da Cholodkowsky (1894) die Verson'sche Zelle bei einer jungen Phryganiden-Larve beobachtet haben will, so wäre die Frage des Nachprüfens an jungen Larven wert. Solange im übrigen über den Ursprung und die Bedeutung der Verson'schen Zelle so viele verschiedene Versionen existieren<sup>1)</sup> ist die Frage, ob dieselbe bei Trichopteren vorkommt oder nicht, vorläufig von nicht allzugroßer Bedeutung.

Die Zellgebilde, aus denen alle höhern Stufen der Spermiabildung

---

1) Beispielsweise steht Cholodkowsky auf dem Standpunkt, daß die späterhin allmählich zerfallende Verson'sche Zelle dem Zellenhaufen gleichzustellen sei, der die Keimzellen der übrigen Insecten darstellt, während Toyama (1894) keine Verwandtschaft zwischen Genitalzellen und der Verson'schen Zelle sehen will. Ziemlich isoliert steht La Valette Saint-George mit seiner Ansicht da, daß die Verson'sche Zelle eine umgewandelte Spermatogonie sei.

hervorgehen, die Spermatogonien, entstehen aus den ursprünglichsten Genitalzellen durch Teilung. Sie wachsen zu größern Zellen heran und treten, kurz bevor sie beginnen, sich weiter zu teilen, in Verbindung mit 2 Hüllzellen. Der Ursprung dieser ist mir unklar. Ich bin versucht anzunehmen, daß sie Äquivalente der Follikel-epithelzellen der Ovarien sind. Vorläufig entbehrt aber diese Vermutung noch der Begründung. — Innerhalb des durch diese Hüllzellen gebildeten Mantels entsteht sodann als Teilungsprodukt ein kugliger Zellhaufen, wie er in Fig. 12a dargestellt ist. Die Teilzellen, Spermatocyten 1. Ordnung, teilen sich mitotisch und liefern Spermatocyten 2. Ordnung. Diese liefern die Spermatiden (Fig. 12c), Zellen mit scharf abgegrenztem Kern und hellem Plasmahof. Diese Spermatiden nehmen eine langgestreckte Gestalt an, und der ebenfalls sich streckende Kern verlagert sich in ein Polende der Zelle. Der ganze Komplex der Spermatiden nimmt dabei die Form einer langgestreckten Walze mit abgerundeten Enden an, die wir als Spermatocyste bezeichnen. In derselben sind die Spermatiden — in ihrer jetzigen Gestalt als Spermatozoiden bezeichnet — so angeordnet, daß ihre Kerne alle nebeneinander geordnet in einem Ende der Spermatocyste liegen, während die Gesamtheit der fadenförmigen Plasmaleiber den übrigen Raum ausfüllen (Fig. 12e).

Die bis jetzt beschriebenen Entwicklungsstufen der Sperma-bildung habe ich an den Hodenanlagen freier Larven von *Limnophilus stigma* sehr schön beobachten können, und zwar finden sie sich, wie Fig. 17 zeigen soll, bei einer reifen Larve alle nebeneinander, indem im allgemeinen die niedern Stufen den Scheitel der Follikel einnehmen, die höhern dagegen den Mündungsenden genähert sind.

Zur Ausbildung freier Spermatozoen kommt es dagegen weder bei der freien noch bei der eingeschlossnen Larve. Bei den zur Verpuppung reifen Individuen sieht man überhaupt nur Spermatocysten. BRAUER, der bei freien Larven das Vorhandensein ausgebildeter Spermatozoen angibt (cf. S. 74), hat wahrscheinlich die Spermatocysten mit solchen verwechselt. — Bei der Puppe erfolgt unter Wachstum und weiterer Differenzierung der Spermatozoiden die Resorption der Spermatocystenhüllhaut. Bei der reifen Puppe und beim fertigen Insect liegen die Spermatozoen (Fig. 12f.) in dichten Knäueln in jedem Hodenfollikel. Über die Gestalt der Hoden bei der Imago mögen ein paar kurze Worte nach ZANDER

(Zur Morphologie der äußern männlichen Geschlechtsorgane der Trichopteren) genügen:

„Die paarigen Hoden, aus mehreren, von zartem Bindegewebe umhüllten Lappen bestehend, liegen in eine dicke Fettkörpermasse eingebettet im achten Segmente. Kurze, von den einzelnen Hodenlappen ausgehende Kanälchen vereinigen sich noch innerhalb des Fettpolsters zu einem engen Vas deferens, das unter mehrfachen Biegungen bis an die hintere Grenze des zehnten Segments zieht, um hier unter Bildung einer rückläufigen Schlinge wieder bis in die Nähe des Hodens zu verlaufen. Etwa in der Mitte des neunten Segments münden beide Vasa deferentia in die Ausführungsgänge zweier langer, stark geschlängelter Anhangsdrüsen ein.“

Eine eingehende vergleichende Übersicht über die verschiedenen äußern Formen der männlichen Organe der Trichopteren gibt SRRIZ (Zur Kenntnis des Genitalapparats der Trichopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.).

Zum Schluß dieses Abschnitts will ich erwähnen, daß ich bei der Larve von *Limnophilus stigma* ein Gebilde gefunden habe, das wahrscheinlich dem von SCHNEIDER bei *Cimex*, *Coccus*, *Acanthia* und *Thrips* entdeckten und beschriebenen „Zellkörper“ entspricht, und das mit der Hodenanlage durch einen direkten Ausläufer der Peritonealhaut verbunden ist. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich darin die rudimentäre Anlage der weiblichen Genitaldrüse sehe, denn ein rudimentärer Hermaphroditismus der Insecten kann nach neuern Forschungen als sicher betrachtet werden.

### III. Teil.

#### Die Metamorphose des Darms.

##### a) Der Larvendarm.

Bei der Untersuchung der Darmmetamorphose gehe ich aus von dem Zustand des Darmrohrs bei der ausgewachsenen Larve. Eine ziemlich eingehende Beschreibung des Larvendarms ist mir vor kurzer Zeit in einer Arbeit von VORHIES. betitelt: „Habits and anatomy of the larva of the Caddis-Fly, *Platyphylax designatus* WALKER“, zu Gesicht gekommen (in: Trans. Wisconsin Acad. Sc. Arts Letters, Vol. 20, Part 1). Ein Vergleich mit meinen eignen Untersuchungen an *Rhyacophila sept.* und Limnophiliden-Species ergab eine Übereinstimmung in vielen Punkten. Größere Abweichungen

zeigte die carnivore *Plectrocnemia*, besonders auch bezüglich des Enddarms (Rectaldrüsen!). Der folgenden kurzen Beschreibung des larvalen Darms sowie den anschließenden Untersuchungen über seine Metamorphose werde ich Linnophiliden zugrunde legen; ich bemerke dabei, daß die Beschreibung fast unmittelbar auf Rhyacophiliden zu übertragen ist, die ich zum Vergleich herangezogen habe. Die Figg. 30—33, 35—38, 46, 48 sind nach Präparaten von *Linnophilus griseus* entworfen, die Figg. 28, 29, 39, 44, 45, 50 nach Präparaten von *Plectrocnemia consp.*, die übrigen auf den Darm bezüglichen nach solchen von *Rhyacophila septentrionis*.

Makroskopisch erscheint der Darm nach VORHIES (cf. oben) folgendermaßen:

The alimentary tract is straight, of the same length as the body, and begins at the mouth as a small thin-walled tube. It extends to about the end of the metathorax with but little variation in size, narrowing slightly at the junction of the head and thorax, thence gradually widening to the beginning of the next division, the mid-intestine. The posterior part of the fore-gut seems to function as a sort of crop as it is frequently seen somewhat swollen with food when it assumes a rounded outline.

The mid-intestine, as may be expected from the herbivorous habit of the larva, is very large when normally filled with food. It begins with an abrupt enlargement of the alimentary tract at the posterior border of the metathorax. The fore gut apparently is telescoped into this. The width of the mid-intestine at this point is more than one-half that of the average abdominal segment. From here to the posterior end, in the middle of the sixth segment, it tapers gradually to less than one-third the width of the abdomen. The end of the mid-intestine is marked on its external surface by the attachment of the Malpighian tubules, which are six in number....

The hind-intestine may be divided macroscopically into a large posterior portion beginning in the seventh segment, and a small intestine only about the length of one segment, and rather narrow.

Die hier gegebene Beschreibung paßt recht gut auf die von mir untersuchten Arten. Die mikroskopischen Befunde VORHIES' decken sich aber nur zum Teil mit meinen eignen. Soweit dies einigermaßen der Fall ist, will ich sie hier wiedergeben.

## 1. Der Ösophagus.

„. . . the oesophagus is found to consist of an epithelium of thin flattened cells, lining which is a chitinous layer, bearing groups of chitinous spines, which point backward toward the mid-intestine. From two to eight or nine spines constitute a group. The muscular coats consist of an inner circular and an outer longitudinal layer, both being striated. Sections, both longitudinal and transverse, show clearly that the fore-intestine is telescoped into the mid-intestine for a short distance. The portion thus extending into the mid-intestine as a double fold has the same character of epithelium as the fore-gut, and further proof of its origin is given by the layer of chitin extending to the point where the folded portion meets the anterior end of the mid-intestine. The length of this part is about one half the width of the anterior end of the intestine, so that, if pushed forward by the food it might nearly, if not quite, close the opening. An oesophageal valve is thus formed.“

Auffälligerweise erwähnt VORHIES mit keinem Wort die für den Ösophagus so charakteristische Längsfaltung der Darmwand (Fig. 33), die, ebenso wie die Auskleidung mit der rauhen Intima (Zähnen! Fig. 33), für die Kaufunktion dieses Darmabschnitts so wichtig erscheint, daß KLAPÁLEK<sup>1)</sup> den hintern Teil des Ösophagus direkt als Kaumagen bezeichnet. Da VORHIES nicht nur die Längsfaltung des Vorderdarms, sondern auch dessen Kaufunktion mit keinem Wort erwähnt, diesen Abschnitt vielmehr als eine Art Kropf bezeichnet, da außerdem die Schilderung des hintern ösophagealen Verschlusses (oesophageal valve) auf einen eingestülpten (telescoped) Teil mit glatter Innenwand paßt, so nehme ich an, daß die Erwähnung der Faltenbildung nicht aus Versehen unterlassen ist, sondern daß für *Platyphylax* andere Verhältnisse vorliegen. Bei allen von mir untersuchten Arten ist ein nach Art eines Ventils wirkender Verschuß (wie ihn VORHIES beschreibt) überflüssig, da hier ein Verschuß von

---

1) KLAPÁLEK (Metamorphose der Trichopteren, Prag 1888): „Er [der Darmkanal] beginnt mit dem Munde, der in einen engen, mit starken Ringmuskeln versehenen Oesophagus führt. Dieser übergeht in den Kaumagen, den wir jederzeit mit der Nahrung angefüllt antreffen können. Seine Wände sind bloss [?! der Verf.] durch starke Quer- und Längsmuskeln gebildet, in ihm wird die Nahrung zur Verdauung vorbereitet. Nach hinten übergeht er unmerklich in die dritte Abteilung der Verdauungsröhre, den Chylusmagen . . .“

vornherein durch die Ösophagealfalten gegeben ist, denn diese erstrecken sich auch auf den in den Chylusmagen eingestülpten Teil des Ösophagus, verschwinden erst bei dem Umbiegen dieses Teils nach oben (Fig. 36). Nur beim Eintritt von Nahrungspartikeln in den Mitteldarm weichen die Falten auseinander, indem die äußere Ringmuskulatur nachgibt.

Fig. 34 zeigt einen Querschnitt durch den eingestülpten Teil des Ösophagus. Das Lumen des Mitteldarms tritt dabei als ein schmaler Ring zwischen dem äußern ösophagealen Chitinbelag und dem Mitteldarmepithel zutage. (Der Darm zeigt, da die Figur nach einem Präparat einer eingeschlossenen Larve gezeichnet ist, Zustände, die uns später beschäftigen werden.)

## 2. Der Mitteldarm.

VORHIES: At the beginning of the mid-intestine there is a marked change in the epithelial cells, which are here columnar and bear on their inner surfaces a well-marked peritrophic membrane, the thickness of which is about equal to the average width of the cells. Nests of regenerative cells, very similar in appearance and staining reaction to those described by NEEDHAM for certain dragon fly nymphs, are numerous, and placed at regular intervals. A thick basement membrane and longitudinal muscle fibers are present, the latter somewhat scattered. (The circular fibers form a nearly continuous coat and are unstriated.)

Diese Schilderung stimmt mit meinen Beobachtungen überein, nur die Nester der Regenerationszellen (Fig. 35 u. 36) erscheinen auf meinen Präparaten in einer Form, die weniger ihren Ursprung erkennen lassen. Daß wir es bei diesen Zellennestern mit Einstülpungen des Darmepithels zu tun haben, scheint mir nach VORHIES' Zeichnung, die dem Schema Fig. 49a entsprechen würde, und bei Vergleich morphologisch gleichwertiger Organe bei andern Insecten [cf. DEGENER, Entw. des Darmkanals der Insecten (Cybister) während der Metamorphose, in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., 1904] als zweifellos. Bei meinen reifen Larven entsprechen die Zellennester etwa dem Schema Fig. 49b, und man darf dieses Stadium sicher als eine fortgeschrittene Entwicklungsstufe des Zustands in Fig. 49a auffassen. Da die Basalmembran den Ausstülpungen (Zellennestern) ein Hindernis entgegengesetzt, so wölben sie das Darmepithel gegen das Lumen hin etwas vor (Fig. 36).

Die weitem Darstellungen VORHIES' entsprechen zu wenig meinen Befunden, als daß eine weitere Wiedergabe angebracht wäre.

Die Stelle, an der die MALPIGHI'schen Gefäße in den Darm einmünden, bezeichnet genau die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm (Fig. 35).

An dem Darmepithel selber ist dieser Übergang nicht so auffällig wie an seiner Bedeckung nach innen. An Stelle der peritrophen Membran tritt analwärts von dem Insertionsringe der MALPIGHI'schen Gefäße eine kräftige Chitinhaut auf, ein Beweis für den ectodermalen Ursprung dieses Abschnitts. Wir sind also an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm angelangt.

### 3. Der Enddarm.

Der Enddarm zerfällt, wie wir eben sahen, in 2 Hauptabschnitte. Den vordern will ich in Übereinstimmung mit DEEGENER (dieser in bezug auf den betreffenden Abschnitt bei *Cybister*) als Pylorusabschnitt bezeichnen (Fig. 35). Charakteristisch für ihn sind ebenso wie für den „Kaumagen“, die zahlreichen Falten, die er bildet, und zwar in größerer Zahl und in unregelmäßigerer Anordnung als der Ösophagus (Fig. 35 u. 37). Diese Darmfalten sind mit zahlreichen Gruppen kleiner Borsten dicht besetzt (*Linn. griseus*, Fig. 37). Jeder dieser Borstenbüschel steht durch feine Plasmaausläufer, die das Chitin durchsetzen, in Verbindung mit den Zellen des Darmepithels. Dieses ist in seiner Gestalt unregelmäßig, besteht in der Hauptsache aus Pflasterepithel ohne deutliche Zellgrenzen. Umkleidet ist der Pylorusabschnitt in seinem vordern Teile mit einer dicken Ringmuskelmasse (Fig. 35) Analwärts hört dieselbe ziemlich unvermittelt fast ganz auf. Zu gleicher Zeit wird die Anordnung der Darmfalten regelmäßiger, ihre Anzahl (im Querschnitt) wird geringer, schließlich auf 3—4 reduziert. Diese verschließen den mittlerweile bedeutend enger gewordenen Pylorusabschnitt gegen den folgenden Abschnitt (large intestine cf. oben) mit Hilfe eines äußern Muskelringes (Fig. 35), der die Darmfalten gegeneinander preßt.

Das Epithel des letzten Darmabschnitts, des Drüsenenddarms ist in 5—6 ziemlich regelmäßige Falten gelegt (Fig. 35 u. 38). Es ist äußerlich von einer diese Faltung nicht wiederholenden bindegewebigen Hülle umgeben und wird außerhalb dieser von 5 Längsmuskelsträngen begleitet. Innerhalb der bindegewebigen Hülle liegen noch einige von Falte zu Falte verlaufende quere Muskeln (Fig. 35



*R. M.*) Am analen Ende sind aber auch diese vollkommen verschwunden. — Das Epithel des Drüsenenddarms besteht aus einer hornhellen (Hämatoxylin), scheinbar vollkommen gleichmäßigen Plasmahaut, in die in ziemlich regelmäßigen Abständen große, scharf konturierte Kerne eingelagert sind, die das Epithel an den betreffenden Stellen nach außen und innen vorwölben. Analwärts nehmen die Falten an Zahl zu, sie werden bedeutend niedriger und gehen allmählich in einen gleichmäßigen, dünnwandigen Epithelring, das Rectum, über. Dieses wird durch Ringmuskulatur geschlossen. Es mündet nach außen in Form eines vertikalen Spalts.<sup>1)</sup>

### b) Die Metamorphose des Darms.

Einen Begriff von der Umwandlung des Darmtracts während der Metamorphose gibt ein Vergleich der Figg. 30—32, von denen Fig. 30 den Darm der freien Larve, Fig. 31 den einer halbreifen Puppe und Fig. 32 den des fertigen Insects in seinen Umrissen zeigt. Im einzelnen stellen sich die Umwandlungen folgendermaßen dar

#### 1. Der Ösophagus.

Mit Beginn der Larvenruhe nimmt die Umgestaltung des Darms ihren Anfang, und zwar nachdem alle Nahrungsreste aus demselben entfernt worden sind. Die Falten des Ösophagus legen sich dann eng zusammen, wobei die Zellen der Wand etwas dicker werden, da sie auf dem kleinern Umfang weniger Platz zur Ausdehnung in der Fläche finden. Hand in Hand hiermit geht eine Zellvermehrung, die besonders lebhaft im hintern Teil des Ösophagusrohrs ist, denn von hier aus findet eine, vorläufig nicht gerade beträchtliche, immerhin aber deutlich wahrnehmbare Verlängerung des larvalen Ösophagusrohrs statt. Diese Verlängerung kann die larvale Intima natürlich nicht mitmachen, die Folge davon ist, daß sie sich von der Matrix loslöst und in der Gegend des eingestülpten ösophagealen Darmendes nicht mehr anzutreffen ist, also oralwärts verschoben erscheint. (In Wirklichkeit ist das Ösophagusende der Puppe analwärts verschoben!) Durch die Loslösung der Chitinintima würde der Verschuß des Ösophagus gegen den Mitteldarm ungenügend geworden sein, wenn nicht bereits ein Prozeß eingesetzt hätte, der nicht nur

---

1) Über Analschläuche cf. unter Blutkiemen.

dies verhütet, sondern sogar eine bedeutend festere Sperrvorrichtung<sup>1)</sup> herstellt, als bei der Larve vorhanden war. Dieser Verschuß wird gebildet durch eine beträchtliche Verdickung der ösophagealen Ringfalte infolge starker Zellvermehrung. Die innern Längsfalten der larvalen Ringfalte gehen in dieser Verdickung auf, so daß wir auf jedem durch die Achse geführten Längsschnitt dasselbe Bild erhalten.

Auch im eigentlichen Ösophagus hat mit dem Ablösen der Intima eine Rückbildung der Längsfalten stattgefunden. Die Zellen derselben gehen in der Bildung eines einfachen (etwas erweiterten) cylindrischen Ösophagusrohrs auf. Dieses neue Rohr verengert bald nach Abwurf der Larvenhaut sein Lumen beträchtlich und seine Zellen werden hoch cylindrisch. Dieses Verhalten scheint auf einen innern Druck zurückzuführen sein, dem der Organismus zu dieser Zeit ausgesetzt ist und der mit dem Verhalten des Mitteldarms in Zusammenhang steht. Dieser hat nämlich (wie wir später noch sehen werden) zu der Zeit, wo der Ösophagus auf sein kleinstes Volumen reduziert ist, eine sehr große Dimension angenommen; in dem Maße, wie das Lumen des Mitteldarms wieder enger wird, wird der Ösophagus (wenigstens bis zu einer gewissen Grenze) weiter, seine Epithelzellen flacher. Ähnliche Wechselbeziehungen lassen sich auch bei Mitteldarm- und Enddarmlumen nachweisen. Der Ösophagus beginnt übrigens bei der Puppe sich in 2 Abschnitte zu differenzieren, dadurch bedingt, daß der hintere Teil kropfförmig anschwillt (Fig. 31). Zugleich findet ein Längenwachstum in der ganzen Ausdehnung des Ösophagusrohrs statt, wodurch eine Verschiebung des Mitteldarms nach hinten erfolgt.<sup>2)</sup>

---

1) Die Bedeutung eines festen Verschlusses an dieser Stelle wird bei der Betrachtung der Umwandlung des Mitteldarms verständlich werden. — Vorläufig sei nur soviel gesagt, daß die Metamorphose des Mitteldarms (abgesehen von dem Längenausgleich) nicht die geringste Beziehung sowohl mit dem Vorderdarm wie mit dem Enddarm zeigt; sobald er von diesen Teilen in seiner Funktion unabhängig ist, schlägt er, entsprechend seinem andersartigen (entodermalen) Ursprung seinen eigenen Weg bei der Metamorphose ein und verlangt sogar einen festen Verschuß gegen die aus dem Ectoderm entsprungene Teile des Darms (Vorder- und Enddarm). Diese sind in ihrer Verwandlung ziemlich einheitlich.

2) Mit der Verlängerung des Ösophagus geht jetzt keine Verkürzung der übrigen Darmteile mehr vor sich, denn Mitteldarm und Enddarm haben zu dieser Zeit bereits, wie wir unten sehen werden, ihre

Histologisch zeigt der vordere (engere) Teil des Ösophagus jetzt Pflasterepithel, zwischen dem im Bereich des Kopfes eine große Anzahl von kleinen tubulösen Drüsen einmündet, die jedenfalls als Ausstülpungen des Darmepithels aufzufassen sind. Der hintere (weitere) Teil des Ösophagus besteht aus einer mehr oder weniger kollabierten dünnwandigen Röhre mit flachkernigem Plattenepithel.

Ähnliches Aussehen wie der Puppenösophagus auf dieser Stufe zeigt auch der imaginale Ösophagus. (Zwei schematische Schnitte durch seinen vordern resp. hintern Teil zeigen die Figg. 45 u. 44.) Der hintere an Umfang größere Teil (Fig. 44) ist womöglich noch stärker kollabiert als bei der Puppe und zum Teil, besonders an seinem vordern Ende, fest zwischen den starken Tracheenstämmen eingeklemmt. Er bietet nichts Charakteristisches, erweckt vielmehr den Eindruck der Degeneration. Ich bin daher im Zweifel, ob er bei der Imago noch gebrauchsfähig ist.<sup>1)</sup>

Bevor ich zum Mitteldarm übergehe, will ich ein paar Worte über die Bedeutung des Ösophagusringes als Zellbildungsherd sagen. Von einem „Imaginalringe“ (im Sinne KOWALEVSKY'S) innerhalb des Gebiets der Ösophagealeinstülpung habe ich nichts beobachtet, ebensowenig aber möchte ich die ganze Ringfalte, wie es DEGENER beim Käferdarm tut, lediglich als Imaginalring ansprechen, ihm vielmehr, wie oben geschildert, einen Hauptwert als Verschlussvorrichtung beilegen. In schönster Ausbildung tritt uns dieser „Imaginalring“ noch bei der reifen Puppe entgegen, ähnlich wie in Fig. 31, zu einer Zeit, wo die histologischen Veränderungen des Darms fast vollständig aufgehört haben, und in nicht wesentlich veränderter Gestalt ist er auch bei der Imago wieder anzutreffen (Fig. 46). Seine Bedeutung als Imaginalring wäre doch bis dahin längst erschöpft; trotzdem aber bleibt er erhalten. — Zu dieser Überlegung paßt auch eine Bemerkung DEGENER'S über *Cybister*, dahingehend, daß der

---

imaginale Länge erreicht. Diese Längenzunahme des Ösophagus muß also mit einer Krümmung des gesamten Darms oder einer seiner Teile verbunden sein (letzteres ist der Fall, wie die Betrachtung des Enddarms lehren wird).

1) Darüber, ob die Trichopterenimago Nahrung zu sich nimmt oder etwa mit den von der Metamorphose her im Darm verbliebenen Resten resp. mit dem imaginalen Fettkörper sein weiteres kurzes Leben fristet, ist mir nichts Bestimmtes bekannt. Das Faktum, daß die Mundwerkzeuge einigermaßen zurückgebildet sind, bestärkt mich in der Vermutung, daß bei dem fertigen Insect eine Aufnahme von Nahrungsstoffen aus der Umgebung nicht mehr stattfindet.

fertige Imaginalring sehr wenig Kernteilungsfiguren zeigte. Bei der Imago ist der Ring, wie es die Fig. 46 zeigt, nach dem Mitteldarm zu mit einem dichten Filz von Haaren besetzt, die mit ihren Spitzen in oder oberhalb des innern Raums des Rings zusammentreffen. Die Bedeutung dieses Haarrings bedarf der Klärung, wie überhaupt die physiologische Bedeutung des Trichopterendarms!

## 2. Der Mitteldarm.

Für die Metamorphose des Mitteldarms ist die Rolle der Regenerationszellen von großer Bedeutung. Ihre Entstehung habe ich bereits oben behandelt. Zu der Zeit, wo die Larve das Fressen einstellt und sich zur Larvenruhe anschickt, lagern sie als rundliche Nester unter dem Epithel. Mit Beginn der Larvenruhe hebt die Metamorphose des Darms gleich mächtig an. Wir sahen oben, daß der Ösophagus mit Beginn der Metamorphose etwas in die Länge wächst. In ungleich größerm Maß ist dies, wie wir noch später sehen werden, mit dem Enddarm der Fall. Mit diesen Veränderungen hat eine Verkürzung des Mitteldarms gleichen Schritt zu halten, die daher mit großer Aktivität vor sich geht.

Der Anfangsteil des Mitteldarms, soweit er den eingestülpten Endteil des Ösophagus umschließt, verhält sich dabei ziemlich indifferent; dies erscheint nicht auffällig, da er die ständige Verbindung mit dem Ösophagus aufrecht zu erhalten hat. (Ich fand in ihm auch bei der Larve nicht die typischen Mitteldarmregenerationsnester!!).

Weiter analwärts sind währenddessen die Regenerationszellen bereits in voller Tätigkeit und haben (durch weitere Teilung und gegenseitige Vereinigung) ein geschlossenes, vorläufig noch etwas unregelmäßiges Epithel gebildet, das spätere Pupp Darmepithel (Fig. 48). Durch die Ausbildung dieses Epithels und besonders dadurch, daß sich der Mitteldarmschlauch in der Längsrichtung kontrahiert (cf. oben), wird der Platz für das larvale Epithel sehr eingengt. Seine Zellen nehmen daher an Höhe bedeutend zu und treten stetig weiter in das Darmlumen ein, bleiben aber vorläufig noch im gegenseitigen Zellverbände (Fig. 42). Die Grenzen zwischen den larvalen Zellen verwischen sich dabei mehr und mehr, die innern Grenzen des larvalen Epithellagers rücken einander sowie der Darmmitte immer näher, und die nach innen liegenden Zellen lassen bald die ersten Anzeichen des Zerfalls erkennen (Auftreten von Pigmentkörnchen). — Das embryonale Puppenepithel ist während dieser

Vorgänge nicht untätig gewesen. Es hat an vielen Stellen seiner Peripherie streifige Epithelverdickungen gebildet, die auf Querschnitten (Fig. 42) als Erhebungen zutage treten. Sie differenzieren sich später als Längsfalten der Pupp Darmwand. Ist dieser Zustand erreicht, so vermag sich das Puppenepithel, da die Darmwand durch die Falten einen bedeutend größeren Umfang erhalten hat, von dem larvalen Darmepithel zurückzuziehen, dadurch nämlich, daß sich die gefaltete Wand glättet. Das larvale Epithel liegt also jetzt vollständig isoliert innerhalb des neugebildeten Darmschlauchs (Fig. 40) und geht hier (nachdem der Mitteldarm mittlerweile an beiden Polen fest verschlossen, cf. oben) seinem allmählichen Zerfall entgegen, indem wahrscheinlich von der resp. durch die Pupp Darmwand verdauende Säfte ausgeschieden werden, die in den Mitteldarm treten und hier durch Auflösung des larvalen Epithels einen für spätere Verwertung aufgespeicherten Chylusvorrat bilden helfen.

Nachdem das Pupp Darmepithel von dem Larvenepithel zurückgewichen ist, bilden seine Zellen zunächst ein gleichmäßiges Cylinderepithel (Fig. 40). Aber auch dieses ist in seiner Gestalt nicht von langem Bestand, sondern hat bis zum Schluß der Larvenruhe (d. h. bis zu dem Zeitpunkt, wo die junge Puppe die Larvenhaut abstreift) eine ganz wesentlich veränderte Form angenommen. Der Darm hat sich so sehr erweitert, daß sein Lumen bis  $\frac{3}{4}$  des Querschnitts des Tiers einnimmt. Dabei ist aus dem Cylinderepithel des Pupp Darms ein äußerst dünnwandiges Plattenepithel geworden. Die Erweiterung des Darms ist wohl eine Folge der Spannung, die der Darm durch die ihn straff füllende Chylusflüssigkeit erfährt. Die Auflösung des larvalen Darms ist nämlich mittlerweile fast vollendet, nur im hintern Teil fand sich ein noch ungelöster (vielleicht unverdaulicher) alveolarer Klumpen.

Wie wichtig der oben beschriebene feste Verschuß durch die „Imaginalringe“ am vordern und hintern Ende des Mitteldarms ist, leuchtet ein, wenn man den hohen Innendruck auf die Darmwand bedenkt. Würde derselbe ausreichen, die Verschlüsse zu öffnen, so würden dem Puppenkörper wichtige Baustoffe verloren gehen. So aber wird die Nährflüssigkeit des Mitteldarms von der eingeschlossenen Larve zur Puppe hinübergerettet und bildet jedenfalls einen wichtigen Bestandteil der Nahrung während der Puppenruhe.

Während der Puppenruhe wird der Inhalt des Darms resorbiert, und die Darmwand kontrahiert sich in dem Maß, wie ihr Inhalt abnimmt. Die Zellen werden dadurch etwas höher. Die Darmwand

vermag aber nur bis zu einer bestimmten Grenze nach innen zurückzuweichen, ohne tiefgreifendere Umformungen durchzumachen.

Man beobachtet bald, daß einige Zellen des Epithels sich etwas weiter in das Darmlumen vorwölben als die übrigen. Später werden diese Zellen, offenbar infolge des seitlich auf sie ausgeübten Drucks aus dem Zellenverband in das Innere des Darmlumens hineingepreßt. Da sie aber den Zusammenhang mit der Darmwand noch nicht gleich vollkommen verlieren, so erscheinen sie zu dieser Zeit als einzelne oder zu mehreren doldenförmig angeordnete Zellenkolben, deren dünne Plasmastiele sich zwischen den Zellen des nicht modifizierten Darmgewebes inseriert sind. Auf denselben Querschnitten sieht man aber auch bereits vollständig isolierte Darmzellen zwischen der Darmwand und dem Darminhalt liegen. Wir haben es also mit einer zweiten Abspaltung von Darmzellen zu tun. Ist die Auswanderung der Epithelzellen in das Darmlumen beendet, so sind die histologischen Prozesse der Mitteldarmmetamorphose des Insects beendet. Das Epithel wird vollkommen regelmäßiges Cyliinderepithel und bleibt ohne wesentliche Veränderungen bei dem Übergange zur Imago. Die äußere Gestalt des Mitteldarms aber kann durch Faltungen verändert werden. Bei einer jung ausgeschlüpften *Plectrocnemia*-Imago war das Darmlumen durch eine Faltung in seiner ganzen Längenausdehnung auf ein Minimum eingeschränkt (Fig. 29). Ein kleiner Rest des gelben Körpers war noch in ihm vorhanden. Ventral von der Falte war ein Raum, der nicht durch Gewebe ausgefüllt war, als früheres Lager des Darms erkennbar. Durch das Vorhandensein dieses Raums wäre dem Darm weiterhin die Möglichkeit gegeben, eventuell (bei Nahrungsaufnahme) wieder Schlauchform anzunehmen.

### 3. Der Enddarm.

Der Abschluß des Enddarms gegen den Mitteldarm wird in ähnlicher Weise wie der Verschuß am vordern Ende des letztern gebildet, indem sich die obern Falten des Pylorusabschnitts fest zusammenlegen, nachdem sie von der Chitinhaut befreit und durch Zellvermehrung stark verdickt sind. Diese starke Zellvermehrung erstreckt sich auf den ganzen Pylorusabschnitt. Dieser nimmt dabei ein gänzlich verändertes Aussehen an. Im Querschnitt ist sehr bald von den zahlreichen Falten des larvalen Pylorusteils nichts mehr zu sehen. (Die Chitinhaut ist schon losgelöst und zusammengefallen.) Wir sehen jetzt statt der niedrigen Pflasterzellen hohe Cylinder-

zellen, die in lebhafter amitotischer Teilung begriffen sind (Fig. 41). Zugleich nimmt der Pylorus durch Verlagerung seiner Zellen ganz unverhältnismäßig an Länge zu und ersetzt dadurch hauptsächlich die durch die Metamorphose des Mitteldarms bedingte Verkürzung.<sup>1)</sup> Bei diesem Längenwachstum werden die Epithelzellen allmählich wieder niedriger, und sehr bald stellt sich auch wieder eine Faltenbildung des Epithels ein (Fig. 43). In seiner jetzigen Gestalt diesen Darmabschnitt noch als Pylorus zu bezeichnen, wäre ein Unding. Offenbar hat in bezug auf ihn ein weitgehender Funktionswechsel stattgefunden. In seiner Zellstruktur erinnert seine Wand deutlich an das Epithel des larvalen Enddarms (Fig. 38), das ich als hornhelle Plasmahaut mit deutlich konturierten Kernen beschrieb. Diese Beschreibung paßt auch hier. Den so aus dem Pylorusabschnitt der Larve entstandenen Darmabschnitt bezeichne ich als dünnen Enddarm. Seine Weiterentwicklung von der Puppe zur Imago wird durch den Vergleich der Figg. 43 und 50 veranschaulicht. Während er aber bei der jungen Puppe in gerader Richtung im Körper verläuft, erfährt er später, nachdem das (ziemlich spät einsetzende) Längenwachstum des Ösophagus begonnen hat, eine Krümmung (Fig. 32). PICTET ist diese Krümmung des imaginalen Darms nicht entgangen:

Le canal alimentaire, considéré d'abord dans son ensemble, est plus long à proportion dans la Phrygane que dans sa larve; car au lieu d'être droit il offre une courbure. Mais la larve étant sensiblement plus longue que l'insecte parfait, le canal intestinal ne s'est pas allongé absolument, il a seulement conservé ses dimensions pendant que celles du corps diminueaient.

Auch der hinterste Teil des Enddarms hat während der Metamorphose seine Längsfalten eingebüßt und seine Zellen zu einem regulären, anfangs dickwandigen, englumigen (Fig. 47), später dünnwandigen, weitleumigen Epithelzylinder angeordnet. Der Darm beginnt schon früh in das Innere hinein kleine Einstülpungen des Epithels zu entsenden, die spätern Analdrüsen. Ziemlich weit vorgeschritten sind diese Bildungen bereits in dem in Fig. 39 wiedergegebenen Stadium. Man sieht daran, wie eine aus 6—7 großen Zellen gebildete Kuppel von einem niedrigen Zylinder aus kleinen Zellen getragen wird, welcher letztere direkt in die Zellen des Darmepithels übergehen.

1) Die Verlängerung des Ösophagusrohrs spielt sich hauptsächlich nach Beendigung dieser Vorgänge ab (cf. oben).

Bei der Imago ist von den ursprünglichen Darmepithelzellen wenig mehr zu sehen, sie sind also bis auf ein minimales Maß reduziert, während die Drüsenzellen einen sehr frischen Eindruck machen. Die Drüsen­schläuche können durch geeignete Muskulatur an ihrer Mündung kontrahiert werden und so befähigt werden, sich weiter in das Darmlumen vorzuwölben. In ihrem Innern sieht man Tracheenverzweigungen.

Die Zahl dieser „Rectaldrüsen“ bei den verschiedenen Trichopteren-Species ist sehr variabel; bei höhern Formen sind gewöhnlich sehr viele, bei niedern wenige, manchmal nur 4—5 vorhanden. Genauere Angaben möchte ich vermeiden, da ich nur von Linnophiliden-Imagines Darm-Isolationspräparate angefertigt habe und ich fürchte, daß meine Schnittserien durch die andern Arten nicht lückenlos sind, um eine Zählung zu gestatten. Daß bei *Rhyacophila* und *Plectrocnemia* die Zahl der Drüsen sehr gering ist, kann ich immerhin danach feststellen. Sie sind natürlich dementsprechend größer, sodaß z. B. bei *Rhyacophila* 3 auf gleicher Höhe liegende Rectaldrüsen den ganzen Raum des Darms an der betreffenden Stelle ausfüllen.

In bezug auf die Metamorphose der im Enddarm mancher Larven beobachteten Analschläuche (cf. Blutkiemen) will ich noch bemerken, daß aus denselben nicht unmittelbar die Rectaldrüsen der Imagines hervorgehen (obwohl die larvalen Gebilde den imaginalen jedenfalls morphologisch gleichwertig sind). Ich habe beispielsweise bei *Plectrocnemia conspersa*, deren Larve, wie ich oben mitteilte, im Besitz von 5 Analschläuchen ist, bei der Imago auf einem Querschnitt allein 6 Rectaldrüsen gefunden.

---

Beiläufig will ich noch die Entdeckung eines Paares großer Drüsen (Fig. 20) bei Trichopteren-Puppen und -Imagines erwähnen. Sie liegen im 5. Abdominalsegment, links und rechts von der Medianen und münden mit runder Öffnung am Grund eines Büschels feiner Härchen ventral nach außen. Sie sind bei beiden Geschlechtern vorhanden und sondern ein bei Alkoholkonservierung hellgelb erscheinendes Secret ab, zu welchem Zweck, ist mir rätselhaft.

---

Zum Schluß vorliegender Arbeit sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. G. W. MÜLLER meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für das meiner Arbeit entgegengebrachte



Interesse und für die mir von ihm gewordenen nützlichen Winke und Anweisungen bei der Behandlung derselben.

Ferner danke ich aufrichtigst dem derzeitigen Assistenten des Zoologischen Instituts, Herrn Dr. A. THIENEMANN, für die gütige Überlassung seines wertvollen Materials und für seine wertvollen Ratschläge.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Durchgängige Bezeichnungen.

<i>A. G. A</i> Anlage der äußern Geschlechtsorgane	<i>N. Z</i> Nährzellen
<i>A. Schl</i> Analschlauch	<i>O</i> Auge
<i>B. G</i> Bauchganglion	<i>O. D</i> Oviduct
<i>B. M</i> Basalmembran	<i>Oe</i> Ösophagus
<i>B. Tr</i> Beintrachee	<i>O. K. Tr</i> Obere Kopftrachee
<i>D</i> Darm	<i>O. R</i> Ovarialröhre
<i>D. E</i> Darmepithel	<i>P</i> Pylorus
<i>D. E. D</i> dünner Enddarm	<i>Ph</i> Phagocyten
<i>D. L</i> Darmlumen	<i>P. H</i> Peritonealhaut
<i>Dr</i> Drüse	<i>P. St</i> Puppenstigma
<i>Dr. D</i> Drüsendarms	<i>R</i> Rectum
<i>E. D</i> Enddarm	<i>R. Dr</i> Rectaldrüse
<i>E. D. E</i> Enddarmepithel	<i>R. E</i> Regeneriertes Epithel
<i>F. E</i> Follikelepithel	<i>R. M</i> Ringmuskel
<i>G. Z</i> Genitalzellen	<i>R. N</i> Regenerationszellnest
<i>H</i> Herz	<i>S. M</i> Schließmuskel
<i>H. H</i> Hüllhaut	<i>S. Z</i> Sichelzellen
<i>I</i> Intima	<i>T. Pr</i> Tunica propria
<i>K. S. Tr</i> Kiemensacktrachee	<i>Tr</i> Trachee
<i>K. St. G</i> Kollabierter Stigmengang	<i>Tr. Dr</i> Tracheendrüse
<i>L. E</i> Larvales Epithel	<i>Tr. S. St</i> Tracheenseitenstamm
<i>L. M</i> Längsmuskel	<i>U. K. Tr</i> Untere Kopftrachee
<i>M</i> Muskel	<i>V. D</i> Vas deferens <sup>1)</sup>
<i>M. D</i> Mitteldarm	<i>V. D. E</i> Vorderdarmepithel
<i>M. D. E</i> Mitteldarmepithel	<i>V. M</i> Malpighi'sche Gefäße
<i>N. S</i> Nachschieber	<i>W. Z</i> Wanderzellen.

1) In Fig. 6 ist irrtümlicherweise der Oviduct mit *V. D* bezeichnet.

## Tafel 11.

- Fig. 1. *Plectrocnemia conspersa*, Larve, Metathorax mit Bein, dieses mit Subcoxalsäckchen. 20 : 1. (Die Richtung der Pfeile bezeichnet die Richtung des Blutstroms.)
- Fig. 2. *Plectrocnemia conspersa*, Larve, Bein mit Tibialdrüse. 24 : 1.  
T Tibia, AG Ausführungsgang der Drüse.
- Fig. 3. *Plectrocnemia conspersa*. Larve vom Rücken. 12 : 1.  
O. Schl. G Oberes Schlundganglion, R. Tr Körperwandtrachee,  
M. A Muskelansatzstellen, K. Dr Kopfdreher, Fl. Sch Flügelmuskelansatzscheibe, F. K Fettkörper, Oj Önocyten.
- Fig. 4. *Enoicyla pusilla*, hinteres Körperende der Larve. 22 : 1.  
H. A Hodenanlage, isoliert.
- Fig. 5. *Brachycentrus montanus*, hinteres Körperende der Larve. 72 : 1.  
Dr. P Drüsenpapille.
- Fig. 6. Ovarialanlage bei der Larve von *Anabolia nervosa*. 105 : 1.  
F. B Fixierendes Band. V. D hier Oviduct.
- Fig. 7. Kollabierter prothoracaler Stigmengang aus der Exuvie von *Phryganca grandis*. 40 : 1.
- Fig. 8. Puppenstigma aus der Exuvie von *Ptilocolepus granulatus*. 225 : 1.
- Fig. 9. Desgl., etwas andere Lage. 225 : 1.
- Fig. 10. Tracheenseitenstamm mit Trachealdrüse und kollabiertem Stigmengang einer frisch eingeschlossenen Larve von *Stenophylax* (?). 70 : 1.  
K. Tr Kiementrachee.
- Fig. 11. *Limnophilus* sp., Ovarialanlage in einer jungen Puppe. 46 : 1.  
M. F MÜLLER'scher Faden.
- Fig. 12. 6 Stadien der Spermagenese von *Limnophilus stigma* (a—d aus der freien Larve, e aus der eingeschlossenen Larve, f aus der reifen Puppe). a—e 250 : 1, f 370 : 1.  
Sg Spermato gonie, S. c<sub>1</sub> Spermato cyte 1. Ordnung, S. c<sub>2</sub> Spermato cyte 2. Ordnung, St Spermato tide, S. C Spermato cyste, Sp Spermato zoid, H. Z Hüllzelle.
- Fig. 13. *Rhyacophila septentrionis*, eingeschlossene Larve, Tracheenstamm des Prothorax mit Verzweigungen. 96 : 1.  
Pr. Th. Tr Tracheenzweig, der den Prothorax versorgt.
- Fig. 14. *Limnophilus* sp., Querschnitt durch das Ovarium einer halbreifen Puppe. 270 : 1.
- Fig. 15. *Rhyacophila septentrionis*, Querschnitt durch den Mesothorax einer eingeschlossenen Larve. 18 : 1.  
B. A Beinanlage, Fl. A Ausgestülpte Flügelanlage, Sr Sericterien,  
Fl. M Flügelmuskeln.
- Fig. 16. Teil desselben Schnitts, stärker vergrößert. 140 : 1.

## Tafel 12.

Fig. 17. *Limnophilus stigma*, Hodenanlage einer freien Larve. 84:1.

*R. St* Reifungsstadien' der männlichen Geschlechtsprodukte (cf. Fig. 12).

Fig. 18. *Limnophilus stigma*, Querschnitt durch die Hodenanlage einer freien Larve. 120:1.

Fig. 19. *Halesus auricollis*, Puppe, anales Ende einer Ovarialröhre.

Fig. 20. Abdominaldrüse einer Imago von *Halesus auricollis*. 75:1.

Fig. 21. *Limnophilus sp.*, junge Puppe. Anales Ende einer Ovarialröhre. 85:1.

Fig. 22. *Limnophilus stigma*, eingeschlossene Larve. Querschnitt durch die Ovarialanlage. 170:1.

Fig. 23. *Limnophilus sp.*, junge Puppe. Längsschnitt durch den Oviduct mit einmündender Ovarialröhre. 400:1.

*B. Z* Basalzellen (vielleicht Rest der Primitivbrücke), *E. Z* Epithelzellen des Oviducts.

Fig. 24. *Plectrocnemia conspersa*, vorderer Teil einer Puppe, Extremitäten zum Teil entfernt. 16:1.

*K. F* Kiemenfäden.

Fig. 25. *Rhyacophila septentrionis*, eingeschlossene Larve. Schrägschnitt durch die Anlage des prothoracalen Stigmas.

*St. Anl* Stigmenanlage, *Pl. Tr* Pleuraltrachee.

Fig. 26. Teil eines Querschnitts durch den Prothorax einer Puppe von *Philopotamus ludificatus*. 70:1.

*Fl* Flügelteil.

Fig. 27. Lateraler Teil eines Längsschnitts durch den Prothorax einer ältern Puppe von *Rhyacophila septentrionis*. 70:1.

*J. St. R* Imaginaler Stigmenrand.

Fig. 28. Querschnitt durch das hintere Körperende von *Plectrocnemia conspersa*. 50:1.

*P. Z* Pericardialzellen.

Fig. 29. *Plectrocnemia conspersa*, junge Imago, Querschnitt durch den Mitteldarm. Schematisiert. 88:1.

*G. K* Gelber Körper, *F. K* Fettkörper.

## Tafel 13.

Fig. 30. Schema des Larvendarms.

Fig. 31. Schema des Puppendarms.

Fig. 32. Schema des imaginalen Darms.

Fig. 33. Querschnitt durch den hintern Teil (Kaumagen) des Ösophagus einer Larve von *Limnophilus griseus*. 140:1.

Fig. 34. Querschnitt durch den in den Mitteldarm eingestülpten Teil des Ösophagus bei einer frisch eingeschlossenen Larve von *Rhyacophila septentrionis*. 140 : 1.

Fig. 35. Rekonstruierter Längsschnitt durch die hintere Hälfte des larvalen Darms bei *Limnophilus griseus*. 45 : 1.

Fig. 36. Längsschnitt durch den hintern Teil des Ösophagus und den vordern Teil des Mitteldarms bei der Larve von *Limnophilus griseus*. ca. 45 : 1.

Fig. 37. Teil eines Querschnitts durch den vordern Teil des larvalen Pylorusabschnitts von *Limnophilus griseus*. 300 : 1.

B. B Borstenbündel.

Fig. 38. Querschnitt durch den larvalen Enddarm von *Limnophilus griseus*. 75 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch den Puppenenddarm (Drüsendarms) von *Plectrocnemia conspersa*. 110 : 1.

Fig. 40. Querschnitt durch den regenerierten Mitteldarm einer eingeschlossenen Larve von *Rhyacophila septentrionis*. (Das neugebildete Darmepithel ist bereits von dem larvalen Epithel zurückgewichen). 176 : 1.

Fig. 41. Querschnitt durch den vordern Teil des frühern Pylorusabschnitts einer eingeschlossenen Larve von *Limnophilus griseus*. ca. 300 : 1.

Fig. 42. Querschnitt durch den Mitteldarm einer eingeschlossenen Larve von *Rhyacophila*. Regenerationsinseln haben ein geschlossenes Epithel gebildet, dieses hat Zellenleisten nach außen vorgestülpt. 130 : 1.

Z. L Zellenleisten.

Fig. 43. Querschnitt durch den dünnen Enddarm einer Puppe von *Rhyacophila septentrionis*. 270 : 1.

H. H Hüllhaut.

Fig. 44. Teil eines Querschnitts durch den vordern Teil des Abdomens einer Imago von *Plectrocnemia conspersa* (schematisiert). 150 : 1.

Fig. 45. Querschnitt durch den vordern Teil des Oesophagus einer Imago von *Plectrocnemia conspersa*. 380 : 1.

Fig. 46. Optischer Längsschnitt durch den vordern Mitteldarmverschluß einer Imago von *Limnophilus griseus* (schematisiert).

H. K Haarkranz.

Fig. 47. Querschnitt durch den Enddarm einer eingeschlossenen Larve von *Rhyacophila septentrionis*.

Fig. 48. Querschnitt durch den Mitteldarm einer eingeschlossenen Larve von *Rhyacophila septentrionis*. Ringmuskeln infolge der Kontraktion des Darms in Falten gelegt. Z. M Vorstufe zu Fig. 48. Hier ist die Auflösung der larvalen Muskulatur schon vollendet. 170 : 1.

Fig. 49a u. b. Schema der Bildung der Mitteldarmregenerationszellen.

Fig. 50. Querschnitt durch den dünnen Enddarm der Imago von *Plectrocnemia conspersa*. 180 : 1.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Samenreifung bei den Planarien.

Von

**Dr. Waldemar Schleip,**

Assistent am Zoologischen Institut in Freiburg i. Br.

Mit Tafel 14—15 und 2 Abbildungen im Text. .

## I. Einleitung.

Die fast unübersehbare Menge von Arbeiten über die Reifungsvorgänge in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, welche sich seit etwa 25 Jahren auf zoologischem und botanischem Gebiet angehäuft haben, verdanken ihre Entstehung in der Hauptsache den beiden Fragen, ob die Reduction der Chromosomenzahl in den Geschlechtszellen auf die Hälfte der in den somatischen Zellen vorhandenen eine allgemeine Erscheinung sei und was für eine Bedeutung die Reduction besitze. Daß eine solche Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte bei der Reifung der Geschlechtszellen eintritt, wie es WEISMANN 1887 als theoretisches Postulat aufstellte, das haben in völliger Übereinstimmung alle bisherigen Beobachtungen ergeben. Darüber aber sind die Meinungen stets geteilt gewesen, ob diese Reduction bloß eine Halbierung der Chromatinmasse bedeutet oder eine Entfernung der halben Zahl dauernd individuell bestehender Einheiten, der Chromosomen. Es galt also zu untersuchen, ob die Chromosomen solche dauernd individuell bestehende Einheiten sind, oder ob sie nur aus einer jedes-

maligen Neuordnung des Chromatins in gleicher Zahl wieder neu entstehen. Ferner erforderten gewisse theoretische Fragen der Vererbung die Feststellung, wie sich die Chromosomen bei der Reduction im genauern verhalten.

Bekanntlich hat erst vor kurzem BOVERI (1904) in seiner Zusammenfassung über die Konstitution des Chromatins alle Beweise, welche bisher für die „Theorie der Chromosomen-Individualität“ erbracht worden sind, übersichtlich zusammengestellt und die letztere entschieden verteidigt. Und jetzt ist von der Mehrzahl der Autoren die Individualitätstheorie auch wohl anerkannt. Doch hat die Anschauung, daß die Chromosomen dauernd individuell bestehende Einheiten sind, bis auf den heutigen Tag noch viele Gegner, ich verweise nur auf den Aufsatz von FICK (1905). Daher sind, wie ich schon in meiner vorhergehenden Arbeit betonte, neue Untersuchungen zur sichern Feststellung dieser für die Bedeutung des Chromatins fundamentalen Frage sehr wünschenswert.

Die andere Frage, wie sich die Chromosomen im genauern bei den Reifungsteilungen verhalten, hat ebenfalls bis heute eine sehr verschiedene Beantwortung erfahren. Wenn auch KORSCHULT u. HEIDER (1902) in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte die verschiedenen Beobachtungen über Reifungsteilungen in 3 Kategorien zusammenfassen konnten, den eumitotischen und den pseudomitotischen Reifungsmodus, welcher letzterer wieder in den Prä- und den Postreduktionsmodus zerfällt, so zeigen sich doch innerhalb eines und desselben Reifungsmodus noch so beträchtliche Verschiedenheiten, daß von einem Verstehen der ganzen Vorgänge eigentlich noch nicht gesprochen werden kann. Zwei Reihen von Beobachtungen haben sich aber seit der Darstellung von KORSCHULT u. HEIDER auffällig gemehrt: Erstens die, daß nach neuern Beobachtungen der Präreduktionsmodus anscheinend der häufigste ist und auch da vorkommt, wo man früher keine Reduction im Sinne WEISMANN'S, sondern eine zweimalige Längsspaltung der Chromosomen fand; ich erinnere an die Wirbeltiere und an die Phanerogamen. Und die zweite immer häufiger gemachte Beobachtung ist die paarweise Vereinigung, die sog. „Conjugation“ zweier Chromosomen vor den Reifungsteilungen. Hier erheben sich wieder mehrere Fragen: Zunächst, ist diese paarweise Vereinigung der Chromosomen eine ganz allgemeine Erscheinung und was für eine Rolle spielt sie in dem Reifungsprozeß? Es wäre also zu untersuchen, ob bei der Reduction die Chromosomen sich auch beliebig auf die Tochterzellen verteilen können, ohne

daß vorher eine mehr oder weniger ausgesprochene „Paarung“ derselben eintritt. Nun sind in neuerer Zeit drei Arbeiten erschienen, in denen der letztere Vorgang beschrieben ist: MATTIESEN (1904) gibt etwas derartiges für die Oogenese der Tricladen an, doch bin ich bei meinen eignen Untersuchungen (1906) am gleichen Objekt zu einem andern Resultat gelangt. Ferner gehören hierher die Arbeit von GOLDSCHMIDT (1905) über die Eireifung von *Zoogonus mirus* und die vorläufige Mitteilung von PRANDTL (1905) über die Reduction bei einem Infusor. Ich muß aber gestehen, daß mir die Ergebnisse der beiden Autoren noch nicht einwandfrei bewiesen scheinen. Weiterhin muß man fragen: in welchem Verhältnis stehen die verschiedenen Formen der „Chromosomen-Conjugation“ zueinander? Bei *Ophryotrocha* findet nach KORSCHULT (1895) die Paarung der Chromosomen erst in der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel statt: bei andern Objekten vereinigen sich die Chromosomen paarweise zu einer viel frühern Zeit, und zwar bei gewissen Tieren mit je einem ihrer Enden, indem die Querteilung des Chromatinfadens unterbleibt, bei andern durch Aneinanderlegen der Länge nach. Werden wir diese verschieden intensive „Conjugation“ der Chromosomen in Übereinstimmung bringen können mit den Vererbungserscheinungen? Oder werden spätere Untersuchungen eine größere Einheitlichkeit der Chromosomenpaarung und der Reifungsvorgänge im allgemeinen zutage fördern, als wir nach den bisherigen Ergebnissen zu erwarten berechtigt sind?

Ein neues Interesse haben die angedeuteten Vorgänge bei der Chromatinreduction gewonnen, als von verschiedener Seite, insbesondere von SUTTON und BOVERI, die wiederentdeckten MENDEL'schen Vererbungsregeln in Zusammenhang mit den Vorgängen bei der Chromosomenconjugation und -reduction gebracht wurden. Da die Allgemeingültigkeit der MENDEL'schen Regeln aber nicht von allen Vererbungsforschern anerkannt wurde, so entstand durch die Verknüpfung der Vorgänge am Chromatin mit den MENDEL'schen Regeln wieder ein neuer Gegensatz: Nach SUTTON und BOVERI sind die Chromosomen der reifen Geschlechtszellen Träger verschiedener Eigenschaften, also selbst essentiell oder qualitativ verschieden, während sie nach WEISMANN nur individuell verschieden sind, Iden oder Idanten darstellen.

Vorliegende Untersuchung bezweckt nun, neues Material zur Entscheidung der angedeuteten Fragen herbeizuschaffen. Es soll ferner versucht werden, durch eine Vergleichung der Entwicklung

der Chromosomen in den Spermatocyten mit der von mir (1906) schon beschriebenen in den Oocyten einen tiefern Einblick in die Bedeutung der mannigfachen Veränderungen im Kern während der Ausbildung der Chromosomen zu erlangen.

## II. Literatur.

Es ist auffallend, daß bisher über die Samenreifung bei den Turbellarien so wenig bekannt geworden ist, während doch die Eireifung derselben vielfach und zum Teil wiederholt an demselben Objekt studiert wurde. Die Samenreifung scheint zwar einer Untersuchung auf den ersten Blick größere Schwierigkeiten entgegenzusetzen wegen der verhältnismäßigen Kleinheit der Kerne, aber sie zeigte sich in vieler Hinsicht besser geeignet als die Eireifung. Was bisher meines Wissens über die Samenreifung bekannt wurde, ist Folgendes:

VAN DER STRICHT (1898) bildet einige Spermatogonien und Spermatocyten von *Thysanozoon brocchi* ab und findet als Zahl der Chromosomen in den Kernen der erstern 18, in denen der letztern 9; und zwar haben die Chromosomen der Spermatocyten die Form von offenen oder geschlossenen Ringen.

K. C. SCHNEIDER (1902) beschreibt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Histologie die Hodenbläschen von *Dendrocoelum lacteum* etwas genauer: peripher sollen nach ihm die Urogenitalzellen liegen, weiter innen die Spermatogonien; letztere sollen eine „Spermogemme“ liefern, deren Elemente die Spermatocyten und Spermatiden durch die rasch aufeinander folgenden Reifeteilungen bilden; auf die letztern geht SCHNEIDER nicht ein. Wenn SCHNEIDER sämtliche Zellen der Wand der Hodenfollikel als Ursamenzellen oder Spermatogonien deutet, so kann ich mich ihm darin deshalb nicht anschließen, weil man in den Kernen der meisten dieser Zellen die reduzierte Zahl von Chromatinschleifen findet (vgl. unten). Auch war es mir nicht möglich, bei den untersuchten Arten normale Zellengruppen in den Hodenbläschen zu finden, welche eine Deutung als „Spermogemmen“ zulassen würden.

Ein wenig eingehender behandelt N. M. STEVENS (1904) die Samenreifung und zwar bei der amerikanischen Art *Planaria simplicissima*. Da STEVENS zu ganz andern Resultaten gelangt, als ich in der vorliegenden Arbeit, und da unsere Ergebnisse sich nicht im geringsten in Einklang bringen lassen, so will ich gleich hier die



Beobachtungen von STEVENS genauer besprechen. STEVENS fand in den Spermatogonien 8 Chromosomen, in den beiden Reifungsspindeln 4, manchmal aber nur 3. Die Chromosomen der letztern sollen Yförmig sein und sich dadurch von den V- oder Uförmigen Chromosomen der Spermatogonien unterscheiden. Das Vorhandensein einer Quer- oder Reductionsteilung kann STEVENS nicht feststellen. Aus ihren beigefügten Figuren lassen sich auch keine weiteren Einzelheiten entnehmen. Bei allen von mir untersuchten Arten verläuft nun die Samenreifung ganz gleichartig, aber ganz anders als STEVENS für *Planaria simplicissima* beschreibt, auch ist die Zahl der Chromosomen bei allen von mir untersuchten Arten konstant und gleich. Aus diesen Gründen, und auch weil die Mitteilung von STEVENS sehr kurz ist, muß man vielleicht eine ausführlichere Bestätigung dieser merkwürdigen Verschiedenheit abwarten, bevor man aus ihr irgend welche Schlüsse zieht.

### III. Material und Methode.

In ausführlicher Weise untersuchte ich nur *Planaria gonocephala* DUG., während *Dendrocoelum lacteum* OERST., *Polycelis cornuta* O. SCHM. und *nigra* EHRBG. nur zum Vergleich herangezogen wurden. Alle Abbildungen sind nach Schnitten durch *Planaria gonocephala* gemacht. Die Untersuchungsmethode war dieselbe wie bei meiner Arbeit über die Eireifung des gleichen Objekts: Fixierung entweder mit heißem Sublimatgemisch nach GILSON-PETRUNKEWITSCH oder mit FLEMMING'scher Lösung. Färbung mit BÖHMER'schem Hämatoxylin und Pikrokarmin oder mit Eisenhämatoxylin nach Vorfärbung mit Bordeauxrot oder mit andern Kernfarbstoffen.

### IV. Untersuchungen.

#### 1. Entwicklung und Bau der Hodenfollikel.

Es dürfte vielleicht angebracht sein, der Beschreibung der Samenreifungsteilungen einiges über die Entwicklung und den Bau der Hodenfollikel im ganzen vorzuschicken, da in den bisherigen Arbeiten über die Anatomie der Planarien dieser Punkt weniger oder nur teilweise berücksichtigt wurde. Die Entwicklung der Hoden läßt sich leicht an Schnitten durch eine Reihe verschieden alter Planarien verfolgen, doch genügen auch schon Schnitte durch

ein einziges gerade in die Samenproduktion eintretendes Exemplar, da man in solchen neben reifen Follikeln fast immer noch andere in allen Ausbildungsstufen antrifft. Die Hoden liegen bei *Planaria gonocephala* an der dorsalen Seite des Tiers und zwar fast in seiner ganzen Längenausdehnung; nur das vordere und das hintere Ende enthält keine. Auf dem Querschnitt durch ein Tier sind jederseits von der Mittellinie bis zu 7 oder 8 Follikel zu zählen.

Die erste erkennbare Anlage eines Hodenfollikels besteht in einer Ansammlung von großen bläschenförmigen Kernen, von denen jeder von einem dichtern Plasmahof umgeben ist; die genauere Struktur derselben wird weiter unten behandelt werden. Wir haben es also hier mit jenen Zellen zu tun, von welchen nach den übereinstimmenden Angaben von v. WAGNER (1890), CHICKHOFF (1892), KELLER (1894) und CURTIS (1902) außer der Bildung der Geschlechtsorgane auch die Regeneration vor sich geht. Auch in meiner Arbeit über die Eireifung bei *Planaria gonocephala* konnte ich die Entstehung der Ovarien aus einer Zusammenlagerung dieser Zellen verfolgen. Ein näheres Eingehen auf diese theoretisch interessante Tatsache liegt außerhalb meines Themas, es sei nur kurz darauf hingewiesen, daß KELLER (1894) annimmt, daß die oben gekennzeichneten Parenchymzellen — von ihm „Stammzellen“ genannt — direkt von den Blastomeren abstammen und mit den gewöhnlichen verästelten Bindegewebszellen nichts zu tun haben. Nach KELLER muß man also annehmen, daß es nicht beliebige Zellen sind, von welchen die Regeneration und damit die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei den Planarien ausgeht, sondern gleichsam dafür aufgesparte, und daß ferner die gleichen Zellen auch alle Anlagen in sich tragen, welche sie befähigen zu Keimzellen zu werden. Die andern oben genannten Autoren, namentlich CURTIS, drücken sich über den Ursprung dieser Stammzellen nicht so bestimmt aus und weisen auf Zwischenformen zwischen ihnen und den verästelten Bindegewebszellen hin; immerhin bleibt aber noch festzustellen, ob diese Zwischenformen darauf beruhen, daß die „Stammzellen“ aus den verästelten Bindegewebszellen entstehen oder vielleicht umgekehrt. Denn letzteres muß man nach KELLER natürlich bei jeder Teilung und Regeneration der Planarien erwarten.

Die Anlage der Hoden ist erst dann deutlich, wenn die sie zusammensetzenden Zellen sich enger zusammengeschlossen haben, so wie es Fig. 1 zeigt; dieses engere Zusammenschließen beruht wahrscheinlich auf einer Vermehrung der „Stammzellen“, wenn man

auch Mitosen in den jungen Hodenanlagen ziemlich selten trifft. Eine Abgrenzung gegen das Parenchym besteht nur insofern, als das Protoplasma der Hodenzellen dichter strukturiert und stärker färbbar ist als das der Parenchymzellen in der Umgebung. Am Rand der Follikel liegen stets einige Zellen, von welchen es zweifelhaft ist, ob sie zum Hoden oder zum Parenchym zu rechnen sind. Im übrigen bilden die Zellen des Hodens selbst ein Syncytium; nur ausnahmsweise sind Zellgrenzen erkennbar in Form von Spalträumen, und diese sind dann wohl eher als Schrumpfungerscheinungen anzusehen. Wenn die Follikel heranreifen (Fig. 2), dann treten, wie auch übereinstimmend von allen Autoren angegeben wird, zuerst die in der Mitte liegenden Kerne in die Reifeteilungen ein, während die die Außenzone bildenden Kerne sich noch fortgesetzt vermehren. Durch letztern Prozeß und durch die Anlagerung neuer „Stammzellen“ nehmen die Follikel an Größe zu. Schließlich treten zwischen den in der Mitte liegenden Spermatocyten Spalträume auf, so daß zuletzt ein Follikellumen entsteht, in welchem die Zellen einzeln liegen. Fig. 2 zeigt einen Schnitt mitten durch ein Hodenbläschen dieses Stadiums: die Wand des Bläschens ist von einer vielschichtigen Lage von Zellen gebildet, im Lumen sind einige Reifeteilungen und auch schon Spermatiden zu sehen. Mit der zunehmenden Reife der Follikel nehmen diese noch weiter beträchtlich an Größe zu, so daß sie auf dem Schnitt dicht gedrängt nebeneinander liegen. Ihr Lumen wird größer, und gleichzeitig nimmt die Dicke der Wand, wenigstens stellenweise, ab, da die Neubildung von Kernen durch Teilung der „Stammzellen“ nicht gleichen Schritt hält mit dem Verbrauch an solchen zur Bildung von Spermatiden. In Fig. 3 ist ein Teil eines Schnitts durch ein ganz reifes Hodenbläschen abgebildet; an einer Stelle desselben fehlt die Wand vollkommen. Reifungsteilungen sind darin nicht mehr zu sehen, sondern nur noch Spermatiden auf verschiedenen Stadien der Umbildung zu Spermatozoen. Auf ihre auffallende büschelförmige Anordnung werde ich unten noch zu sprechen kommen. Deutliche Ausführungsgänge der Hodenbläschen habe ich ebensowenig wie die meisten der Autoren, welche sich mit der Planarien-Anatomie beschäftigt haben, erkennen können. Dagegen fand ich öfters ein Bündel Spermatozoen in gangförmigen, einer besondern Wand entbehrenden Hohlräumen des Parenchyms, welche mit den Lumina der Hodenbläschen kommunizierten.

Die meisten Reifeteilungen fand ich in Exemplaren, welche

gegen Ende des Winters fixiert waren; während der übrigen Jahreszeiten herrschten die Follikel von dem Aussehen der Fig. 3 vor.

## 2. Spermatogonien.

Ein Teil der sogenannten „Stammzellen“, welche durch ihr Zusammentreten die erste Anlage eines Hodenfollikels bilden, scheinen unmittelbar zu Spermatozyten 1. Ordnung zu werden, ohne vorher eine oder mehrere Generationen von Spermatogonien zu liefern; denn wenn die Kerne einer Hodenanlage noch ganz locker liegen, befinden sich einige von ihnen schon in dem Synapsisstadium. Ein anderer Teil der „Stammzellen“ durchläuft entweder eine oder vielleicht auch mehrere Teilungen, bevor schließlich die aus ihnen entstandenen Tochterkerne die Spermatozyten darstellen; dies wird durch das Vorkommen typischer mitotischer Teilungen in der Wand der Hodenfollikel bewiesen. In letztem Fall sind die „Stammzellen“ also als Spermatogonien zu bezeichnen, und deren Vermehrung bedingt das Wachstum der Hodenbläschen. Auch für die Entstehung der Oocyten 1. Ordnung der Planarien mußte ich (1906) die beiden Möglichkeiten annehmen. Für die richtige Beurteilung der Reifungsvorgänge ist hinsichtlich der Spermatogonien die Beantwortung folgender Fragen wichtig: 1. Sind in den ruhenden Spermatogonien die Chromosomen irgendwie an der Anordnung des Chromatins erkennbar? 2. Wieviel Chromosomen sind in den Spermatogonien vorhanden, zeigen sie Größenverschiedenheiten und welcher Art sind die letztern? 3. Wie verhalten sich die Tochterchromosomen während der Anaphase?

a) Spermatogonien im Ruhestadium (Fig. 5). Der Kern ist von rundlicher bis langgestreckter Gestalt und besitzt eine Membran, welche sich mit allen Kernfarbstoffen stark färbt. Das Chromatin ist in Form von Körnchen verteilt, welche teils der Kernmembran anliegen, teils im hell erscheinenden Kernraum ohne erkennbare Anordnung liegen. Die Körnchen sind meistens annähernd gleich groß, manchmal findet man unter ihnen auch größere Brocken. Ihre Form ist kuglig oder unregelmäßig polyedrisch. Die Zahl der Körnchen scheint nicht konstant zu sein, doch läßt sich das kaum mit Sicherheit feststellen. Ein Liningerüst konnte ich nicht erkennen. Stets ist ein sphärischer Nucleolus vorhanden, welcher von einem chromatinfreien Hof umgeben ist und meistens der Kernmembran genähert liegt; er färbt sich mit BÖHMER'schem Hämatoxylin blaßblau, mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz. Das Kernkörperchen zeigt meistens eine homogene Beschaffenheit, oft aber enthält

es eine Vacuole. In dem Protoplasma des verhältnismäßig sehr kleinen Zellkörpers sind keine weiteren Differenzierungen zu erkennen. Diese ruhenden Spermatogonien sind nur in den jüngsten Follikeln häufig, in ältern findet man sie nur noch am Rand. Sie gleichen übrigens vollkommen den oben besprochenen großen Parenchymzellen oder „Stammzellen“.

b) Teilung der Spermatogonien (Fig. 6—8). Teilungsbilder der Spermatogonien findet man viel seltner als solche der beiden Generationen von Spermatocyten, da aber die starke Größenzunahme der Hodenfollikel sich nur durch eine beträchtliche Vermehrung der Spermatogonien erklären läßt, so muß man schließen, daß die Teilung derselben sehr rasch verläuft. Die Umbildung der oben beschriebenen Chromatinkörnchen zu den Chromosomen ließ sich nicht genauer verfolgen; ebenso kann ich über das Schicksal des Nucleolus während der Ausbildung der Teilungsspindel nichts Sicheres angeben. In dem Stadium des Monasters kann man bei Polansicht mit Sicherheit 16 winklig gebogene Chromosomen zählen (Fig. 6); da dieselben nahe beisammen liegen und sich infolgedessen meistens decken, sind die Abbildungen weniger deutlich als die Präparate selbst. In Eisenhämatoxylinpräparaten sind die Chromosomen, wie Fig. 6 zeigt, häufig keulenförmig verdickt, doch tritt das bei Färbung mit BÖHMER'schem Hämatoxylin nicht hervor. Letztere Präparate lassen aber meistens eine Längsspaltung der Chromosomen erkennen. Es sind unter den Chromosomen eines Kerns deutliche Größenunterschiede vorhanden, für welche perspektivische Verkürzung oder die Annahme einer Kontraktion der einzelnen Chromosomen nicht zur Erklärung ausreicht. Ich habe aber weder das Vorkommen einer konstanten Zahl größerer und kleinerer Elemente noch das Vorhandensein je 2 gleich großer feststellen können. Die Tochterchromosomen sind während der Metaphase ungefähr halb so dick wie die Mutterchromosomen, im übrigen erscheinen aber die Chromosomen oft infolge stärkerer Färbung, namentlich in Eisenhämatoxylin-Präparaten, abnorm dick (Fig. 8). Zuweilen findet man auf Stadien, wo die Tochterchromosomen schon an die Pole gerückt sind, von dem einen oder dem andern Tochterkern aus lange, aus einzelnen Körnchen zusammengesetzte Chromatinfäden sich bis nahe an den Äquator der Spindel hin erstrecken; das scheint für eine dehnbare Beschaffenheit der Chromosomen zu sprechen. In den Tochtersternen ist die Feststellung der Zahl der Chromosomen infolge ihrer gedrängten Lagerung sehr schwierig; doch findet man

stets wenigstens annähernd die zu erwartende Zahl 16. Die auch nicht seltner zu beobachtende Teilung der großen Kerne des Parenchyms verläuft ebenso wie die der Spermatogonien; namentlich ist die Chromosomenzahl dieselbe.

c) *Anaphase*. An den Spindelpolen drängen sich die Chromosomen zu einer kalottenförmigen Masse zusammen, welche ihre Zusammensetzung aus einzelnen Chromosomen oft nur noch durch die frei hervorstehenden Enden der Schleifenschenkel erkennen läßt. Dann werden die Konturen der letztern zackig, und die Chromosomen verlängern sich zu Fäden, welche aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt erscheinen. Es tritt nun um den Tochterkern herum ein heller Raum auf; in diesem liegen also die Schleifen derart, daß die Umbiegungsstellen nach einer Seite des Kerns, die freien Enden nach der andern sehen (Fig. 9). Die Anaphase ist beendet, wenn der ganze Kernraum von einem dichten Chromatingerüst ausgefüllt ist, welches die fädige Anordnung nur noch undeutlich zeigt, so daß das Chromatin wieder in Form von Körnchen verteilt erscheint. In diesen Kernen sind natürlich die 16 Chromosomen nicht mehr zu erkennen. Der Nucleolus ist auf diesem Stadium schon wieder neu aufgetreten (vgl. unten).

Es bleibt noch zu erwähnen, daß die Centrosomen der eben geschilderten Teilungsspindel während der dicentrischen Wanderung der Chromosomen eine Teilung erfahren (Fig. 7); später vereinigen sich aber beide Hälften anscheinend wieder, denn im Stadium der Fig. 8 findet man an jedem Pol nur ein Centrosom, welches aber durch seine längliche Gestalt mehr oder weniger deutlich seinen Doppelcharakter anzeigt. Woher die Centrosomen der Spermatogonien stammen, konnte ich ebensowenig feststellen wie ihr Schicksal, wenn die Tochterkerne sich in ein Chromatingerüst umbilden. Im Zellkörper sind sie nicht mehr nachweisbar.

### 3. Erste Reifungsteilung.

Die Hauptmasse der Kerne, welche in der Wand eines heranreifenden Hodenbläschens liegen, sind Spermatocyten 1. Ordnung. Ihr Chromatin befindet sich auf den verschiedenen durch alle wünschenswerten Zwischenstufen verbundenen Umwandlungsstadien zu den Chromosomen der 1. Reifungsspindel. Den Vorgang dieser Umwandlung kann man in folgende Stadien einteilen:

a) *Jüngste Spermatocyten 1. Ordnung* (Fig. 10). Ihre Kerne sind hervorgegangen aus den Tochterchromosomen der letzten

Teilung einer Spermatogonie, welche, wie oben angegeben, durch Verlängerung und dadurch, daß sie das Aussehen einer Zusammensetzung aus einzelnen hintereinander gereihten Körnchen oder Microsomen angenommen haben, in ein Kerngerüst übergegangen sind, welches folgende Eigenschaften hat: Das Chromatin erscheint zunächst in Form von einzeln liegenden, ungefähr gleichgroßen Körnchen angeordnet, welche dicht gedrängt den ganzen Kernraum erfüllen. Eine Kernmembran ist nicht vorhanden. Zuweilen ist der Kernraum nicht vollständig mit Chromatin erfüllt, sondern es bleibt ein heller Randbezirk chromatinfrei, der meistens nur auf einer Kernseite ausgebildet ist: doch dürfte das wohl nur auf einer Schrumpfung des Chromatingerüsts oder des Zellplasmas beruhen. Wenn man nun das Chromatin genauer betrachtet, erkennt man, daß die Körnchen nicht einzeln liegen, sondern daß sie mit Nachbarkörnchen zu kurzen Fädchen aneinander gereiht sind. Auf längere Strecken lassen sich diese Fädchen aber nicht verfolgen. In Fig. 10 ist die Vereinigung der Körnchen zu Fädchen angedeutet durch hellere Partien, welche also die nicht in der Einstellungsebene liegenden und daher unscharf erscheinenden Körnchen bedeuten sollen. Ein achromatisches Kerngerüst habe ich nicht mit Sicherheit erkennen können. Der Nucleolus ist wieder, wenigstens in Eisenhämatoxylin-Präparaten, deutlich sichtbar, und auch hier meistens von einem chromatinfreien Hof umgeben, in den mit BÖHMER'schem Hämatoxylin gefärbten Schnitten wird das blasse Kernkörperchen fast immer durch das Chromatin verdeckt. Wie es sich in diesen Kernen wieder gebildet hat, konnte ich trotz aller darauf verwandten Mühe nicht herausbringen.

b) Umwandlung in das Stadium der dünnen Chromatinfäden (Fig. 11—13). In andern Kernen finden wir in der Hauptsache dieselbe Anordnung des Chromatins, mit der einzigen Ausnahme, daß die Mehrzahl der geschilderten Fädchen nach einem Punkt der Kernmembran hin gerichtet sind; in der Nähe dieses Punkts liegt das Kernkörperchen. Solange die Fädchen noch so dicht gedrängt liegen wie in Fig. 11, ist diese Anordnung nur wenig auffallend; je mehr aber die Fadenstruktur des Chromatins sich ausbildet, desto deutlicher sieht man die einzelnen Fadenabschnitte; wenigstens die meisten derselben, nach dem Nucleolus hin gerichtet (Fig. 12). Und solche Zwischenstufen führen schließlich zu Kernen, wie einer in Fig. 13 dargestellt ist: das ganze Chromatin ist in Form einer Anzahl von Fäden vereinigt, deren Zahl sich mit Sicherheit nicht angeben läßt, doch mögen es zwischen 10 und 20 sein.

Nur davon konnte ich mich überzeugen, daß die einzelnen Fäden sich nicht zu einem zusammenhängenden Spirem vereinigen, sondern es sind freie Endigungen vorhanden; und zwar bestehen die Fäden mindestens in sehr vielen Fällen aus einer Schleife, deren freie Schenkel nach dem Nucleolus hin gerichtet sind, während die Umbiegungsstelle nach der entgegengesetzten Seite sieht. Die einzelnen, kleinern, scheinbar nicht zu einem Faden gehörenden Chromatinkörperchen, welche man in Fig. 13 sieht, gehören dennoch zu solchen, nur waren sie in dem Gewirr von Fäden nicht weiter zu verfolgen; überhaupt konnten in keiner der Figuren dieses Stadiums alle Fadenschleifen eingezeichnet werden. Fig. 14 stellt einen optischen Querschnitt durch eine ähnliche Spermatoocyte dar, wobei die Schnittebene so gelegt zu denken ist, daß sie die Schleifenschenkel senkrecht trifft. Die Punkte der Fig. 14 sind also die Querschnitte der einzelnen Schleifenschenkel. Im Präparat ist das Bild nicht so deutlich, da die meisten Schenkel in Wirklichkeit mehr oder weniger schräg zur Schnittebene verlaufen und daher die nicht in der Einstellungsebene befindlichen Fadenteile ebenfalls noch, aber unscharf, sichtbar sind. Man sieht in Fig. 14 nun 32 Punkte, bei anderer Einstellung ist die Zahl etwas größer oder kleiner, immer aber etwa 30. Nehmen wir an, daß in einem Kern dieses Stadiums 16 Schleifen vorhanden sind, so müßten wir auf einem Schnitt durch ihn, welcher die Schenkel aller Streifen einmal trifft, gerade 32 Punkte zählen können; würde eine Schleife mehrmals getroffen sein oder eine gar nicht, so würden wir natürlich entweder mehr oder weniger Punkte finden.

c) Umwandlung in das Stadium der dicken längsgespaltene Chromatinfäden. — Synapsis (Fig. 15—22). Zwischen den oben beschriebenen Kernen finden sich zahlreiche andere, welche sofort dadurch auffallen, daß ihre Chromatinschleifen nicht dünn und einfach, ferner in so großer Zahl vorhanden sind, sondern dicker, ungefähr doppelt so dick wie die oben beschriebenen, ferner längsgespalten und in viel geringerer Anzahl vorhanden. Diese sind nun deshalb als die Kerne weiter entwickelter Spermatoocyten aufzufassen, weil die allmähliche Umwandlung ihrer Chromatinschleifen in die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsspindel in allen Zwischenstufen verfolgt werden kann. Es handelt sich nun darum, festzustellen, wie aus den dünnen Schleifen die dicken längsgespaltene hervorgehen, und das läßt sich, obwohl die Zwischenstufen nicht häufig und daher mir lange Zeit entgangen sind, mit



Sicherheit erreichen. Zunächst kann man konstatieren, daß sich keine Kerne finden, deren Chromatinfäden hinsichtlich ihrer Dicke zwischen den dünnen ungespaltenen und den dicken längsgespaltenen Fäden stehen, sondern es sind immer nur entweder die einen oder die andern vorhanden. Man sieht aber nicht selten Kerne, welche sowohl die dicken längsgespaltenen wie die dünnen ungespaltenen aufweisen, und häufig verlaufen in solchen Kernen je 2 dünne Fäden einander parallel oder setzen sich gemeinsam in einen dicken längsgespaltenen Faden fort. Fig. 15 zeigt 2 nebeneinander liegende derartige Kerne, in denen ich aber die Fäden nicht ganz verfolgen konnte, da es deren immer noch sehr viele sind und sie noch ziemlich wirr durcheinander liegen. Aus diesen Beobachtungen scheint mir nun hervorzugehen, daß die dünnen Fadenschleifen sich nicht allmählich verdicken und dann der Länge nach teilen, sondern die dicken längsgespaltenen Chromatinfäden sind entstanden durch Zusammenlegen von je 2 dünnen Schleifen. Noch andere Beobachtungen sprechen für diese Auffassung: Fig. 17 stellt einen Kern dar, welcher nur die dicken Chromatinschleifen enthält; da der Kern nur etwa  $6-7 \mu$  dick ist, so ist er, wie sehr viele andere, in jedem Präparat durch das Mikrotommesser nicht verletzt, da die Schnittdicke  $7,5$  und  $10 \mu$  betrug. Da nun die dicken Schleifen lange nicht mehr so dicht gedrängt liegen wie die dünnen, so kann man in solchen Kernen ihre Zahl mit Sicherheit feststellen dadurch, daß man einen derartigen Kern mit dem Zeichenapparat genau kopiert. Man kann sich nun überzeugen, daß es gerade 8 Schleifen sind. Um diese Zahl besser übersehen zu können, sind von den 8 Schleifen eines Kerns 4 in Fig. 18 und die andern 4 in Fig. 19 abgebildet. So deutlich ist natürlich die Zahl der Schleifen nicht immer festzustellen; infolge Durchschneidens eines Kerns oder ungünstiger Lage desselben (Fig. 16) ist es in den meisten Fällen unmöglich, sie festzustellen. Auch die dicken längsgespaltenen Fäden stellen also, wie die dünnen des vorhergehenden Stadiums, Schleifen dar, deren Schenkel nach einer Stelle des Kerns konvergieren, während die Umbiegungsstellen nach der entgegengesetzten Seite sehen. Ferner kann man sich hier noch besser wie auf dem vorher geschilderten Stadium überzeugen, daß die Schleifen kein zusammenhängendes Spirem bilden, sondern isolierte Fadenstücke sind. In Fig. 20 ist ein Kern von der Seite gesehen gezeichnet, nach welcher die Schleifenenden konvergieren; man sieht hier zwar nicht die zu erwartende Zahl von 16 freien Fadenenden, aber doch 15, und das

läßt sich ja dadurch erklären, daß ein freies Ende nicht so weit reicht wie die andern oder zufällig verdeckt wird. Fig. 21 u. 22 zeigen 2 Kerne des gleichen Stadiums, die Abbildungen sind zu verstehen wie die oben erklärte Fig. 14. Man findet hier aber nicht ungefähr 32 Fadenquerschnitte, sondern nur ungefähr die Hälfte, nämlich 16 oder 17. Die eben angeführten Beobachtungen sprechen natürlich sehr dafür, daß sich die Zahl der Schleifen reduziert hat, und zwar von 16 auf 8, und das muß ja eintreten, wenn die Chromatinfäden sich paarweise aneinander legen. In meiner Untersuchung über die Entwicklung der Chromosomen in den Oocyten von *Planaria* habe ich die Möglichkeiten, wie die Verminderung der Chromatinfäden von 16 auf 8 zustande kommen kann und wie daher die dicken längsgespaltene Chromatinschleifen sich bilden können, ausführlich erörtert. Und die dort angeführten Überlegungen haben meines Erachtens auch für die Entstehung der Doppelfäden in den Spermatocyten vollständige Gültigkeit. Wir können daher zusammenfassend sagen, daß sich auch in den Spermatocyten der Planarien je 2 dünne Fadenschleifen der Länge nach zu einem dicken Doppelfaden aneinander legen, sodaß aus 16 Einzelfäden 8 Doppelfäden entstanden sind. Diese paarweise Vereinigung zweier Chromosomen, denn als solche müssen wir die Einzelfäden auffassen, stellt das Synapsisstadium dar.

Die Längsspalte der Chromosomen ist in einigen der Kerne recht deutlich zu sehen, z. B. in Fig. 18 und 19; die Fäden sehen oft aus, als ob sie aus einer großen Zahl sehr kleiner Kettenglieder zusammengesetzt seien, so wie sie z. B. auch SCHOECKAERT (1902) für die Oocyten von *Thysanozoon brocchii* beschrieben hat. In andern Kernen, z. B. in Fig. 17, ist die Längsspalte fast oder gar nicht zu sehen. Obwohl dies in den meisten Fällen auf etwas zu intensiver Färbung beruhen dürfte, möchte ich doch annehmen, daß die Einzelfäden sich zu einer gewissen Zeit dichter aneinander legen als später; denn mit der weitem Ausbildung der Doppelchromosomen wird, wie unten zu zeigen ist, diese innigere Vereinigung wieder rückgängig gemacht. Es ist noch nachzutragen, daß man eigentlich erwarten sollte, in den quergetroffenen Doppelfäden der Fig. 21 u. 22 eine Spalte zu finden; bei genauer Betrachtung der Präparate glaubt man auch tatsächlich eine solche zu sehen, aber sie läßt sich in der Zeichnung schwer ohne Übertreibung wiedergeben.

Endlich sind an den Figg. 17—19 noch die auffallenden Unterschiede in der Länge der Doppelfäden eines Kerns zu bemerken;

besonders auffallend ist das in Fig. 18 u. 19 zu sehen. Die kürzern Fadenschlingen sind ebenso dick wie die längern, und wenn man daher eine verschieden starke Kontraktion als Ursache der Längenunterschiede ansehen wollte, so müßte diese Kontraktion ohne Dickenzunahme der Fäden vor sich gehen. Vergleicht man Fig. 18 u. 19 mit Fig. 17, so kann man aber auch keinen Anhaltspunkt für die Annahme finden, daß die Größenunterschiede zwischen den Schleifen in jedem Kern gleich und konstant sind; allerdings lassen sich diese nicht messen, sondern nur schätzen.

d) Das Schicksal des Nucleolus (Fig. 23—25). Das Kernkörperchen ist, wie schon erwähnt, in allen mit BÖHMER'schem Hämatoxylin (und auch mit andern Kernfarbstoffen) behandelten Schnitten infolge seiner blassen Färbung durch das dicht gedrängte Chromatin meistens verdeckt, namentlich dann, wenn das Chromatin in Fadenform angeordnet ist; nur in Eisenhämatoxylin-Präparaten ist es noch im Stadium der Synapsis deutlich erkennbar. Bei sehr starker Schwärzung des Chromatins tritt der Nucleolus aber auch hier nicht hervor, teils weil er vom Chromatin verdeckt wird, teils weil er von einem optischen Fadenquerschnitt nicht mit Sicherheit unterschieden werden kann. Er hat nun die bemerkenswerte Eigenschaft, die tiefschwarze Färbung auch dann noch beizubehalten, wenn durch die Differenzierung mit der Eisensalzlösung das Chromatin vollkommen entfärbt ist. Seine Veränderungen lassen sich daher an solchen Präparaten gut verfolgen, in denen alles nur noch die Bordeauxfarbe hat mit Ausnahme des tiefschwarzen Nucleolus (Fig. 23—25). In dem Stadium der Spermatocyten, wo das Chromatin noch nicht die oben beschriebenen dünnen Schleifen bildet, ist der Nucleolus stets einheitlich (Fig. 23). Im Stadium der dünnen Chromatinschleifen liegt er immer in der Nähe der freien Schleifenenden und zeigt hier häufig eine Einschnürung, also den Beginn einer Zweiteilung (Fig. 24). Haben sich die dünnen Schleifen paarweise zu den dicken vereinigt, so ist das Kernkörperchen fast immer in 2 nebeneinander liegende kuglige Körnchen zerfallen (Fig. 25). Die Teilung kann aber auch schon auf viel frühern Stadien eintreten. Was weiter mit dem Nucleolus geschieht, ließ sich nicht feststellen, vielleicht leitet sich das im Zellplasma der Fig. 18 liegende Körnchen von einem der Teilstücke ab. Diese scheinen also aus dem Kern entfernt zu werden.

e) Ausbildung der Chromosomen (Fig. 26—41). Die Kerne, deren „dicke“ Chromatinschleifen keine Andeutung einer

Längsspaltung zeigen, wie Fig. 17, sind verhältnismäßig selten. In den meisten ist die Längsspalte sehr deutlich, und solche Kerne leiten vermittelt aller erdenklichen Übergangsstufen zu jenen über, in welchen 8 je ein Fadenpaar darstellende Chromosomen zu finden sind. Die Längsspalte wird dadurch deutlicher, daß sich die Einzelfäden auf längere Strecken voneinander trennen. In Fig. 28 sind einige der Fäden eines solchen Stadiums abgebildet, ebenso in Fig. 27. Während also die Doppelfäden vorher aus zahlreichen, ziemlich gleich großen, aber sehr kleinen Kettengliedern zusammengesetzt erschienen, haben sie jetzt die Form einer Kette mit größeren, unregelmäßigen und ungleich großen Gliedern. Noch auf dem Stadium der Fig. 17—19 waren die Schleifen deutlich aus Microsomen zusammengesetzt; dieses Aussehen verlieren sie jetzt und gehen gleichzeitig eine Reihe anderer Veränderungen ein: Erstens werden ihre Konturen glatt, zweitens nehmen sie beträchtlich an Dicke zu und drittens geht damit Hand in Hand eine Verkürzung der Schleifen; man hat dabei oft den Eindruck, als ob die freien Enden der Schleifen an der Stelle, nach welcher sie konvergieren, festgehalten werden, so daß sich das gesamte Chromatin nach dieser Seite des Kerns zusammendrängen muß. Diese Konzentrierung des Chromatins ist zuweilen so stark, daß ein unentwirrbarer Knäuel entsteht, in welchem die einzelnen Doppelfäden nicht mehr zu erkennen sind. Es muß zweifelhaft bleiben, ob diese Zusammendrängung zu den normalen Entwicklungsvorgängen des Chromatins gehört oder ob es nicht entweder ein pathologisches Vorkommnis (Degenerationserscheinung) oder ein Kunstprodukt ist. Aus der Beobachtung, daß diese dichten Knäuel in manchen Präparaten gehäuft vorkommen, möchte ich auf letzteres schließen. Auch JANSSENS (1905) ist der Ansicht, daß die Zusammenballung des Chromatins in den Kernen, das Synapsisstadium verschiedener Autoren, auf einer ungenügenden Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit beruht.

Bisher hatten die Doppelchromosomen noch dieselbe Anordnung wie früher, die Enden nach einem Punkt gerichtet, die Umbiegungsstellen nach der entgegengesetzten Seite. Diese Anordnung geht nun verloren. In Fig. 30 kann man annähernd 8 Doppelfäden unterscheiden, welche ziemlich regellos im Kernraum verteilt sind. In den Spermatozyten dieses Stadiums beginnt aber auch die helle Kernvacuole, in welcher das Chromatin bisher alle seine Veränderungen durchgemacht hat, zu schwinden, und dadurch kommen die Doppelfäden in das Zellplasma selbst zu liegen. Eine Kernmembran war,

wie oben schon erwähnt, in den Spermatocyten zu keiner Zeit zu sehen.

Wenn die Chromatinelemente sich auf diese Weise in der Spermatocyte unregelmäßig verteilen, stellen sie Doppelfäden dar, deren beide Einzelfäden 1, 2 oder 3mal umeinander herumgewickelt sind; die Enden der beiden Einzelfäden sind meistens nicht miteinander verklebt. Von einer Längsspaltung innerhalb der Einzelfäden ist (wenigstens bei *Planaria gonocephala*) nichts zu erkennen.

Nun beginnen eine Reihe von Umformungen, wie sie auch schon von andern Objekten mit heterotypischen Teilungsfiguren beschrieben wurden. Der Ausgangspunkt ist die Form der eben beschriebenen Fadenpaare, das Endstadium wird von den Chromatinelementen der Äquatorialplatte der 1. Reifungsteilung dargestellt. Dazwischen liegen eine Menge von Übergangsformen, von welchen die charakteristischsten in der Textfigur A zusammengestellt sind. Es kommen zunächst die schon geschilderten umeinander gewickelten Fadenpaare mit freien oder verklebten Enden vor (a und b). Weiter finden sich Fadenpaare, welche sich mit ihren Enden nur noch überkreuzen (c) oder sich überhaupt nur noch an einer Stelle anliegen (d).

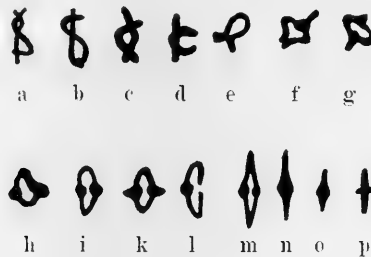


Fig. A.

Dann kommen die bekannten Ringfiguren vor, entstanden dadurch, daß die Einzelfäden mit ihren Enden verkleben: die Verklebungsstelle zeigt entweder noch deutlich die Zusammensetzung aus zwei Enden, oder sie stellt nur eine knopfförmige Verdickung des Rings dar. Diese Ringfiguren sind entweder unregelmäßig (e bis h), oder, wenn sich die Spermatocyte der Ausbildung der Äquatorialplatte nähert, regelmäßig geformt (i und k). Der Längsdurchmesser dieser Figuren schneidet die Mitten zwischen den Verklebungsstellen, derjenige der frühern Figuren (c bis f) die Verklebungsstellen selbst. In der Äquatorialplatte findet man die Chromosomen meistens als

sehr langgestreckte und spitzausgezogene Gebilde, welche nur manchmal noch ein Lumen erkennen lassen (m bis p). Zuweilen ist die eine Verklebungsstelle vorzeitig aufgerissen (l). Etwas anders erscheinen die Chromosomen in den mit Eisenhämatoxylin überfärbten Schnitten (Fig. 33); sie sind viel dicker und plumper als die normal gefärbten; je zarter gefärbt wird, desto graziler erscheinen sie. Komplizierter sehen die Chromosomen natürlich dann aus, wenn man sie in Polansicht zu sehen bekommt.

Es fragt sich nun, ob alle im Vorstehenden beschriebenen Chromatinfingern Etappen eines Umbildungsprozesses der umeinander gewickelten Fadenpaare in die spitz ausgezogenen Ringe der Äquatorialplatte sind, welches die Reihenfolge der Stadien ist, ferner ob nicht vielleicht einige der Figuren Kunstprodukte sind. Im allgemeinen ist letzteres wohl nicht der Fall, und es werden in der Hauptsache, wie von SCHOCKAERT (1902) und andern Autoren angegeben wurde, zwei Faktoren sein, welche ihre Form bestimmen: erstens die Adhäsion der Einzelfäden an ihren Enden und zweitens der Zug der Spindelfasern. Es scheint mir aber zweifelhaft, ob die beiden Faktoren allein zur Erklärung genügen, denn schon das Vorkommen der umeinander gewickelten Fadenpaare und ihr Umbildungsprozeß, bevor sie sich in der Äquatorialebene anordnen, machen es wahrscheinlich, daß auch innerhalb der Chromosomen selbst irgend welche formbestimmende Eigenschaften vorhanden sind. Die Reihenfolge der Chromatinfingern in dem Umbildungsprozeß ist wahrscheinlich die in der Textfig. A eingehaltene; denn je zerstreuter die Chromosomen noch in der Spermatocyte liegen, desto häufiger finden sich die am Anfang der Reihe stehenden Formen, und je mehr sich die Spermatocyte der Ausbildung der Äquatorialplatte nähert, desto zahlreicher sind die langgestreckten Ringe vorhanden. In der fertigen 1. Reifungsspindel sind endlich nur solche zu sehen (Fig. 34 u. 35).

Ein eigenartiges Verhalten der Chromosomen zeigt Fig. 36, welches nicht so ganz selten ist und ein Licht auf die Zusammensetzung der Chromosomen wirft; Fig. 36 stellt eine Spermatocyte im Stadium der Äquatorialplatte dar; es sind nur 6 Chromosomen eingezeichnet, da die andern das Bild undeutlich machen würden. 4 dieser Ringe sind sehr stark verlängert, zugleich sind sie schwächer gefärbt und sehen aus, als ob sie aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt seien. Ich glaube, man darf annehmen, daß sie durch Zug der Spindelfasern oder sonst irgendwie gedehnt sind und infolge dieser Dehnung

wieder die Zusammensetzung aus Microsomen zeigen, welche die Chromatinschleifen vor ihrer Verkürzung aufwiesen. Etwas ähnliches konnte man auch bei der Teilung der Spermatogonien beobachten (s. o.), und man darf daher vielleicht aus dieser Dehnung und aus der Kürze, welche die Tochterchromosomen später nach der Teilung der Ringe zeigen, auf eine elastische Beschaffenheit der Chromosomen schließen, welche ihnen gestattet, sich nach einer erlittenen Dehnung wieder zu verkürzen. Eine gleiche Vermutung äußert auch SCHOCKAERT (1902).

f) Größenunterschiede der Chromosomen. In Fig. 30 bis 35 sind entweder alle oder einige der Chromosomen einer Spermatocyte 1. Ordnung in ihrer natürlichen Lage gezeichnet, und in Fig. 37—41 sind alle Chromosomen einiger anderer Spermatocyten der bessern Übersicht halber nebeneinander abgebildet. Ein Blick auf diese Figuren zeigt nun ohne weiteres die auffallenden Größenunterschiede zwischen den Chromosomen eines und desselben Kerns. Zum Teil beruhen dieselben, wie besonders aus der Fig. 36 zu ersehen war, vielleicht auf einer verschieden starken Kontraktion. Diese allein kann aber die Größenunterschiede schwerlich bewirken, wie z. B. aus einer Vergleichung des größten Chromosoms der Fig. 37 mit dem kleinsten hervorgeht. Ferner spielt dabei auch die scheinbare Verkürzung der Chromosomen infolge ihrer verschiedenen Orientierung zur Schnittebene eine Rolle; um diesen Faktor soweit als möglich auszuschließen, habe ich vermieden, die Chromosomen solcher Spermatocyten abzubilden, die in Polansicht gesehen sind. Die Größenunterschiede sind nun so stark, daß nicht von der Hand gewiesen werden kann, daß sie wirkliche, nicht nur scheinbare sind. Damit stimmt auch das überein, was über die Chromosomen der Spermatogonien und über die dicken längsgespaltenen Chromatinschleifen der Spermatocyten im Synapsisstadium gesagt wurde. Eine andere Frage ist aber die, ob bei unserm Objekt in jeder Zelle gleichstarke, also konstante Größenunterschiede zu erkennen sind, und meines Erachtens sind solche bei den Planarien auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit nicht zu beobachten. Wohl kann man überall eine Gruppe größerer Chromosomen und eine kleinerer auseinanderhalten; aber 1. sind immer Übergänge zwischen beiden Gruppen vorhanden, und 2. ist in der einen Spermatocyte die eine Gruppe zahlreicher, in einer zweiten die andere. Schließlich fällt noch auf, wenn man die Figg. 37 u. 38 hinsichtlich der Größe der Chromosomen vergleicht, daß in der ersten Figur die Chromatin-

elemente durchschnittlich kleiner sind als in der zweiten; selbstverständlich sind alle Figuren genau bei derselben Vergrößerung gezeichnet. Die abnorme Massigkeit der Chromosomen der Fig. 33 ist, wie ich schon erwähnt habe, auf Rechnung der Überfärbung mit Eisenhämatoxylin zu setzen.

g) Teilung der Chromatinringe (Fig. 42). Die Teilungsbilder der Ringe trifft man relativ sehr selten, daher dürfte diese Phase sehr schnell vor sich gehen, da die Tochtersterne wieder beinahe ebenso massenhaft in den Präparaten zu sehen sind wie das Stadium der Äquatorialplatte. Die Ringe teilen sich, indem sich ihre Hälften an den Verklebungsstellen, welche stets noch zu erkennen sind, voneinander lösen. Oft ist die eine Verklebungsstelle schon gelöst, während die andere noch festhält (Fig. 34). Fig. 42 zeigt eine sich teilende Spermatoocyte 1. Ordnung, in welcher alle Ringhälften sich schon voneinander gelöst haben und etwa V-förmige Gebilde darstellen, die sich während der Polwanderung verkürzen. Leider sind diese Stadien sehr unübersichtlich, so daß ich keine vollkommenen Bilder geben kann. In Fig. 42 sind auf der einen Seite 8, auf der andern 7 Chromosomen sichtbar. Stets findet man schon während der dicentrischen Wanderung eine Andeutung einer Längsspaltung der Ringhälften, daran kenntlich, daß die V-förmigen Chromosomen nicht 2 freie Enden zeigen, sondern deren 4 oder wenigstens 3. In Fig. 42 ist das bei 4 der Chromosomen deutlich der Fall und kann daher nicht darauf beruhen, daß 2 zufällig nebeneinander liegende Chromosomen ein einziges längsgespaltenes Element vortäuschen. Einmal sah ich auch die Längshälften der Chromosomen schon während der Metaphase vollkommen getrennt; leider aber habe ich versäumt, die betreffende Stelle im Präparat aufzuschreiben, und später konnte ich sie nicht wieder finden. Weder an den Einzelfäden der spätern Synapsisstadien noch an den Ringen war mit Sicherheit eine Längsspaltung zu bemerken, während ich dies in den Oocyten des gleichen Objekts sehr deutlich konstatieren konnte.

h) Die Centrosomen. Auf die achromatische Figur näher einzugehen, liegt nicht im Thema dieser Arbeit. Es gelang mir auch nicht, die Centrosomen mit Sicherheit zu erkennen, bis die Chromosomen in der Äquatorialebene angeordnet waren. Auf frühern Stadien konnte ich nur in einzelnen Fällen im Plasma Körnchen finden, welche man als Centrosomen ansprechen könnte, ohne daß ich aber dafür sichere Beweise anzuführen imstande bin. An den



Spindelpolen sind die Centrosomen sichtbar als ein kleines, etwas längliches Gebilde, von dem die nur undeutlich erkennbaren Spindel-fasern ausgehen. In spätern Stadien der 1. Reifungsteilung hat sich jedes Centrosom in 2 Körnchen geteilt.

#### 4. Zweite Reifungsteilung.

Am Ende der Metaphase der 1. Reifungsteilung sind die Vförmig gestalteten Ringhälften dicht an den Spindelpolen zusammengedrängt und lassen wenigstens bei der Ansicht von der Seite weder die Zahl noch die Längsspaltung der Chromosomen erkennen, so daß ein ganz ähnliches Bild entsteht wie am Schluß der Teilung einer Spermatogonie. Ein Ruhestadium schließt sich an die 1. Reifungsteilung nicht an, sondern die Chromosomen verkürzen sich und bilden dann sofort die Äquatorialplatte der 2. Reifungsteilung. Dabei rücken die Chromosomen wieder etwas auseinander, so daß man in Polansicht meist recht gute Bilder erhält; man findet dann 8 doppelte Chromatinelemente (Fig. 43 u. 44), welche recht komplizierte und mannigfache Figuren bilden, so daß ihre Deutung ohne die Kenntnis der schon während der vorhergegangenen Metaphase aufgetretenen Längsspaltung der Ringhälften sehr schwierig sein würde. Häufig sind 2 kurze, nebeneinander liegende Stäbchen vorhanden (2 der Chromosomen in Fig. 43 und Textfig. Ba). Man könnte sich diese



Fig. B.

leicht dadurch entstanden denken, daß das Vförmige Chromosom an der Knickungsstelle quergeteilt wurde, wie VAN DER STRICHT (1898) es z. B. bei der Eireifung von *Thysanozoon brocchi* annahm. Eine genauere Prüfung zeigt aber fast stets, daß die Form der geraden Stäbchen nur vorgetäuscht wird und daß es sich um zwei nebeneinander liegende, gebogene oder Vförmige Gebilde handelt; sie erscheinen deshalb stäbchenförmig, weil sie sehr kurz sind und ungünstig liegen. In andern Fällen sieht man die beiden nebeneinander liegenden gebogenen Stäbchen deutlicher, wenn man sie nämlich schräg von der Seite zu Gesicht bekommt (1 Chromosom der Fig. 43). Ferner kommen auch Doppelchromosomen vor, welche ebenfalls zuerst den Eindruck hervorrufen, als ob sie durch Querteilung eines V

entstanden seien (Textfig. Bb); es sind aber auch hier die durch Längsspaltung entstandenen Hälften derselben, also wieder Vförmige Chromosomen, deren Schenkel einen größeren Winkel bilden und die sich mit nur einem ihrer Schenkel noch anliegen. Noch schwieriger sind auf den ersten Blick solche Gebilde zu deuten, welche aus 4 im Quadrat nebeneinander liegenden Körnchen zu bestehen scheinen und so ganz den Eindruck einer Vierergruppe machen (Textfig. Bg). Durch Heben oder Senken des Tubus kann man aber stets feststellen, daß die 4 Körnchen paarweise zusammenhängen und daß es sich auch hier nur um 2 nebeneinander liegende Vförmige Tochterchromosomen handelt, deren Enden die 4 Körnchen der scheinbaren Tetrade vortäuschen, wenn nur sie eingestellt sind. Sehr häufig sind ferner mehr oder weniger regelmäßige Kreuze (Textfig. Bf): Sie würden die Deutung zulassen, daß sie durch paarweises Aneinanderlegen der Vförmigen Ringhälften an ihren Knickungsstellen nach der 1. Reifungsteilung entstanden seien. Nimmt man aber das an, so würde man z. B. in Fig. 43 zu viel Chromosomen zählen, mehr als 8. Daher muß man sie so deuten, daß sie die 2 durch Längsspaltung entstandenen Tochterchromosomen der 2. Reifungsteilung darstellen, welche an der ursprünglichen Knickungsstelle ihres Mutterchromosoms noch eine Zeitlang zusammenhängen. In andern Fällen haben sich die Tochterchromosomen schon ganz getrennt und bilden ebenfalls Kreuze, aber dadurch, daß sie schräg übereinander liegen (Textfig. Be). Außer diesen sehr häufigen und charakteristischen Chromatinfiguren kommen noch viele andere und sehr mannigfache vor, welche sich aber immer auf die eine oder andere Weise als durch Längsspaltung entstanden erklären lassen. Um zusammenzufassen, sind also die 16 Einzelchromosomen der Äquatorialplatte der 2. Reifungsteilung als die Tochterchromosomen der 8 Ringhälften aufzufassen, und zwar sind sie aus diesen durch eine Längsspaltung entstanden, wie dadurch bewiesen wird, daß 1. schon während der Metaphase der vorhergehenden Teilung eine Längsspaltung mehr oder weniger deutlich auftritt und 2. in der Äquatorialplatte wenigstens ein großer Teil der 16 Tochterchromosomen die Vförmige Gestalt noch zeigt, welche sie infolge ihrer Entstehung durch eine Längsspaltung haben müssen. Es fällt bei der Betrachtung dieser 16 Tochterchromosomen auf, daß sie so dick sind; dies ist aber erklärlich aus der beträchtlichen Verkürzung, welche die Ringhälften, ihre Mutterchromosomen, erfahren. Von der

Seite bekommt man keine übersichtlichen Bilder der 2. Reifungsteilung, da hierzu die Chromosomen doch zu dicht liegen.

Die schon an den Schleifen des Synapsisstadiums und an den Ringen deutlich erkennbaren Größenunterschiede der Chromosomen eines und desselben Kerns sind auch hier noch im gleichen Maßstabe zu sehen. Auch die Verschiedenheit in der Größe der Chromosomen verschiedener Kerne, die oben erwähnt wurde, ist hier zuweilen recht auffallend (Fig. 43 u. 44).

Nachdem die Tochterchromosomen sich voneinander getrennt haben, wandern sie nach den Spindelpolen; ihre V-förmige Gestalt ist dort noch bald mehr bald weniger deutlich erkennbar (Fig. 45 u. 46). Schließlich drängen sich auch hier wieder die Chromosomen zu einer halbkugligen Masse zusammen, welche sich von den ähnlichen Stadien am Ende der Teilung einer Spermatogonie oder Spermatocyte 1. Ordnung leicht durch ihre geringere Größe unterscheidet. Die Teilungsbilder der Spermatocyten 2. Ordnung sind weitaus die häufigsten, welche man in den heranreifenden Follikeln antrifft.

Wie sich die Centrosomen der 2. Reifungsteilung von denen der 1. ableiten, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Wahrscheinlich werden durch die oben erwähnte Teilung der Centrosomen an den Spindelpolen die beiden Centrosomen der Spermatocyte 2. Ordnung gebildet.

### 5. Spermatiden und Ausbildung der Spermatozoen.

Auf die histogenetische Ausbildung der reifen Spermatozoen bin ich nicht näher eingegangen, da das Objekt für diesen Zweck zu ungünstig ist. Daher will ich nur das wenige anführen, was ich nebenbei fand und was in der Literatur nicht erwähnt ist. Dagegen dürfte es nicht uninteressant sein, über die Veränderungen des Zelleibs der Spermatiden etwas zu berichten, da diese die Ernährung der Spermatiden zum Zweck zu haben scheinen und ähnlichen Vorgängen bei andern Tieren analog sind.

a) Ernährung der Spermatiden. Nach Durchschnürung der Spermatocyte 2. Ordnung hat die Spermatidenzelle eine rundliche oder ovale Gestalt und liegt frei in dem Lumen des Hodenfollikels. Dann streckt sich die Zelle, um zuerst lang oval und schließlich sehr lang und schmal zu werden. Wenn sie diese Form erreicht hat, befindet sich der Kern ganz an dem einen Ende der Zelle, und diese selbst liegt nicht mehr frei im Follikellumen,

sondern mehrere Zellen, bis zu 30 und mehr, sind zu einem Büschel vereinigt. Ihre kernfreien, konvergierenden Enden sitzen einer Stelle der Follikelwandung auf, während die kernhaltigen Enden, frei in das Lumen hineinragend, strahlenförmig divergieren (Fig. 4). Dabei sitzt ein solches Spermatidenbüschel nicht einer sogenannten Fußzelle auf, sondern steht nur in Berührung mit dem Plasma der die Follikelwand bildenden Spermatocyten. In dem Übersichtsbild (Fig. 3) sind die Spermatidenbüschel teils längs, teils quer oder schräg getroffen, daher das verschiedene Aussehen. Es ist einleuchtend, daß durch die Anlagerung der Spermatiden an die Wand die Zufuhr von Nährmaterial zu ihnen ermöglicht wird, und man kann als Beweis für diese Auffassung geltend machen, daß die Verlängerung der der Wand angehefteten Spermatiden zugleich eine Vergrößerung der Zellen darstellt. In seltenen Fällen aber scheinen die Spermatiden keine solche Lagerung einzunehmen, denn man findet ab und zu im Follikellumen eine größere kuglige Plasmamasse, um welche, teilweise noch in ihr steckend, zahlreiche halb oder ganz reife Spermatozoen herumgewickelt sind. Es scheint sich hier also um eine Anzahl von Spermatiden zu handeln, die sich zu einem Klumpen vereinigt haben. --- Von diesen Plasmakugeln sind andere zu unterscheiden, welche mehrere, ungefähr 2—8 Kerne in allen Stadien der Degeneration mit Auflösung des Chromatins im Plasma enthalten. Diese Kerne gleichen, wenn sie noch nicht zu stark degeneriert sind, den Spermatocyten oder den Spermatiden. Eine ernährende Bedeutung haben diese degenerierenden Zellen wohl nicht, denn es wäre schwer zu erklären, wie ihr Material von den Spermatiden aufgenommen werden könnte. In den Ovarien des gleichen Tiers fand ich aber Zellen, für welche eine Bedeutung als Nährmaterial wahrscheinlich ist.

b) Bemerkungen über die Ausbildung der Spermatozoen. Die halbkuglige, dichte und dunkel gefärbte Chromatinmasse, welche von den Tochterchromosomen der 2. Reifungsteilung gebildet wird, geht unter den gleichen Vorgängen, welche für die Anaphase der Spermatogonien geschildert wurden, in einen sphärischen Kern mit lockerm, fädig angeordnetem Chromatin über (Fig. 47 u. 48). Durch Verkleinerung des Kerns und Verdichtung des Chromatingerüsts entsteht eine kuglige, intensiv und homogen sich färbende Chromatinmasse, welche in einem hellen Hof liegt. Weiterhin wird der Kern birnförmig; sein spitzes Ende liegt dicht an der Oberfläche der Zelle. Solange das Chromatin noch locker angeordnet war,

konnte man bei Eisenhämatoxylin-Färbung in den meisten Fällen 2 kleine Körnchen erkennen, welche fast immer auf entgegengesetzten Seiten des Kerns liegen. Wenn der Kern birnförmig geworden ist, liegt an seinem spitzen Ende ein Körnchen, welches die schwarze Farbe länger beibehält als das Chromatin (Fig. 49). Manchmal schien es, als ob an dieser Stelle nicht 1, sondern 2 Körnchen lägen, ein dem Kern unmittelbar angelagertes und ein mehr peripher gelegenes; von letzterm schien dann oft ein kurzes blasses Fädchen auszugehen. Weiter habe ich die beiden Centrosomen, welche in diesen Körnchen wohl zu suchen sind, nicht verfolgen können. „Nebenkörper“ (WALDEYER, 1903) fand ich bei den angewandten Methoden nicht. Der Vorgang, wie sich die birnförmigen Spermatidenkerne in die sehr langen, gleichmäßig dünnen Spermatozoen umwandeln, ist schon mehrfach beschrieben worden, z. B. von IJIMA (1884) und STEVENS (1903); Neues kann ich nicht hinzufügen, auch habe ich innerhalb der fertigen Spermatozoen keine feinere Differenzierung gefunden.

#### 6. Die Samenreifung anderer Planarienarten.

Von der im Vorstehenden geschilderten Samenreifung bei *Planaria gonocephala* DUG. weicht jene bei den andern vergleichsweise herangezogenen Tricladen (*Polycelis nigra* EHRB., *P. cornuta* O. SCHM. und *Dendrocoelum lacteum* OERST.) so gut wie nicht ab, so daß einige wenige Bemerkungen über die gemachten Beobachtungen genügen. Die Stadien der Doppelfäden (Synapsis) sind auch hier die häufigsten, welche man in der Follikelwand antrifft. Die Synapsis vollzieht sich auf die gleiche Art und Weise. Die Zahl der Doppelchromosomen, welche in den Spermatocyten von *Dendrocoelum lacteum* und *Polycelis nigra* bestimmt werden konnte, betrug wie bei *Plan. gonocephala* 8; in den Follikeln von *Polyc. cornuta* fanden sich zufällig nur wenig Teilungsstadien, so daß ich hier die Chromosomenzahl nicht feststellte. Größenunterschiede der Chromosomen waren auch hier in gleichem Maßstabe zu erkennen. Die 1. Reifungsteilung trennt überall die beiden Ringhälften. Der Wert der 2. Reifungsteilung war besonders bei *Dendrocoelum* gut zu erkennen, da die Ringhälften schon vor Beginn der Metaphase die Längsspaltung deutlich zeigen. Abweichend von den Spermatocyten 1. Ordnung der andern Arten, fanden sich in denen von *Polyc. cornuta* außer dem großen sphärischen Nucleolus noch einige dunkel gefärbte kleinere Kernkörper, die erst vom Stadium der Synapsis an nicht mehr zu

sehen sind. Sie färben sich ebenso wie der sphärische Kernkörper nach der Eisenhämatoxylin-Methode intensiv schwarz; sie liegen an der Kernperipherie. Über ihre Entstehung und ihr Schicksal habe ich nichts herausbringen können.

### V. Zusammenfassung.

Die Spermatogonien enthalten im Monasterstadium 16 schleifenförmige Chromosomen, welche deutliche Größenunterschiede erkennen lassen. Die durch Längsspaltung entstandenen 16 Chromosomen jeder der beiden Tochterzellen der letzten Spermatogoniengeneration, also die Chromosomen der jüngsten Spermatocyten 1. Ordnung, wandeln sich während der Anaphase in ein Kerngerüst um, in welchem die einzelnen Chromosomen nicht mehr zu erkennen sind. Die Zahl der Spermatogoniengenerationen scheint nicht konstant zu sein, möglicherweise können auch die großen Parenchymzellen („Stammzellen“) sich direkt in Spermatocyten umwandeln.

In den jüngsten Spermatocyten 1. Ordnung sind die einzelnen Chromosomen nicht zu erkennen. Durch Aneinanderreihen der im Kernraum (wirklich oder nur scheinbar?) ohne besondere Anordnung verteilten Chromatinkörnchen entstehen wahrscheinlich 16 dünne, ungefähr Vförmige Chromatinschleifen, deren freie Enden nach einer Seite des Kerns und deren Umbiegungsstellen nach der entgegengesetzten Seite gerichtet sind. Diese 16 Chromatinschleifen sind also ganz ähnlich gelagert wie die 16 Tochterchromosomen einer Spermatogonie, bevor sie während der Anaphase unkenntlich werden.

Im Synapsisstadium legen sich je 2 Fäden der Länge nach aneinander, so daß 8 Doppelfäden entstehen. Die Lagerung der letztern im Kern ist dieselbe; sie zeigen deutliche Größenunterschiede, ferner sind sie, auf frühern Stadien wenigstens, ebenso wie die dünnen Schleifen aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt. Durch die Synapsis wird also eine sog. Pseudoreduction der Chromosomenzahl bewirkt. Ein paarweises Aneinanderlegen der einzelnen Mikrosomen ließ sich nicht erkennen.

Die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsteilung entstehen dadurch, daß sich die Doppelfäden verkürzen; dabei trennen sich die Einzelfäden wieder voneinander und hängen nur noch an ihren Enden miteinander zusammen, welche so die Verklebungsstellen der ringähnlichen Doppelchromosomen darstellen.

Bei der Teilung der Spermatocyten 1. Ordnung trennen sich die Ringhälften voneinander. Da jede Ringhälfte aus einer der 16 Schleifen

hervorgegangen ist, stellt also die 1. Reifungsteilung eine Reduktionsteilung im Sinne WEISMANN'S dar.

Während der folgenden Metaphase und namentlich dann, wenn die 8 Chromosomen der Spermatoocyte 2. Ordnung sich in der Äquatorialplatte angeordnet haben, zeigen sie deutlich eine Längsspaltung. Ein Ruhestadium tritt zwischen der 1. und 2. Reifungsteilung nicht ein. Bei der letztern werden die Längshälften der 8 Chromosomen auf die Spermatiden verteilt. Die 2. Reifungsteilung ist also eine Äquationsteilung. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen bei den Planarien folgt also dem Präreduktionsmodus.

Wie der Nucleolus in den jüngsten Spermatoocyten entsteht, läßt sich nicht erkennen. Während des Synapsisstadiums, manchmal auch etwas früher, geht er eine Zweiteilung ein. Während der Ausbildung der Chromosomen entziehen sich seine Teilprodukte der Beobachtung und sind auch später nicht wieder aufzufinden. Der Nucleolus steht in keiner erkennbaren Beziehung zum Chromatin.

Es ist nicht nachweisbar, ob die Centrosomen in den ruhenden Spermatoocyten innerhalb oder außerhalb des Kerns liegen. Zuerst sind sie mit Sicherheit erkennbar als 2 Körnchen an den Spindelpolen und teilen sich daselbst während der Metaphase. Wie sich ihre Teilprodukte in den Spermatoocyten 2. Ordnung verhalten, bis sie wieder an den Spindelpolen erscheinen, blieb mir unbekannt.

Die Spermatiden heften sich büschelweise an die Wand der Hodenfollikel an; dadurch ist eine Nahrungszufuhr zu den zuerst isoliert im Lumen liegenden Spermatiden ermöglicht.

## VI. Vergleichung der Ei- und Samenreifung bei den Planarien.

In meiner Arbeit über die Oogenese bei *Planaria gonocephala* (1906) habe ich diese zwar nur bis zur Ausbildung der Chromosomen der 1. Reifungsteilung verfolgt. Es zeigen sich aber schon bis zu diesem Stadium teils so große Übereinstimmungen, teils so auffallende Verschiedenheiten in dem Verhalten des Chromatins in den Spermato- und Oocyten, daß eine Vergleichung der Ei- und Samenreifung hinsichtlich der feinsten am Chromatin zu beobachtenden Vorgänge lohnend erscheinen dürfte. Vorauszuschicken ist die Bemerkung, daß in der vorliegenden Arbeit die Figuren gerade doppelt so stark vergrößert sind wie in der erstgenannten: um die Vergleichung zu erleichtern, ist in Fig. 50 eine Oocyte im Stadium der

Synapsis bei der gleichen Vergrößerung wie die Spermatoocyten dargestellt.

Die Grundlage unserer vergleichenden Betrachtung bildet die Erkenntnis, welche wir den Arbeiten von PLATNER (1889), BOVERI (1887—1890) und besonders von O. HERTWIG (1890) verdanken, daß Ei- und Samenreifung zwei vollkommen homologe Prozesse sind. Daher kann die Ähnlichkeit oder teilweise vollkommene Gleichheit in dem Verhalten der Spermato- und Oocyten nichts Überraschendes bieten, wohl aber erfordern die beobachteten Verschiedenheiten eine Erklärung.

Um es kurz zusammenzufassen, stimmen die Vorgänge bei der Ei- und Samenreifung der Planarien in folgenden Punkten miteinander überein. Spermatogonien und Oogonien enthalten beide im Monasterstadium 16 schleifenförmige Chromosomen mit deutlichen Größenunterschieden. In den Tochterkernen beider Zellarten sind die Chromosomen von der Anaphase an nicht mehr zu unterscheiden. In den jungen Spermato- und Oocyten entwickeln sich aus den, anscheinend wenigstens, unregelmäßig im Kernraum verteilten Chromatinkörnchen die 16 dünnen Fadenschleifen, welche eine ähnliche Lagerung im Kern einnehmen wie die Tochterchromosomen am Ende der vorangehenden Teilung. Bis zu diesem Stadium sind auch die beiderlei Geschlechtszellen von ziemlich gleicher Größe. Die Synapsis erfolgt bei beiden durch paarweise Vereinigung der 16 dünnen Fadenschleifen. Gemeinsam ist auch, daß die Chromatinfäden auf einigen Entwicklungsstadien aus einzelnen Microsomen zusammengesetzt sind. Aus den Doppelfäden entstehen die definitiven Doppelchromosomen. Die beiden Reifungsteilungen habe ich, wie gesagt, in der Oogenese nicht verfolgt, aber aus der Lage der Doppelchromosomen in der 1. Richtungsspindel und aus der frühzeitig sichtbaren Längsspaltung in den Einzelchromosomen läßt sich mit Sicherheit schließen, daß die Eireifung ebenso wie die Samenreifung nach dem Präreductionsmodus vor sich geht.

In den folgenden Punkten verhalten sich die Spermato- und Oocyten verschieden:

1. Die Doppelfäden sind in den Oocyten erheblich größer als in den Spermatoocyten, wie aus einer Vergleichung der Figg. 50 und 17 hervorgeht. Es möchte fast scheinen, als ob auch die Körnchen, aus denen die Fäden zusammengesetzt sind, in den Oocyten größer sind, soweit sich darüber bei ihrer unregelmäßigen Gestalt ein Urteil bilden läßt.



2. In den Spermatocyten bilden sich die Doppelfäden direkt zu den ringförmigen Chromosomen um, wie oben beschrieben ist. In den Oocyten trennen sich die Einzelfäden nach der Synapsis zwar auch wieder auf größere Strecken hin, sie verkürzen sich aber dabei nicht, um sofort die beiden Ringhälften zu bilden, sondern sie verlängern sich im Gegenteil sehr stark; dabei verlieren sie die oft erwähnte charakteristische Lagerung, und dadurch kommt bei oberflächlicher Betrachtung ein Bild zustande, als ob sämtliche Chromatinfäden nach der Synapsis wieder zerfallen, so wie das z. B. nach SCHOCKAERT (1902) in der Oogenese von *Thysanozoon brochi* der Fall sein soll. Eine weitere Eigentümlichkeit der Oocyten ist die, daß sich ihre Doppelfäden auf diesem Stadium dicht an die Kernoberfläche anlegen und daß das Kerninnere vollkommen chromatinfrei ist, während etwas derartiges in den Spermatocyten nicht vorkommt.

3. Die definitiven Chromosomen der 1. Reifungsteilung sind in den Spermatocyten mehr oder weniger regelmäßige, in der Richtung der Spindelachse ausgezogene Ringe; in den Oocyten ist die Ringform nur selten deutlich zu sehen, und die Doppelchromosomen sind hier meistens Doppelstäbchen oder ganz unregelmäßige Gebilde, deren Doppelwertigkeit aber stets durch eine Längsspalte angedeutet ist. In den Einzelchromosomen der Oocyten ist schon sehr früh mit großer Deutlichkeit eine Längsspaltung eingetreten, welche später allerdings oft wieder undeutlich wird. In den Spermatocyten erfahren die Ringhälften erst dann eine Längsteilung, wenn sie sich bei der Metaphase voneinander getrennt haben. Eine Vergleichung der Größenunterschiede der Chromosomen in den Spermatocyten mit jenen in den Oocyten läßt sich eben infolge ihrer verschiedenen Form auch nicht annähernd durchführen.

4. Ein weiterer Unterschied ist hinsichtlich des Nucleolus vorhanden. In den Spermatocyten ist er klein, teilt sich einmal durch und ist dann kurz nach der Synapsis nicht mehr nachweisbar. In den Oocyten ist er ganz erheblich größer, namentlich nach der Synapsis; er enthält hier häufig Vacuolen und schnürt mehrmals kleine Körperchen ab. Er bleibt auch viel länger bestehen, schwindet aber dann auch, wenn die Chromosomen sich definitiv ausbilden.

5. Der letzte wichtigere Unterschied ist der, daß der Zelleib der Oocyten ganz erheblich größer ist als jener der Spermatocyten, ein Unterschied, welcher ja bekannt genug ist. Auf jüngern Stadien ist er, wie schon oben erwähnt, nicht vorhanden oder gering. Die

Größenzunahme, also die „Wachstumsperiode“, der Oocyten fällt in die Zeit der Synapsis und besonders in die Zeit nach dieser.

Wie oben schon hervorgehoben wurde, erfordern die eben aufgezählten Unterschiede in der Ei- und Samenreifung eine Erklärung; denn bei der vollkommenen Gleichwertigkeit, welche die Chromosomen des Eies und des Spermatozoons nach allen bisherigen Erfahrungen besitzen, müßten sie auch denselben Entwicklungsprozeß durchmachen, namentlich da gezeigt werden konnte, daß die Oogonien und Spermatogonien, ja sogar noch die jüngsten Oocyten und Spermatocyten einander zum Verwechseln ähnlich sehen. Man muß also folgern, daß das, was beiden Prozessen gemeinsam ist, das Wesentliche derselben darstellt und daß das Abweichende, was in dem einen oder dem andern Reifungsprozeß zutage tritt, nur der Ausdruck der besondern Funktion der betreffenden Art von Geschlechtszellen ist. Von dem Gemeinsamen zeigt nun die Spermatogenese wenig Abweichungen; das Spezielle der Leistung der männlichen Geschlechtszellen tritt eben erst nach der Reifung auf, bei der Ausbildung der beweglichen Spermatozoen. Dagegen zeigt die Eireifung viele Eigentümlichkeiten; von diesen mögen zunächst besprochen werden die Größe der Doppelfäden, ihr scheinbarer Zerfall nach der Synapsis und die mit diesem scheinbaren Zerfall einhergehende Ansammlung der Doppelfäden an der Kernoberfläche. Man darf vielleicht annehmen, daß die genannten Eigenheiten in kausaler Beziehung zu einer andern stehen, nämlich zu der stärkern Größenzunahme der Oocyten, welche während der Wachstumsperiode, besonders nach der Synapsis, zu konstatieren war. Ausgehend von der sicher gestützten Vorstellung, daß der Kern einen bestimmenden Einfluß auf die Stoffwechselfvorgänge seiner Zelle und damit auf ihr Wachstum ausübt, kommt man zu der Folgerung, daß die neuerliche postsynaptische Ausbreitung des Chromatins und seine Ansammlung direkt an der Grenze zwischen Kernvacuole und Plasma das Chromatin unter die günstigsten Beziehungen setzt, damit es mit dem Zellplasma in Wechselbeziehung treten kann. Wenn aber die Chromatinschleifen zu einem dichten Knäuel zusammengedrängt sind, so wie es im Synapsisstadium der Fall ist, und außerdem noch im Innern der Kernvacuole liegen, so können sie allem Anschein nach kaum in Beziehung zum Zellplasma treten. Ich möchte also aus dem Vorstehenden folgern, daß die nur in der Oogenese auftretende postsynaptische Ausbreitung der Chromatinfäden an der Kernoberfläche den Zweck hat, dem Chromatin die Leitung der während der

Wachstumsperiode natürlich sehr starken Assimilation neuen Materials zu ermöglichen. Ferner möchte ich vermuten, daß die erheblichere Größe der Chromatinschleifen in den Oocyten etwas ähnliches bedeutet; man könnte sich vorstellen, daß sie der Ausdruck einer zeitweiligen Hypertrophie des Chromatins ist während des stärkern Zellwachstums. Denn die fertigen Chromosomen der 1. Reifungsspindel sind in den Spermato- und Oocyten wieder ungefähr gleichgroß, ebenso wie die Spermato- und Oogonien und ferner die jüngsten Spermato- und Oocyten sich hinsichtlich ihres Chromatingehalts nicht merklich unterscheiden. Ein Einwurf läßt sich gegen diese Auffassung machen: Die Oocyten nehmen schon während der Synapsis an Größe zu, wenn auch nicht so stark wie später; diesem Einwurf kann aber zweierlei entgegengehalten werden: 1. könnte während der Synapsis bloß Material in die Zelle aufgenommen, nicht aber verarbeitet, assimiliert werden, und zu erstem Prozeß ist die Mitwirkung des Chromatins vielleicht nicht nötig; 2. könnte aber auch der Kern schon zu einer frühern Zeit Teilchen an das Zellplasma abgegeben haben, welche während der Synapsis zur Leitung des Assimilationsvorgangs ausreichen könnten. Übrigens hebt auch MARÉCHAL (1905) hervor, daß im Teleosteerei die Dotterbildung nach der Synapsis beginnt. — So lassen sich also in diesem Fall die speziellen Chromatinverhältnisse, d. h. die besondere Entwicklungsweise der Chromosomen der weiblichen Geschlechtszellen, erklären aus ihrer speziellen physiologischen Aufgabe.

Von diesem Gesichtspunkt aus ließe sich auch der Unterschied verstehen, der in den Spermatoocyten und Oocyten hinsichtlich der Größe des Nucleolus besteht. Stellen wir uns auf den Boden der HAECKER'schen Theorie (1895), nach welcher der Nucleolus ein Kernsecret darstellt, so wird die erheblichere Größe des Kernkörperchens in den Oocyten verständlich, da in den Oocyten die Assimilation, die sich wohl unter dem Einfluß des Chromatins vollzieht, infolge der Dotterbildung stärker ist. Denn einer stärkern Tätigkeit des Kerns müßte auch eine stärkere Secretion, also ein größerer Nucleolus entsprechen. Auf die Bedeutung des Nucleolus wird unten noch zurückzukommen sein.

Nicht erklärt ist durch die entwickelte Auffassung der Unterschied in der Form der fertigen Chromosomen der Spermato- und Oocyten und die Erscheinung, daß in den letztern die Längsspaltung der Einzelchromosomen früher auftritt. Doch sind diese Unterschiede

wohl keine wesentlichen, wenigstens spricht nichts dafür, daß die Form der Chromosomen eine besondere Bedeutung besitzt.

## VII. Allgemeines.

Zum Schluß möge noch untersucht werden, ob die in der vorliegenden Arbeit gewonnenen Resultate geeignet sind, einiges zur Beantwortung der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen beizutragen.

1. Die Individualitätstheorie. Am Schluß der letzten spermatogonialen und oogonialen Teilung fanden wir die Chromosomen an den Polen zusammengedrängt, die Umbiegungsstellen nach dem entsprechenden Pol, die freien Enden nach dem Äquator der Spindel gerichtet. Später waren die einzelnen Chromosomen nicht mehr erkennbar. Erst im Stadium der dünnen Chromatinschleifen ließen sich wieder, wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit, alle 16 Chromosomen erkennen; sie waren ebenfalls wieder ungefähr V- oder U-förmig, ihre Umbiegungsstellen sahen wieder nach einer Seite, ihre freien Enden nach der entgegengesetzten. Wenn nun also die Tochterchromosomen der Spermato- und Oogonien auch nicht Schritt für Schritt verfolgt werden konnten, bis sie die Chromosomen der Spermato- und Oocyten darstellen, so bildet doch die im Vorstehenden hervorgehobene Gleichartigkeit in der Form und Lagerung ein schwerwiegendes Moment für die Annahme, daß die 16 Fadenschleifen der Oocyten und Spermatoocyten die Tochterchromosomen der vorhergehenden Generation von Oo- und Spermatogonien sind. Es wäre wenigstens schwer, einen andern Grund sich vorzustellen, warum die 16 Chromatinschleifen diese für die Tochterchromosomen der vorangehenden Teilung charakteristische Lagerung einnehmen, welche später während der Ausbildung der definitiven Chromosomen der 1. Reifungsteilung dann doch aufgegeben wird. Eine weitere Beobachtung unterstützt diese Auffassung; Fig. 15 zeigt 2 Kerne im Synapsisstadium. Die Chromatinschleifen derselben, welche allerdings nicht ganz vollständig eingezeichnet werden konnten, sind derartig gelagert, daß die freien Fadenenden in jedem Kern nach dem andern Kern hinsehen. Genau so sind die Tochterchromosomen am Ende der Teilung einer Spermatogonie gelagert, und ich möchte auch aus der Form des Zelleibs der beiden Spermatoocyten schließen, daß sie die zueinander gehörigen Tochterzellen einer Spermatogonie sind. Es deckt sich das vollständig mit dem schon eingangs er-

wähnten Befund von RABL (1875), nach welchem in den Epidermiszellen der Larve von *Salamandra* die Chromosomen, welche aus dem ruhenden Kerngerüst hervorgehen, annähernd dieselbe Lagerung zeigen, welche die Tochterchromosomen bei der vorhergehenden Teilung vor ihrem Übergang in das Kerngerüst einnahmen. Sicherlich findet aber bei den Planarien kein nachträglicher Zerfall der 16 Chromatinschleifen oder der 8 Doppelschleifen nach der Synapsis statt, wie von SCHOCKAERT (1902) für *Thysanozoon brocchi* und von zahlreichen andern Autoren für andere Objekte beschrieben worden ist. In den Spermatozyten und, wie ich in meiner vorangehenden Arbeit gezeigt habe, ebenso in den Oocyten ist davon nichts zu sehen, insbesondere nichts, woraus man eine Auflösung von Chromatin im Kernsaft oder eine Ausstoßung sichtbarer Teile des Chromatins aus dem Kern in das Plasma erschließen könnte.

Neuerdings hat sich FRICK (1905) gegen die Individualitätstheorie ausgesprochen und zwar deshalb, weil die Verschiedenheit der Chromosomenzahl bei nahe verwandten Tieren und umgekehrt das häufige Vorkommen gleich vieler Chromosomen bei weit entfernt stehenden außer der Unwichtigkeit der Chromosomenzahl auch die Unhaltbarkeit der Individualitätstheorie beweise. Mir scheint aus der angeführten Tatsache nur das hervorzugehen, daß man aus der Gleichheit der Chromosomenzahl zweier Tiere nicht auf ihre Verwandtschaft schließen darf; dagegen scheint sie mir die BOVERI'sche Ansicht nicht zu widerlegen, nach welcher die Konstanz der Chromosomenzahl bei einer und derselben Art einen guten Stützpunkt der Individualitätstheorie darstellt. Außerdem beweist doch die Konstanz der Chromosomenzahl bei der gleichen Art unzweifelhaft eine gewisse Wichtigkeit der Zahl, und damit läßt sich die andere Tatsache ohne Schwierigkeit vereinigen, daß ausnahmsweise auch Arten vorkommen, welche in zwei Varietäten zerfallen, von welchen die eine doppelt so viel Chromosomen besitzt wie die andere. Übrigens dürfte eine vergleichende Zusammenstellung der Chromosomenzahlen innerhalb einer Verwandtschaftsreihe von Organismen, wenn sie sorgfältig und vollständig genug ausgeführt wird, doch vielleicht einen Aufschluß über die Bedeutung der Chromosomenzahl ergeben.

Wie schon in der Einleitung angedeutet wurde, muß man aber auch anerkennen, daß die Individualitätstheorie unter Umständen eine Einschränkung erfahren kann; BOVERI (1904) hat dies mit Bezug auf die Protisten ausgesprochen. Vor allem scheint mir aber nicht ausgeschlossen, daß es sogenannte Sammelchromosomen gibt,

welche aus mehreren niedern, unter sich aber essentiell gleichen Einheiten bestehen und welche in diese Einheiten zerfallen können, die sich dann zu neuen Sammelchromosomen in anderer Weise gruppieren können. WEISMANN (1892), welcher aus gewissen Erscheinungen der Vererbung ebenfalls schließt, daß die ganzen Idanten (= Chromosomen) bleibende Gebilde sind, hält es auch nicht für unmöglich, daß Änderungen in der Zusammensetzung der Idanten aus Iden eintreten können. Würde sich das bestätigen, so könnte es nicht ohne Einfluß bleiben auf die Beantwortung der zweiten Frage, zu welcher wir uns jetzt wenden.

2. Qualitative Verschiedenheit der Chromosomen. Für die besonders von SUTTON und BOVERI vertretene Hypothese, daß die einzelnen Chromosomen einer reifen Geschlechtszelle qualitativ verschieden sind, hat letzterer (1904) zwei Beweise angeführt, 1. seine Beobachtungen an dispermen Seeigeleiern und 2. die Größenverschiedenheiten der Chromosomen innerhalb eines Kerns. Was zunächst letztern Punkt anlangt, so haben sich derartige Größenunterschiede der Chromosomen auch bei den Planarien sowohl in der Spermato- wie in der Oogenese leicht feststellen lassen. Es ist aber oben schon hervorgehoben worden, daß gerade das, was für die genannte Theorie von besonderer Wichtigkeit sein würde, sich bei den Planarien nicht feststellen ließ: erstens sind die Größenunterschiede nicht konstant in dem Sinn, daß alle oder wenigstens mehrere Chromosomen an ihrer Größe erkennbar wären, und zweitens sind in den Spermato- und Oogonien nicht nachweisbar je 2 Chromosomen gleich groß. Wenn nun auch solche negative Befunde weniger Beweiskraft haben, so kommen noch folgende positive Beobachtungen hinzu, welche für die Auffassung der Bedeutung der Größenunterschiede von Einfluß sind: 1. wechselt die Größe der Chromosomen sehr erheblich nach ihrer Entwicklungsstufe, 2. sind die Chromosomen einer Spermatoocyte öfters durchschnittlich deutlich größer als die einer andern, und 3. sind die auf der gleichen Entwicklungsstufe (etwa der Synapsis) stehenden Chromosomen der Oocyten erheblich größer als die der Spermatoocyten. Aus dem Gesagten scheint mir nun zu folgen, daß den Größenunterschieden der Chromosomen geringere Bedeutung beizulegen ist als bisher geschehen; mindestens ist zu schließen, daß verschiedene Größe allein keine verschiedene Qualität anzeigt, denn sonst wären ja die Chromosomen einer Spermatoocyte qualitativ verschieden von denen einer andern oder einer Oocyte, was theoretisch nicht denkbar ist. Man könnte vielleicht

aber annehmen, daß die verschiedene Größe eine individuelle Verschiedenheit der Chromosomen bedeutet oder daß sie ihren Grund in der verschieden starken physiologischen Tätigkeit hat, wie oben hinsichtlich der Größendifferenzen der Chromosomen in den Spermato- und Oocyten vermutungsweise ausgeführt wurde. Auch FICK (1905) hebt hervor, daß dem Umstand bei den bisherigen Untersuchungen über die Chromosomenverschiedenheiten noch wenig Rechnung getragen wurde, daß nämlich jedes Chromosom längere Zeit braucht zur vollen Ausbildung seiner typischen Form und daß die Bilder, welche man von den Chromosomen erhält, gewissermaßen nur Momentbilder sind. Die große Mehrzahl der Angaben, nach welchen in den jungen Spermato- und Oocyten eine Anzahl an ihrer verschiedenen Größe sicher unterscheidbarer Chromosomenpaare vorhanden sein sollen und die beiden gleichgroßen, in der Synapsis sich vereinigenden Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs sind, scheint mir zu wenig begründet zu sein. So bilden z. B. A. u. K. E. SCHREINER (1905) in ihren figg. 21—26, tab. 7, die Chromosomen der Spermatogonien von *Myxine* ab; ich kann mich den genannten Autoren wenigstens nach ihren Bildern nicht anschließen, wenn sie annehmen, daß von den 52 Chromosomen je 2 gleich groß sind und die 26 Paare konstante Größenunterschiede zeigen; ich glaube, daß dies bei der Kleinheit und der Menge dieser Chromosomen überhaupt nicht festzustellen ist. Nicht einmal das möchte ich den Bildern mit Sicherheit entnehmen, daß in jeder Spermatogonie ein Paar gleicher und besonders großer Chromosomen von allen andern Chromatinelementen sicher zu unterscheiden ist. In der Spermatogenese von *Brachystola* scheint nach SUTTON (1902) die Konstanz der Größenverschiedenheit der Chromosomen ja sicher zu sein; es fehlt aber meines Wissens der Nachweis, daß die Chromosomen auch in der Oogenese an ihrer Größe wieder zu erkennen sind.

Die bekannten Beobachtungen von BOVERI (1902) an dispermen Seeigeleiern bilden zweifellos eine wertvolle Stütze der Theorie der Qualitätsverschiedenheit der Chromosomen. Immerhin ist schon von verschiedenen Seiten, z. B. von FICK (1905), darauf hingewiesen worden, daß die BOVERI'schen Experimente nicht eindeutig sind, und daher dürfte ohne andere unterstützende Beweismomente die Theorie der Qualitätsverschiedenheit nicht genügend begründet sein.

Es gibt noch ein anderes Gebiet, auf welchem sich entscheiden läßt, ob die Chromosomen qualitativ gleich oder verschieden sind, die experimentelle Bastardforschung. Bestätigt sich die MENDEL'sche

Regel der „Reinheit der Gameten“, so wird man notwendigerweise zu der Ansicht kommen müssen, daß in der reifen Geschlechtszelle nur eine Determinante einer Eigenschaft vorhanden ist, daher würden dann die Chromosomen nicht qualitativ gleich sein können. Die „Reinheit der Gameten“ ist aber, wie auch MORGAN (1905) hervorhebt, bisher nichts weniger als bewiesen.

3. Die „Conjugation“ der Chromosomen. Das Vorkommen einer mehr oder weniger vollständigen paarweisen Vereinigung der Einzelchromosomen vor den Reifungsteilungen ist, wie schon eingangs erwähnt wurde, ein fast allgemeines. In den allermeisten Fällen soll nach den vorliegenden Angaben die Paarung der Chromosomen derart erfolgen, daß die Einzelchromosomen mit je einem ihrer Enden vereinigt sind; ich führe als Beispiel nur die von HÄCKER (1896—1902) und von RÜCKERT (1894) studierten Copepoden sowie die zahlreichen Untersuchungen von MONTGOMERY über die Reifungsvorgänge bei den Insecten an. Die paarweise Vereinigung der Chromosomen in der Weise, wie sie im Vorstehenden für die Planarien beschrieben wurde, ist bisher erst in wenigen Fällen, auf zoologischem Gebiet, vor allem bei Wirbeltieren, beobachtet worden. Die erste hier zu erwähnende Arbeit ist die von WINIWARTER (1901), welcher die Bildung der Oocyten beim Kaninchen und Menschen untersuchte. Er fand, daß vor dem Synapsisstadium das Chromatin in Form von dünnen Fäden den Kern durchsetzt; diese Fäden verlaufen oft parallel, und WINIWARTER hält es für wahrscheinlich, daß je zwei dünne Fäden sich paarweise aneinander legen. Diesen Vorgang faßt WINIWARTER als das Wesen der Synapsis auf. WINIWARTER konnte aber nicht feststellen, ob die Doppelfäden ein einziges zusammenhängendes Band oder mehrere Schlingen bilden; jedenfalls aber entstehen die Chromosomen dadurch, daß sich das einheitliche Band oder die Schlingen durch Querteilung segmentiert. Ähnliches berichtet SCHOENFELD (1901) für die Spermatogenese beim Stier.

A. u. K. E. SCHREINER (1905) sind bei *Myxine* zu folgenden, ganz analogen Resultaten gelangt: Sie fanden in den Spermatogonien etwa 52 Chromosomen. In den jüngsten Spermatocyten sind die Chromosomen als solche nicht mehr zu erkennen, auch hier durchsetzt das Chromatin in Form von feinen Fäden den Kern. Diese Fäden lassen bald deutlich erkennen, daß sie nach einem Pol gerichtet sind; je 2 nehmen einen parallelen Verlauf, und schließlich ist das ganze Chromatin in Doppelfäden angeordnet. Dieselben verlaufen in langen,



zum Teil gewundenen Schleifen durch den Kern, so daß die Enden der Schlingen gegen die polare Partie des Kerns konvergieren; an dieser Stelle hängen mehrere Schlingen zusammen. Die Doppelfäden zeigen außer der durch die paarweise Vereinigung zweier Einzelfäden entstandenen Spalte noch eine solche in den Einzelfäden selbst. Nach den Autoren entspricht die Zahl der Schlingen der der Doppelchromosomen — 26 — nicht, sondern letztere entstehen durch quere Segmentierung der Doppelfäden. Die Teilung selbst geschieht in derselben Weise als Präreduktionsteilung wie bei den Planarien. Also verläuft die Spermatogenese bei *Myxine* in allen wesentlichen Punkten wie bei unserm Objekt, mit der Ausnahme, daß die Zahl der Chromatinschlingen nicht der Zahl der Chromosomen entspricht. Wäre es aber nicht möglich, daß das in der Tat der Fall ist und daß die Autoren es wegen der großen Zahl von Doppelchromosomen (26 gegenüber 8 bei den Planarien) nicht feststellen konnten? Ihre fig. 71, tab. 9 läßt die Vermutung aufkommen, daß die beiden Objekte auch in diesem Punkt, der für die Frage der Individualität der Chromosomen von Bedeutung ist, übereinstimmen.

Ganz die gleichen Vorgänge wie bei den Planarien fand schließlich MARÉCHAL (1904 und 1905) in den Keimbläschen der Selachier, Teleosteer und, soweit untersucht, auch in denen von *Amphioxus* und *Ciona*. Die Übereinstimmung ist hier noch vollständiger als bei den 2 andern Arbeiten, da MARÉCHAL ebenfalls kein zusammenhängendes Spiremstadium, sondern stets nur einzelne Fäden fand. Lagerung, paarweise Verklebung der Fäden der Länge nach usw. verlaufen genau so, wie in den andern Arbeiten beschrieben ist.

Eine weitere hierher gehörige Arbeit ist die Untersuchung von JANSSENS (1905) über das Entstehen des Bouquetstadiums in den Spermatocyten von *Batrachoseps attenuatus*. JANSSENS hält es mindestens für sehr wahrscheinlich, daß bei diesem Objekt die 12 Schleifen des Bouquetstadiums durch paarweises Aneinanderlegen der 24 Tochterchromosomen der letzten somatischen Teilung, und zwar ihrer ganzen Länge nach, entstanden sind. Die Einzelfäden liegen sich dabei eine Zeitlang so dicht an, daß die dicken Schleifen des Bouquetstadiums keine Spur ihres Doppelcharakters mehr zeigen. Derselbe tritt aber später durch Wiedererscheinen der Längsspalte wieder auf. Nach JANSSENS erhalten dann sehr wahrscheinlich die 2 Spermatocyten 2. Ordnung je 12 ganze Chromosomen, also die Hälfte der 24 Chromosomen der letzten spermatogonialen Teilung.

Was die Wirbellosen angeht, so hat LERAT (1905) bei der

Spermato- und Oogenese von *Cyclops strenuus* ebenfalls eine parallele Conjugation zweier dünner Fäden gefunden und stellt sich dadurch in Gegensatz zu den frühern Autoren (HÄCKER, VOM RATH und RÜCKERT).

Auf die neuern, ganz gleichlautenden Angaben auf botanischem Gebiet, die von STRASBURGER (1905) und einer Reihe anderer Autoren stammen, gehe ich nicht ein.

Wenn es nun auch ein Fehler wäre, nach den Befunden bei einigen Objekten die Beobachtungen an andern, weit entfernt stehenden korrigieren und umdeuten zu wollen, möchte ich es doch nicht unterlassen, auf die große Ähnlichkeit hinzuweisen, welche die Figuren der genannten Autoren und meine eignen mit den entsprechenden vieler anderer Arbeiten über Reifungsteilung haben, wobei aber die letztern in ganz anderer Weise gedeutet wurden; auch A. u. K. E. SCHREINER (1905) haben darauf aufmerksam gemacht. Man möge vergleichsweise einmal nur einige der Abbildungen (z. B. fig. 20, 21, 43, 44) betrachten, welche MONTGOMERY (1905) in seiner Untersuchung über die Spermatogenese von *Syrbula* und *Lycosa* gibt. Ich kann mich ebensowenig wie A. u. K. E. SCHREINER durch diese Figuren überzeugen lassen, daß die Schlingen durch Vereinigung zweier Chromosomen mit je einem ihrer Enden entstanden sind. Die Zahl ähnlicher Beispiele ließe sich noch sehr vermehren. Daher muß von jeder Arbeit über die Reifungsvorgänge der Geschlechtszellen in Zukunft der Nachweis verlangt werden, ob in frühen Stadien 2 Chromatinfäden sich der Länge nach vereinigen oder ob ein solcher Vorgang ausgeschlossen ist.

Was aber die innige Aneinanderlegung der Einzelchromosomen bedeutet, ist heute noch weit entfernt davon entschieden zu sein; zweifellos hat auch sie wie jede andere Tetradenbildung zur Folge, daß bei einer der beiden Teilungen eine Zahlenreduction der Chromosomen eintritt. Ob dies aber ihre einzige Bedeutung ist, darüber kann mit Erfolg erst dann diskutiert werden, wenn entschieden ist, ob dieses Vorkommen eine weitere Verbreitung hat.

4. Die Bedeutung des Nucleolus. Von allen Bestandteilen des Kerns sind diejenigen Gebilde, welche mit dem Namen Nucleolen bezeichnet werden, am rätselhaftesten geblieben. In ihrer Deutung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der HÄCKERschen Auffassung (1895) sind die Nucleolen nichtorganisierte Stoffwechselprodukte, welche im Kern entstehen und denselben als secretartige Stoffe verlassen. Nach der gegenteiligen Ansicht bestehen die Nucleolen aus demselben Chromatin wie die Chromosomen und

werden auch zum Aufbau der Chromosomen verwendet. Zwischen beiden Anschauungen stehen eine Anzahl von vermittelnden Auffassungen. Bei den Planarien wird sicherlich der Nucleolus in keiner Weise zum Aufbau der Chromosomen verwendet, auch nicht in der Weise, wie sie JANSSENS (1905) für den Nucleolus der Spermatoocyten von *Batracoseps* annimmt. Ebensowenig ist etwas zu sehen, was dafür spricht, daß die Chromosomen in den Nucleolus einwandern, um dort irgend eine Veränderung einzugehen, wie das zuerst von GÜNTHER (1903) beschrieben wurde. Sollte sich die GÜNTHER'sche Angabe bestätigen, so wäre es jedenfalls ein Vorkommnis von keinerlei allgemeiner Bedeutung. Die Befunde an den Planarien lassen sich vielmehr, wenn man überhaupt eine Deutung unternehmen will, am ungezwungensten mit der HÄCKER'schen Kernsecrettheorie vereinigen. Dafür spricht der schon erwähnte Umstand, daß der Nucleolus in den stärker wachsenden Eiern größer wird und länger bestehen bleibt als in den kleiner bleibenden Spermatoocyten. Ferner erinnert die starke Färbbarkeit des Nucleolus mit Eisenhämatoxylin an die Affinität vieler Secretkörner zu diesem Farbstoff. Und schließlich darf man auch aus der Beobachtung, daß Teile des Nucleolus und schließlich dieser selbst aus dem Kern austritt, ohne daß er in erkennbare Beziehung zu den Chromosomen getreten ist, schließen, daß er sich wie ein Secret verhält. Wichtig wäre es allerdings, zu wissen, wie der Nucleolus entsteht. Auch eine Beziehung zwischen Nucleolen und Centrosomen ist bei den Planarien nicht festzustellen.

Zum Schluß dieser Arbeit möchte ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. WEISMANN für die vielen Anregungen, die ich ihm verdanke, und für sein Interesse an meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank sagen.

Freiburg i. Br., Juni 1906.

### Nachtrag.

Erst nach Abschluß der vorliegenden Arbeit bekam ich die neusten Arbeiten von A. u. K. E. SCHREINER (Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen, in: Arch. Biol., Vol. 22, 1906) zu Gesicht. Ich habe dieselben hier deshalb zu erwähnen, weil die beiden Autoren darin die parallele Conjugation noch für einige neue

Objekte (einen Anneliden *Tomopteris* u. a.) beschreiben. Vor allem muß ich aber hervorheben, daß die beiden Autoren es nun auch für sehr wahrscheinlich halten, daß die dünnen und dicken Fadenschleifen in den Spermatocyten von *Myxine* jeweils einem Chromosom bzw. einem Doppelchromosom entsprechen; eine Segmentierung der Schleifen nehmen sie also nicht mehr an.

---

### Literaturverzeichnis.

- BERGHS, J., 1904, La Formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale, in: *Cellule*, Vol. 21.
- BONNEVIE, K., 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos oestergreni*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 26.
- BOVERI, TH., 1887, 1888 und 1890, Zellenstudien I—III. Jena.
- , 1902, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: *Verh. phys. med. Ges. Würzburg*.
- , 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.
- BRESSLAU, E., 1904, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. I. Die Entwicklung der Rhabdocoelen und Alloicoelen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 76.
- CHICKHOFF, G. D., 1892, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (*Triclares*), in: *Arch. Biol.*, Vol. 12.
- CURTIS, W. C., 1902, The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*, in: *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, Vol. 30.
- EISEN, G., 1900, The spermatogenesis of *Batrachoseps*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 17.
- FICK, R., 1905, Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Anat. Abt., Suppl.
- FOOT, K., and E. C. STROBELL, 1905, Prophases and metaphases of the first maturation spindle of *Allobophora foetida*, in: *Amer. J. Anat.*, Vol. 4.
- FRANCOTTE, P., 1898, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les *Polyclades*, in: *Arch. Zool. expér.* (3), Vol. 6.

- GÉRARD, O., 1901, L'ovocyte de premier ordre du *Prostheceraeus vittatus*, in: *Cellule*, Vol. 18.
- GOLDSCHMIDT, 1905, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 21, Anat.
- GUENTHER, K., 1903, Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, *ibid.*, Vol. 19, Anat.
- HAECKER, V., 1905, Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*, *ibid.*, Vol. 5, Anat.
- , 1905, Die Vorstadien der Eireifung, zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 45.
- , 1899, Praxis und Theorie der Befruchtungslehre, Jena.
- , 1902, Über das Schicksal der elterlichen und großerlicher Kernanteile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre, in: *Jena. Z. Naturwiss.*, Vol. 37.
- HERTWIG, O., 1890, Vergleich der Ei- und Samenreifung bei den Nematoden, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 36.
- JANSENS, F. A., 1902, La spermatogénèse chez les Tritons, in: *Cellule*, Vol. 19.
- , 1905, Spermatogénèse dans les Batraciens. III. Evolution des Auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*, *ibid.*, Vol. 22.
- IJIMA, J., 1884, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (*Tricladen*), in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 40).
- JULIN, CH., 1893, Ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Styelopsis* etc., in: *Bull. sc. France Belg.*, Vol. 25.
- KELLER, J., 1894, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien, in: *Jena. Z. Naturwiss.*, Vol. 28.
- KING, H. D., 1901, The maturation and fertilization of the egg of *Bufo lentiginosus*, in: *J. Morphol.*, Vol. 17.
- V. KLINCKOWSTRÖM, A., 1897, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei *Prostheceraeus*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 48.
- KORSCHULT, E., 1895, Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 60.
- KORSCHULT, E., und K. HEIDER, 1902, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.
- LANG, A., 1884, Die Polycladen des Golfs von Neapel, in: *Fauna Flora Neapel*, Monogr. 11.
- LERAT, P., 1905, Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*, in: *Cellule*, Vol. 22.
- MARÉCHAL, J., 1904, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen der Selachier, in: *Anat. Anz.*, Vol. 25.
- , 1905, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei, *ibid.*, Vol. 26.

- MATTIESEN, E., 1904, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasser-dendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 77.
- MONTGOMERY, TH. H., 1899, Chromatinreduction in Hemiptera, in: Zool. Anz., Vol. 22.
- , 1900, The spermatogenesis of *Peripatus balfouri* up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.
- , 1901, A study of the chromosomes of the germcells of metazoa, in: Trans. Amer. phil. Soc., Vol. 20.
- , 1905, The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general considerations upon chromosome reduction and the heterochromosomes, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.
- MORGAN, T. H., 1905, The assumed purity of the germ cells in Mendelian results, in: Science (N. S.), Vol. 22.
- PRANTL, H., 1905, Reduktion und Karyogamie bei Infusorien, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25.
- RABL, C., 1905, Über Zellteilung, in: Morphol. Jahrb., Vol. 10.
- REPIACHOFF, W., 1893, Zur Spermatogenese der Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 56.
- SCHLEIP, W., 1906, Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria maculata* DUG., in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat.
- SCHNEIDER, K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- SCHOCKAERT, R., 1901, L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi, 1. partie, in: Cellule, Vol. 18.
- , 1902, 2. partie, *ibid.*, Vol. 20.
- SCHOENFELD, H., 1901, La spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général, in: Arch. Biol., Vol. 18.
- SCHREINER, A. und K. E., 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: Anat. Anz., Vol. 24.
- , 1905, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* (L.), in: Arch. Biol., Vol. 21.
- STEVENS, N. M., 1904, On the germ cells and the embryology of *Planaria simplicissima*, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.
- STRASBURGER, E., 1904, Über Reduktionsteilung, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, Vol. 18.
- , 1905, Typische und allotypische Kernteilung, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 42.
- SUTTON, W. S., 1900, The spermatogonial division in *Brachystola magna*, in: Bull. Univ. Kansas, Vol. 9.
- , 1902, On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*, in: Biol. Bull., Vol. 4.
- TRETJAKOFF, D., 1905, Die Bildung der Richtungkörperchen in den Eiern von *Ascaris megalcephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65.
- , 1905, Die Spermatogenese bei *Ascaris megalcephala*, *ibid.*, Vol. 65.

- VAN DER STRICHT, O., 1898, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oeuf de Thysanozoon, in: Arch. Biol., Vol. 15.
- V. WAGNER, F., 1890, Zur Kenntniss der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat.
- WEISMANN, A., 1887, Über die Zahl der Richtungskörperchen und über ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena.
- , 1892, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena.
- WILSON, E. B., 1896, The cell in development and inheritance, New York.
- V. WINWARTER, H., 1901, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères, in: Arch. Biol., Vol. 17.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3 sind gezeichnet mit ZEISS Apochr. 1,5 mm, Comp.-Okular 4, Tubuslänge 16 mm mit Hülfe eines ABBÉ'schen Zeichenapparats auf Objektischhöhe; Fig. 4 ebenso nur mit Comp.-Okular 6; alle andern Figuren ebenso, nur mit Comp.-Okular 12.

#### Tafel 14.

Fig. 1. Hodenfollikel, in Bildung begriffen, vom Parenchym noch nicht abgegrenzt.

Fig. 2. Hodenfollikel, älteres Stadium.

Fig. 3. Teil eines Querschnitts durch einen reifen Hodenfollikel; enthält büschelförmig angeordnete Spermatiden auf verschiedenen Ausbildungsstadien und in verschiedener Richtung vom Schnitt getroffen; ferner Spermatozoen. Links oben Follikelwand an einer Stelle nicht mehr vorhanden.

Fig. 4. Spermatidenbüschel.

Fig. 5. Sogenannte „Stammzelle“; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 6. Spermatogonie; Äquatorialplatte mit 16 Chromosomen in Polansicht, 3 von den Chromosomen decken sich teilweise. Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 7 und 8. Spätere Teilungsstadien einer Spermatogonie. Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 9. Tochterkern einer Spermatogonie. Hämatoxylin, Pikrokarmín.

Fig. 10. Spermatoocyte 1. Ordnung; jüngstes Stadium, Chromosomen nicht erkennbar; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 11 und 12. Ausbildung des Stadiums der dünnen Chromatinfäden; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.



Fig. 13. Stadium der dünnen Chromatinschleifen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 14. Das gleiche Stadium, die Schleifenschenkel im Querschnitt gesehen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 15. 2 Spermatoocyten im Synapsisstadium; dünne Fäden im Begriff sich zu Doppelfäden zusammenzulegen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

#### Tafel 15.

Fig. 16. Stadium der dicken Chromatinschleifen, Längsspalte nicht zu sehen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 17. Dasselbe Stadium, deutlich 8 Schleifen sichtbar; Längsspalte nicht zu sehen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 18 und 19. Dasselbe Stadium, in Fig. 18 4 Schleifen eingezeichnet, in Fig. 19 die andern 4 Schleifen desselben Kerns. Längsspalte sichtbar.

Fig. 20. Dasselbe Stadium; von der Seite gesehen, nach welcher die Schleifenenden konvergieren; 15 freie Enden zu zählen; Hämatoxylin, Pikrokarmmin.

Fig. 21 und 22. Dasselbe Stadium, die Schleifen im optischen Querschnitt gesehen, 16 bzw. 17 Fadenquerschnitte zu zählen; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 23—25. Zweiteilung des Nucleolus; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin (stark entfärbt).

Fig. 26—28. Einzelfäden trennen sich wieder; nur ein Teil oder Stücke der Doppelfäden eingezeichnet; Fig. 27 mit Hämatoxylin, Pikrokarmmin, die andern mit Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin gefärbt.

Fig. 29. Chromatin dicht zusammengeknäuelte; Hämatoxylin, Pikrokarmmin.

Fig. 30. Ausbildung der Chromosomen; Hämatoxylin, Pikrokarmmin.

Fig. 31. Dasselbe Stadium; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 32 und 33. 1. Reifungsspindel; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin (Fig. 33 überfärbt).

Fig. 34. Dasselbe, nur 4 Ringe eingezeichnet; Hämatoxylin, Pikrokarmmin.

Fig. 35. Dasselbe; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 36. Dasselbe; Chromatinringe gedehnt; Hämatoxylin, Pikrokarmmin.

Fig. 37—41. Alle Chromatinringe einiger Spermatoocyten 1. Ordnung zur Vergleichung ihrer Größe.

Fig. 42. Metaphase der 1. Reifungsteilung; in mindestens 4 von den 15 sichtbaren Ringhälften eine Längsspaltung angedeutet; Hämatoxylin, Pikrokarmmin.

Fig. 43. Spermatocyte 2. Ordnung in Polansicht; Chromosomen längsgespalten; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 44. Die Chromosomen einer Spermatocyte 2. Ordnung; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 45 und 46. Spermatiden in Polansicht; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 47 und 48. Spermatiden in Anaphase; in Fig. 48 ein kleiner Nucleolus sichtbar; Hämatoxylin, Pikrokarmen.

Fig. 49. Späteres Ausbildungsstadium einer Spermatide; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

Fig. 50. Oocyte 1. Ordnung im Stadium der dicken Chromatinfäden, bei gleicher Vergrößerung gezeichnet; Bordeauxrot, Eisenhämatoxylin.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Bacillus rossii*.

Von

**W. B. von Baehr.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Tübingen.)

**Mit Tafel 16.**

Die Reifungserscheinungen der unbefruchtet sich entwickelnden Eier beanspruchen wieder ganz besonderes Interesse, seitdem die neuern Untersuchungen gezeigt haben, daß das von WEISMANN (22, 24) aufgestellte, für die Vererbungsfrage wichtige Zahlengesetz der Richtungskörper nicht für alle parthenogenetischen Eier aufrecht erhalten werden kann.

BLOCHMANN (2, 3) war der erste, der im Jahre 1888 für die Bienen nachgewiesen hat, daß die Drohneneier 2 Richtungskörper bilden. Diese Beobachtungen wurden später durch PAULCKE 1899 (17), WEISMANN 1900 (23) und PETRUNKEWITSCH 1901 (18) bestätigt. Auch für andere parthenogenetische Eier wurde die Beobachtung gemacht, daß sie nach Art der befruchtungsbedürftigen Eier 2 Richtungskörper bilden, so hat dies schon gleichzeitig mit BLOCHMANN 1888 PLATNER (19) für *Liparis dispar* (Lepidoptera) und 1892 HENKING (11) für *Bombyx mori* (Lepidoptera)<sup>1)</sup>, *Lasius niger* und

1) PETRUNKEWITSCH (18) in seiner Arbeit „Die Richtungskörper im

*Rhodites rosae* (Hymenoptera) beschrieben. Außerdem schnüren nach Untersuchungen von v. ERLANGER u. LAUTERBORN (9) auch die unbefruchteten Eier von *Asplanchna*, aus denen sich Männchen entwickeln, 2 Richtungskörper ab, während bei dem parthenogenetischen weiblichen Ei nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird.

Obgleich die Parthenogenese bei Orthopteren und zwar in der Gruppe Phasmiden seit einigen Jahren schon bekannt ist, haben wir bis jetzt keine Angaben über die Eireifung bei diesen Tieren. Um diese Lücke auszufüllen, unternahm ich die Untersuchung der Richtungskörperbildung bei *Bacillus rossii*.

Die Tiere wurden dem Zoologischen Institut von Herrn Dr. med. KRAUSS geschenkt und mir von Herrn Prof. BLOCHMANN für diesen Zweck zur Verfügung gestellt.

Herrn Prof. BLOCHMANN bin ich für die bereitwillige Überlassung des Materials und für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegen brachte, zu großem Dank verpflichtet.

Auch den Herren Assistenten Dr. MAIER und Dr. WOLF danke ich an dieser Stelle für die freundliche Konservierung von Material während meiner Abwesenheit in den Ferien 1904.

---

Im Juli 1903 wurde eine große Anzahl von Herrn Dr. KRAUSS dem Zoologischen Institut geschenkten frisch ausgeschlüpften Larven von *Bacillus rossii* ins Terrarium gebracht und mit Rosenblättern gefüttert. Wie mir Herr Dr. KRAUSS liebenswürdig mitgeteilt hat, sind alle diese Tiere Nachkommen einer im Jahre 1896 aus Dalmatien gebrachten erst halberwachsenen weiblichen Larve und gehörten zur ungefähr siebten parthenogenetischen Generation. Eine genaue Zahl der Generationen festzustellen ist deswegen unmöglich, weil 1. die erste in Gefangenschaft genommene Larve sehr möglich

---

befruchteten und unbefruchteten Bienenei“ 1901 gibt an, daß HENKING auch bei den parthenogenetischen Eiern von *Leucoma salicis* 2 Richtungskörper beobachtet hat. Diese Angabe finden wir auch bei KORSCHULT u. HEIDER (13) im Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, Allgem. Teil, 1903. HENKING selbst aber schreibt darüber ganz anders und betont ausdrücklich, daß er bei unbefruchteten Eiern von *Leucoma salicis* nichts von einer Richtungskörperbildung gesehen hat und daß aus solchen Eiern sicher kein Embryo hervorgehen kann, da der Kern ganz anormale Verhältnisse zeigt (11, p. 169—170).

auch vom unbefruchteten Ei stammte und nicht die erste parthenogenetische Generation war; 2. die Dauer der Entwicklung innerhalb des Eies, sowie auch die postembryonale Entwicklung bis zur Eiablage bei *Bacillus rossii* sehr verschieden ist und zusammen genommen kürzer oder länger als 1 Jahr sein kann, so daß, wenn man diese Tiere jahrelang züchtet, ohne diesem Gegenstand eine besondere Aufmerksamkeit zu schenken, man zuletzt eine Zucht erhält, in der die einzelnen Individuen wahrscheinlich zu verschiedenen Generationen gehören. Die Annahme einer Generation pro Jahr ist nur durchschnittlich.

Während der ganzen 7jährigen Zucht hat Herr Dr. KRAUSS niemals unter den Larven Männchen beobachtet.

Von den vielen erhaltenen Larven ging mir schon im Herbst 1903 die größere Hälfte zu Grunde, obgleich an frischem Futter das ganze Jahr kein Mangel war und um genügende Feuchtigkeit und Wärme gesorgt war. Die Tiere gingen hauptsächlich zu Grunde während und unmittelbar nach der Häutung, die hier mehrere Male stattfindet.

Die Zahl der Häutungen von *Bacillus rossii* beträgt nach neuern Beobachtungen von GODELMANN (8) 5, und jede Häutung findet in Intervallen von 10—14 Tagen statt. Dagegen sind nach Angaben von DAIBER (7) die Zwischenräume zwischen den aufeinanderfolgenden Häutungen größer und verschieden, beispielsweise 90, 20, 52 und 23 Tage, und die Zahl von 5 Häutungen kann man nur als Minimum bezeichnen. DAIBER meint, die Zahl der Häutungen ist deshalb nicht leicht mit absoluter Sicherheit anzugeben, weil die Häutungen unter Umständen des Nachts vor sich gehen und die abgestreiften Exuvien von den frisch ausgeschlüpften Larven häufig sofort verzehrt werden.

Nach PAGENSTECHER<sup>1)</sup> häuten sich die Tiere 7 oder 8mal. Ich selbst habe nur gelegentlich die Häutungen notiert und möchte auch behaupten, daß die Zahl 5 zu klein ist. Das Verzehren der abgeworfenen Haut habe ich öfters beobachtet. Die Larven verzehren sie, wie es scheint, mit sehr großem Gefallen, und das geschieht wohl nicht aus Hunger und Mangel an Futter, sondern ist ein Bedürfnis des Organismus, um das verlorene Chitin zu ersetzen (in Ökonomie des Stoffwechsels?).

Alle am Leben gebliebenen Tiere fingen Anfang Juni (4., 5. Juni) 1904 beinahe gleichzeitig an, Eier abzulegen. Die Eiablage dauerte

1) Zitiert nach GODELMANN (8).

bis zum Tod der Tiere, also ungefähr 3—4 $\frac{1}{2}$  Monate. Das erste Tier ging am 30. August, das letzte am 17. November 1904 zugrunde.

Die Untersuchung der toten Tiere zeigte mir, wie schon DAIBER (7) beobachtet hat, daß noch viele Eier nicht abgelegt wurden.

DAIBER gibt an, daß bei der Eiablage eine Abnahme in der Zahl der Eier von Woche zu Woche zu bemerken war, ich dagegen, nach meinen Beobachtungen im Jahr 1904 und 1905, möchte behaupten, daß das nur in den letzten Wochen stattfindet und im allgemeinen eine "regere Eiablage periodisch auftritt und gewöhnlich durch heiße sonnige Tage veranlaßt wird. Von den abgelegten Eiern wurde ein Teil konserviert und der andere in Kästchen mit Sand gelegt und von Zeit zu Zeit mit Wasser bespritzt, um das Austrocknen zu verhindern. — Von diesen für die Zucht aufbewahrten Eiern ist am 27. August 1904 die erste Larve ausgeschlüpft, die zweite am 6. September usw. bis zum 25. Oktober. Hier dauerte also das Eistadium ungefähr 3 Monate, und das stimmt mit den Angaben von HEYMONS (12), GODELMANN (8) und auch DAIBER<sup>1)</sup> (7). Aber das war nur ein ganz kleiner Teil der zuerst abgelegten Eier, die in so kurzer Zeit ihre Entwicklung vollendeten. Der viel größere Teil der Eier hat überwintert, und erst Anfang März fingen die Larven an wieder auszuschlüpfen. Es ist merkwürdig, daß während der ganzen Zeit zwischen dem 25. Oktober 1904 und 26. Februar 1905 keine einzige Larve ausschlüpfte, obgleich von jedem Tag der Eiablageperiode Eier für die Zucht verwendet wurden. Im März und April schlüpften schon hunderte von Larven aus, und das Ausschlüpfen dauerte noch an im August, als ich Tübingen verließ, wenn auch schon nicht so reichlich wie im Frühjahr.

Larven, die im Herbst 1904 ausgeschlüpft sind, fingen Ende April an Eier abzulegen (24. April 1905). Von diesen Eiern schlüpfte am 26. Juli die erste Larve der neuen Generation aus, zur Zeit, wo, wie gesagt, noch viele Eier, die im Sommer und Herbst 1904 abgelegt wurden, noch nicht junge Larven geliefert hatten. Jetzt schlüpfen also gleichzeitig Larven aus, die zu zwei verschiedenen Generationen gehören. Ich bedauere, daß ich wegen meiner Abreise nicht länger verfolgen konnte, ob die zu den verschiedenen Generationen gehörenden, gleichzeitig ausgeschlüpften Larven ebenso rasch wachsen und in allem sich gleich verhalten. Larven, die erst

1) Bei der letzten wenigstens für warme Zeit.

im Frühjahr 1905 aus den überwinterten Eiern ausgeschlüpft sind, wuchsen sehr rasch, und viele von ihnen legten schon im Juli die Eier ab, ungefähr 4 Monate nach dem Verlassen des Eies.

Die ersten Züchter von europäischen wie überseeischen Phasmiden, die die Parthenogenese bei diesen Tieren beobachtet haben, behaupten, daß, wenn auch die Eier ohne Befruchtung weibliche Larven liefern können, dies sehr bald zur Degeneration führt. Wie VON BRUNN (6) berichtet, hat ein deutscher Kaufmann auf Java, HERR WOLFF VON WÜLFING, selbst aus den Eiern 3. (bzw. 4.) parthenogenetischer Generation von 2 Exemplaren einer gewaltigen Phasmide *Eurycnema herculeana*, die er Anfang 1893 in Batavia kaufte, eine größere Anzahl junger Tiere erhalten, aber die Vitalität, nach eignen Worten VON WÜLFING'S, nahm nach der 2. Generation ab, was sich hauptsächlich in der geringern Größe und kürzern Lebensdauer vieler Individuen zeigte. Im Jahr 1897 veröffentlichte der Abbé J. DOMINIQUE<sup>1)</sup>, Entomolog in Nantes, die Resultate einer von den Herren H. u. TH. PIEL DE CHURCHEVILLE im Juni 1905 begonnenen Aufzucht der Larven des *Bacillus gallicus* (CHARP.), einer dem *Bacillus rossii* nahe verwandten Art. Die genannten Herren sammelten viele sehr junge weibliche Larven dieser Phasmide, welche auf *Prunus spinosa* leben, und hielten sorgfältig jedes Männchen fern. Die Tiere wuchsen auf und legten viele Eier. Von den Eiern der im folgenden Frühjahr ausschlüpfenden Generation ergaben jedoch nur noch 6 (von 2500) die Geburt der Larven. Die 3 überlebenden (die andern fielen den Spinnen zum Opfer) wuchsen zwar, waren aber bei weitem nicht mehr so beweglich und lebenskräftig, wie die Tiere sonst zu sein pflegen.

Auch GODELMANN (8) im Jahr 1901 äußerte die Ansicht, daß nur für eine oder zwei Generationen, unbeschadet der Qualität der Individuen, eine parthenogenetische Fortpflanzung stattfindet, hierauf scheint jedoch eine Begattung notwendig zu sein, obgleich, wie es scheint, er selbst keine selbständigen genauen Beobachtungen über *Bacillus rossii* machte. Dagegen DAIBER (7) schreibt darüber anders: „Im Sommer 1903 erhielt ich, wie schon erwähnt, eine zweite parthenogenetische Generation. Dies scheint bei europäischen Arten bisher nicht in befriedigender Weise erreicht worden“ und etwas weiter, „ich muß betonen, daß die Individuen der obigen zweiten parthenogenetischen Generation sich in keiner Weise unvorteilhaft

1) Zitiert nach v. BRUNN (6), GODELMANN (8) und DAIBER (7).

von solchen unterscheiden, welche erst seit kurzem in Gefangenschaft sich befinden. Auch das Ausschlüpfen der betreffenden Larven verlief durchaus normal. Die Tiere stehen zur Zeit zum Teil vor der 4. Häutung, und der Hoffnung auf eine dritte parthenogenetische Generation steht nichts im Wege.“

Ich selbst, während der 2jährigen Zucht, konnte keine Abnahme der Vitalität bei den Tieren konstatieren, im Gegenteil, die Individuen des letzten Jahrs scheinen mir vielmehr lebenskräftig und stark zu sein. Auch die Zahl der zugrunde gehenden Larven ist viel geringer geworden als im ersten Jahr meiner Zucht. Das kann wohl durch den Umstand erklärt werden, daß, wie mir Herr Dr. KRAUSS mitteilte, bei ihm im letzten Jahr sehr wenig für die Tiere gesorgt wurde und also die Eltern der uns geschenkten Larven ziemlich viel gehungert hatten und damit abgeschwächt waren. Die bei uns ausgeschlüpfen Generationen stammten schon von Eltern, die durch gute Pflege und Fütterung zur Geburt einer gesunden Nachkommenschaft geeigneter waren.<sup>1)</sup>

Was die Färbung des *Bacillus* anbetrifft, so gibt GODELMANN (8) an, daß die Farbe von der Umgebung abhängig sei. Er schreibt: „Es ist interessant zu beobachten, wie die Tiere im Herbst, wenn das Laub, das ihnen als Futter dient, anfängt gelb zu werden, ihre Körperfärbung derartig verändern, daß sie der Farbe des Laubs gleicht. Die rotbraune Farbe wird allmählich heller und geht schließlich in ein schmutziges Gelb über, so daß die Insecten nur sehr schwer vom Laub zu unterscheiden sind. Zuweilen kam es vor, daß Tiere ihre ursprüngliche grüne Färbung selbst dann noch beibehalten, wenn sie schon vollkommen ausgewachsen waren.“ — Die Beobachtungen DAIBER's (7) führten dagegen zu dem Schluß, daß die Veränderungen in der Färbung oft plötzlich ohne wahrnehmbare Ursache auftreten. Der Abstammung von grünen oder braunen Imagines kann man dabei ebenfalls keine Rolle zuschreiben. Durch präzise Beobachtung und Isolierung der verschieden gefärbten Individuen kann ich nur die Angabe DAIBER's bestätigen. Beim Ausschlüpfen aus dem Ei sind alle Larven „smaragdgrün“. Einige von ihnen behalten die intensiv grüne Färbung das ganze Leben, die

---

1) Wie mir jetzt Herr Prof. BLOCHMANN lebenswürdigerweise mitteilt, sind auch in diesem Jahr (1906) von April ab hunderte von durchaus normalen und lebenskräftigen Larven aus den überwinterten Eiern ausgeschlüpft.



andern dagegen werden gelbgrün oder braun. Die braune Färbung schlägt später gewöhnlich wieder in Grün um, und nur selten (wenigstens bei meinen Tieren) behalten die Imagines diese Farbe auch während der Eiablagezeit und bleiben braun bis zum Tod.

Die Eier von *Bacillus rossii* werden einzeln abgelegt und sehen, wie auch die Eier der andern Phasmiden, „einem Samenkorne täuschend ähnlich“, was schon von vielen Beobachtern hervorgehoben ist. Sie sind von 2 Hüllen umgeben: 1. nach innen liegt die zarte Dotterhaut, 2. nach außen die dicke dunkelbraune Schale mit einem scheibenförmigen Deckel am Micropylenpol. Da die harte äußere Schale noch innerhalb des Ovariums von den Follikel­epithelzellen der Eiröhre gebildet wird, so kann sie nicht, nach Ansicht HEYMONS (12), mit dem von Drüsensecreten produzierten Cocon der Blattiden oder Mantiden verglichen werden, sondern entspricht nur dem Exochorion anderer Insecten.

Die Gestalt des Eies ist länglich oval, seitlich etwas komprimiert. HEYMONS (12), der die Entwicklung des *Bacillus rossii* von der Ausbildung der Embryonalanlage an verfolgt hat, bezeichnet als Dorsal­seite die stärker gewölbte der Schmalseiten, als ventrale die entgegengesetzte. Der Micropylenpol ist der vordere Pol. Die Dotterhaut umschließt das eigentliche Ei. Dieses besteht zum größten Teil aus Dotterkügelchen und fettartigen Tröpfchen. Am vordern Pol unter dem Deckel bildet der Dotter einen Vorsprung.

Für die mikroskopische Untersuchung erwiesen sich die Eier von *Bacillus rossii* als sehr ungeeignet: sie sind verhältnismäßig sehr groß, der Kern und seine Chromosomen sehr klein (Fig. 1). Dazu kommt noch der große Reichtum an schlecht schneidbarem Dotter, was die Fertigstellung lückenloser Serien sehr erschwert, welche aber hier selbstverständlich durchaus nötig sind. Zur Konservierung versuchte ich es mit verschiedenen Flüssigkeiten und habe die besten Resultate mit heißem Sublimat, GILSON-Mischung und Formol erhalten. Aber auch bei dieser Konservierung gaben mir nicht alle gleichzeitig konservierten und gefärbten Eier gleich gute Präparate. Um den Zutritt der Flüssigkeit in das Ei zu erleichtern, präparierte ich vor der Konservierung unter dem binokularen Mikroskop den Micropylendeckel ab. Später, als ich schon über die Lage des Kernes orientiert war, machte ich auch gewöhnlich einen Stich in

die Dottermembran; die damit eventuell verbundene kleine Verletzung des Eies war für unsere Zwecke belanglos. Nach der Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit wurden die Eier im Alkohol gehärtet, und vor der weitem Behandlung unter dem Binokular das Chorion entfernt. — Um den Dotter besser zu schneiden, bettete ich auf Rat von Herrn Prof. BLOCHMANN die Eier vorher in Collodium elasticum ein. Dieses Medium hat auch den weitem Vorteil, daß man in ihm, dank seiner Durchsichtigkeit, die Objekte gut orientieren kann. Dementsprechend verwandte ich diese Methode der Doppeleinbettung in Collodium und Paraffin später ausnahmslos.

Zur Färbung benutzte ich wie für Schnitte so auch in toto hauptsächlich Boraxkarmin, da es mir gut differenzierte Färbungen gab. Bei gut gelungener Färbung ist nur das Chromatin stark rot gefärbt, der Dotter erscheint hellrosa.

Es machte viele Mühe, den Eikern aufzufinden. Er liegt in der hintern Hälfte des Eies auf der ventralen Seite. — Das periphere Plasma („Keimbhautblastem“ WEISMANN'S) ist sehr zart und nur an der Stelle, wo der Kern liegt, und die Richtungskörper sich bilden, etwas verdickt. Das Protoplasma ist feinkörnig und bei gut differenzierter Färbung ganz blaß. Ein protoplasmatisches Netzwerk im Innern des Eies zwischen den Dotterkugeln konnte ich nicht sehen, wahrscheinlich weil es sehr dünn ist.

Ich machte hauptsächlich Querschnitte.

In den jüngsten der abgelegten Eier (ich konservierte einige unmittelbar nach der Ablage) befindet sich das Keimbläschen nach der Auflösung der Kernmembran an der Peripherie des Eies in Vorbereitung zur ersten Richtungsteilung. Bei günstiger Flächen- oder etwas schräger Ansicht können wir auf diesen Stadien etwa 18—20 Chromosomen zählen<sup>1)</sup>, die jedoch bei stärkerer Vergrößerung nicht als einfache erscheinen, sondern als zusammengesetzte. Auf Fig. 2 und 3 sehen wir, daß einige Chromosomen ihre Zusammensetzung aus 4 Elementen deutlich zeigen und als Tetraden aufgefaßt werden müssen, die andern stellen längsgespaltene, in der Mitte nur ganz schwach eingeschnürte kurze Stäbchen vor. Einige erscheinen uns als Dyaden, was wohl von der Lage herrühren mag. — Leider er-

1) Diese Zahl stimmt mit der, welche DE SINETY (20) auf entsprechendem Stadium der Spermatogenese bei *Leptynia attenuata* beobachtet hat („18 groupes quaternes“). Die somatische Zahl der Chromosomen beträgt 36.

laubte mir die Kleinheit der Bilder und die Schwierigkeit der Herstellung einer größern Zahl von Stadien nicht, dieses interessante Tetradenstadium genauer zu studieren<sup>1)</sup>. Dazu müßte man wohl hauptsächlich die noch nicht abgelegten Eier zur Untersuchung heranziehen, was man freilich ohne Opfer von mehreren erwachsenen Tieren nicht ausführen kann. Eins möchte ich nur hier sofort kurz hervorheben, nämlich die verschiedene Größe der einzelnen Chromosomen resp. Tetraden. Über Unterschiede in der Größe der Chromosomen bei Spermatogenese und Oogenese der Insecten haben wir schon Angaben bei HENKING (10, 11). In neuerer Zeit hat man diesem Gegenstand besonderes Interesse zugewandt, und wir kennen solche Beobachtungen bei der Spermatogenese der Insecten von MONTGOMERY (16), McCLUNG (15), BAUMGARTNER (1), WILSON (25) und vor allem von SUTTON (21). Letzter hat bei *Brachystola magna* auch die Größendifferenz der Chromosomen nicht nur in den Keimzellen, sondern ebenso in Follikelzellen des Ovariums nachgewiesen. Diese Tatsache dient BOVERI (4) wie auch die bekannten „akzessorischen Chromosomen“ als Stütze für die von ihm aufgestellte Theorie der Chromosomenindividualität. Er meint nämlich, daß die einzelnen Chromosomen eines Kernes verschiedene Qualitäten besitzen müssen, und diese Verschiedenheit ist hier direkt in der sichtbaren Beschaffenheit der Chromosomen ausgeprägt: in Größendifferenzen sieht er einen morphologischen Ausdruck der physiologischen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen.

Gewöhnlich fand ich bei frisch abgelegten Eiern das Keimbläschen schon zur 1. Richtungsspindel umgebildet und die Tetraden in eine Ebene gestellt. Dieser Fall ist auch auf Fig. 4 abgebildet. Die Spindel nimmt eine etwas schräge Lage zur Eioberfläche ein. Ein etwas späteres Stadium (angefangene Anaphase) ist Fig. 5. Die Verschiedenheit in der Größe der Chromatinelemente fällt sofort ins Auge. Die chromatischen Verbindungsfäden zwischen sich trennenden Teilen erscheinen hier einfach mit Ausnahme der

---

1) DE SINETY (20) in seiner Monographie der Phasmiden wollte auch die Spermatogenese bei diesen Tieren behandeln, stieß aber auf so große Schwierigkeiten, daß er nicht viel ermitteln konnte und, um diese Frage nicht ganz unbesprochen zu lassen, andere Gruppen von Orthopteren heranziehen mußte, nämlich Locustiden und Acrididen, wo die Chromatinelemente viel größer sind und die Prozesse deutlicher erscheinen. Nach seiner Darstellung entstehen bei Orthopteren die Vierergruppen durch doppelte Längsspaltung, und beide Reifungsteilungen sind Äquationsteilungen.

Chromosomen *b*, *c*, wo sie doppelt sind und auf die Natur der sich abtrennenden Chromosomen als Dyaden hinweisen. Eine deutliche Einkerbung in der Mitte des obern Pols des großen Chromosoma *a* deutet auch darauf hin. Von einem Centrosoma habe ich nichts gefunden. — Ein noch mehr vorgerücktes Stadium ist auf Fig. 6 dargestellt. Hier sind die Tochterplatten schon weiter voneinander entfernt. Die äußere Tochterplatte stellt das 1. Richtungskörperchen vor. Eine vollständige Abtrennung von dem Ei findet hier nicht statt, und auch auf den folgenden Stadien bleibt der Richtungskörper im gemeinsamen Randplasma. Die Zahl der Chromosomen und ihre Natur festzustellen, ist auf diesen Figuren (Fig. 4, 5, 6) wegen ihrer ungeeigneten Lage ziemlich schwer. Dagegen viel günstiger ist es auf Fig. 7, die uns die Polansicht von den beiden Tochterplatten bietet. Das Bild wurde bei verschiedener Einstellung des Mikroskops entworfen, denn die äußere Tochterplatte liegt etwas tiefer. — Die Schnitte wurden senkrecht zur Längsachse des Eies geführt, es zeigt also, daß die Spindel zuletzt beinahe parallel zur Längsachse lag. Die Zahl der Chromosomen in dem Eikern sowie im 1. Richtungskörper dürfte dieselbe sein, und ich konnte in beiden Fällen 17—18 finden. Bei der Kleinheit der Verhältnisse und Verschiedenheit der Größe von den einzelnen Elementen ist es nicht ausgeschlossen, daß ein kleiner Fehler begangen wurde. In beiden Teilprodukten der 1. Richtungsspindel finden wir ungefähr in gleicher Orientierung zu den übrigen Chromosomen das große Chromosoma *a*, die wohl als Tochterelemente des großen Chromosoma *a* in Fig. 5 aufzufassen sind. In einigen Chromosomen sieht man ganz deutlich ihre Zusammensetzung aus zwei Elementen. Nach der erfolgten Teilung der 1. Richtungsspindel kehren die Kerne nicht in das Ruhestadium zurück, sondern ihr Chromatin ordnet sich zu den Äquatorialplatten von zwei neuen Spindeln: der 2. Richtungsspindel und der Teilungsspindel des 1. Richtungskörperchens. Die Teilung dieser beiden Spindeln muß sich sehr rasch vollziehen, und entsprechende Stadien bekam ich höchst selten. Fig. 8 zeigt uns die beiden Chromatingruppen in Polansicht; dabei ist zu bemerken, daß die 2. Richtungsspindel etwas tiefer liegt. Die Zahl der Chromosomen beträgt in der Äquatorialplatte der 2. Richtungsteilung etwa 20, im 1. Richtungskörper dagegen sind die Chromosomen ziemlich zusammengedrängt, was das Zählen sehr erschwert. Die ungleiche Größe der Chromosomen tritt in der Äquatorialplatte der 2. Richtungs-

spindel deutlich hervor, obgleich das große Chromosoma, was wir noch auf Fig. 7 verfolgen konnten, hier von übrigen größern Chromosomen nicht mehr zu unterscheiden ist. Vielleicht ist es anders orientiert. Besonders klein sind hier die 4 Chromosomen in der Mitte *c, d, e, f*, besonders groß die *a, b*. Bei genauerm Studium der Chromosomen in der Äquatorialplatte der 2. Richtungsspindel sehen wir, daß beinahe jedes Chromosoma aus zwei Teilen besteht, die durch eine hellere Substanz miteinander verbunden sind. Dies sowie auch die oben erwähnte Verschiedenheit in den Dimensionen der einzelnen Elementen erinnert so sehr an die Verhältnisse, welche HENKING (11) auf demselben Stadium bei den befruchtungsbedürftigen Eiern bei *Pyrrhocoris apterus* beobachtet hat, daß es lohnt, vielleicht seine eigenen Worte hier wiederzugeben. Bei der Besprechung der Ausbildung der 2. Richtungsspindel (11, p. 18) schreibt er folgendes: „Ich habe bereits oben hervorgehoben, daß die Chromosomen oft von ungleicher Größe sind, und kann man sich hiervon besonders gut an dem vorliegenden Stadium überzeugen. So habe ich drei besonders verschiedene Elemente aus der fig. 68 in starker Vergrößerung in fig. 71 abgebildet. Man ersieht daraus, daß das mittelgroße Element *a* etwa nur das halbe Volumen des Elements *c* und das dieses vielleicht gar das Vierfache des Elements *b* beträgt. Das sind also ganz beträchtliche Schwankungen. Im Körperchen *a* haben wir die normale Größe vor uns, welche von den meisten Chromosomen innegehalten wird. Die Chromosomen in fig. 68 und 81, noch deutlicher aber in fig. 71, zeigen, daß sie in der hellen Mittelzone, dort, wo die Teilung erfolgen soll, eine Abplattung der färbbaren Substanz darbieten, als wenn eine Scheibe von achromatischer Substanz zwischen die gefärbten Endstücke eingeschaltet wäre. Thatsächlich erkennt man, daß die beiden Hälften der Chromosomen noch peripher durch Brücken zusammenhängen, welche bei der Seitenansicht als Fädchen erscheinen. Wenn dann die Hälften weiter auseinander weichen, zieht sich die Zwischensubstanz länger aus. Beachtenswerth scheint es mir zu sein, daß auch die chromatische Substanz ihre Form ändert und eine Zuspitzung dort erfährt, wo vorher sich die Abplattung befand. Es geht der achromatische Verbindungsfaden, in welche Gestalt die oben erwähnte Scheibe übergegangen ist, von dem zugespitzten Ende des chromatischen Tochterelements aus (Fig. 76). Ist es mir wegen der ungemeinen Zartheit der achromatischen Bestandteile und der feinkörnigen oder netzigen Beschaffenheit der plasmatischen Grund- und Zwischen-

substanz auch nicht gelungen, einen Übergang von Chromatin in die Verbindungsfäden sicher nachzuweisen, so zweifle ich doch um so weniger daran, als man sich eine solche Zuspitzung, wie sie in fig. 76 und 82 unten abgebildet ist, nur entsprechend fortgesetzt zu denken braucht, um das zu erhalten, was ich in anderen Fällen mit Sicherheit gesehen habe.“

Die Teilung der beiden Spindeln erfolgt nach meinen Beobachtungen nicht gleichzeitig. So sehen wir auf Fig. 9, die uns 3 aufeinanderfolgende Schnitte derselben Serie zeigt, daß die Äquatorialplatte der 2. Richtungsspindel noch beinahe auf demselben Stadium wie in der eben beschriebenen Fig. 8 sich befindet, während der 1. Richtungskörper sich schon geteilt hat und die Teilungsprodukte bereits voneinander getrennt sind. Daß wir es hier in Fig. 9b und 9c nicht etwa mit dem in der Mitte getroffenen und auf 2 Schnitten zerlegten 1. Richtungskörper zu tun haben, sondern mit seinen Tochterplatten, beweist der genaue Vergleich der Lage beider Chromatingruppen zwischen den Dotterkugeln sowie die Zahl und Beschaffenheit der Chromosomen. Was zunächst die Zahl betrifft, so entspricht sie zwar in Fig. 9b, wo ich nur 12 gefunden habe, nicht dem, was man erwarten sollte bei der Annahme, daß durch diese Teilung die Dyaden des vorhergehenden Stadiums in einfache Chromosomen getrennt werden, also ungefähr 18 betragen, das kann jedoch daher rühren, daß einige Chromosomen von andern überdeckt sind. Die Zahl der Chromosomen in Fig. 9c stimmt, obgleich sie hier mehr zusammengeballt sind, mehr mit der erwarteten Zahl überein, indem ich hier ca. 16 gefunden habe. Die gesamte Zahl der Chromosomen auf beiden Schnitten (Fig. 9b, 9c) übertrifft also beträchtlich die Zahl der Dyaden (Fig. 7 *l. Rkp.*) und ist nur durch Teilung derselben zu erklären. Den Einwand, daß die größere Zahl von Chromosomen daher kommt, daß wir es hier mit durchgeschnittenen Chromosomen zu tun haben, scheint mir damit auch widerlegbar zu sein, daß ich unter ihnen kein einziges fand, das nach seiner Struktur als aus zwei Teilen zusammengesetzt erschien, wie die von uns als Dyaden angenommenen Chromosomen (Fig. 7). Auch die Größe dieser Chromosomen scheint im Vergleich mit der Größe der Chromosomen von vorhergehenden Stadien so wie auch mit den Chromosomen in der Äquatorialplatte der 2. Richtungsspindel auf dem Nachbarschnitte (Fig. 9a) um die Hälfte so klein. Diese beiden letzten Stadien (Fig. 8, 9) stammen von Eiern, die 14—18 Stunden nach der Ablage konserviert waren. Trotz aller meiner Bemühungen,

mehrere solche Stadien zu erhalten, gelang mir dies leider nicht. — Ziemlich oft dagegen bekam ich Stadien, wo schon der 2. Richtungskörper von dem Eikern abgetrennt ist und beide Teilungsprodukte des 1. Richtungskörpers schon Veränderungen erlitten haben und durch Zusammenfließen der Chromosomen eine dichte dunkel gefärbte Chromatinmasse darstellen (Fig. 10, 11. 12), so daß es unmöglich ist, sie zu zählen. Das gilt auch für den Eikern und den 2. Richtungskörper. Da jedoch, wo die Abtrennung des 2. Richtungskörpers noch nicht seit langem stattgefunden hat, konnte ich im Eikern feststellen, daß die Zahl der Chromosomen sicher mehr als 11 beträgt (Fig. 14a). Im 2. Richtungskörper sind hier noch die einzelnen Chromosomen gut unterscheidbar, jedoch nicht zählbar wegen ihrer Zusammendrängung. Nach PETRUNKEWITSCH'S (18) Untersuchungen findet in parthenogenetischen sowie auch in befruchteten Bieneneiern bei Abtrennung des 2. Richtungskörpers sowie bei der Teilung des 1. Richtungskörpers eine Reduktion der Chromosomenzahl statt. Bei diesem Prozeß findet also nur eine bloße Verteilung der ganzen Chromosomen in je 2 Gruppen statt. Die Chromosomenzahl konnte er nur in den Richtungskörpern feststellen, und sie beträgt 8 im Gegensatz zur Zahl 16 im Keimbläschen und den Teilprodukten der 1. Reifungsteilung. Die Chromosomen sind hier aber wahrscheinlich mehrwertig. Man sollte in den Äquatorialplatten der eben gebildeten Blastodermzellen nach Verdoppelung<sup>1)</sup> im 1. Furchungskern 16 Chromosomen erwarten, findet aber etwa 64. So weit meine Beobachtungen reichen, findet bei der 2. Reifungsteilung wie auch bei der Teilung des 1. Richtungskörpers keine Verminderung der Chromosomen statt.

Auf Fig. 11 sind alle 3 Richtungskörper (Teilungsprodukte des 1. Richtungskörpers und der 2. Richtungskörper) auf einem Schnitt getroffen, auf dem folgenden Schnitt, der nicht abgebildet ist, der Eikern, auf Fig. 10 dagegen nur 2 Richtungskörper auf einem Schnitt (Fig. 10a) und der 3. auf dem nächsten (Fig. 10b). Der Eikern ist auf beiden Schnitten. Bei diesen beiden Figuren ist ziemlich schwer zu behaupten, welche von diesen 3 kompakten Chromatinmassen den 2. Richtungskörper und welche die Teilungs-

1) Nach PETRUNKEWITSCH nämlich weist die 1. Furchungsspindel der unbefruchteten Bieneneier wieder 16 Chromosomen auf. Auf welche Weise diese Verdoppelung der Chromosomenzahl ohne Zutritt des Spermatozoons entsteht, konnte er leider nicht feststellen.

produkte des 1. Richtungskörpers darstellen. Auf Fig. 12a dagegen können wir mit viel größerer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß der Richtungskörper, der nahe dem Eikern liegt und in dem noch einzelne Chromosomen erkannt werden können, den 2. Richtungskörper darstellt und in Fig. 12b die zwei andern kompakten Chromatinmassen, die ganz ähnlich aussehen, die Teilungsprodukte des 1. Richtungskörpers sind. Nach Ausstoßung des 2. Richtungskörpers ist der Eikern in seinem Volumen stark verkleinert. Später aber fängt er rasch wieder an zuzunehmen.

Es kommt auch vor, daß die Teilung der 2. Richtungsspindel der Teilung des 1. Richtungskörpers vorausgeht. Einen derartigen Fall sehen wir auf Fig. 13 und 14. Fig. 14 zeigt uns, daß im Eikern wie im 2. Richtungskörper die Chromosomen noch ziemlich getrennt sind, was auf noch nicht lange vollzogene Teilung hinweist; in Fig. 13 dagegen ist der 2. Richtungskörper schon ganz kompakt, und der Eikern hat an Volumen zugenommen, der 1. Richtungskörper ist in beiden Fällen noch nicht geteilt.

Das weitere Schicksal der Richtungskörper habe ich nicht genauer verfolgt, hoffe jedoch, bald darauf zurückkommen zu können. Für jetzt möchte ich nur das bemerken, daß ich auf einigen Schnitten sie schon im Zerfall begriffen sah (Fig. 15a u. 16) und deswegen, wenn es sich hier nicht um pathologische Zustände handelt, kaum glaube, daß ihnen eine weitere Rolle in der Entwicklung des Organismus zukommt, wie es nach den Angaben von PETRUNKEWITSCH (18) bei Drohneneiern vorkommt, wo nur eine Hälfte des 1. Richtungskörpers aus dem Ei entfernt wird und zugrunde geht, die andere Hälfte mit dem 2. Richtungskörper copuliert und so einen Richtungscopulationskern gibt,<sup>1)</sup> welcher durch 3fache Teilung eine Gruppe von Zellen gibt, die später nach WEISMANN'S Vermutung die Anlage der Keimdrüsen liefern.

Von einer nachträglichen Copulation des Eikerns mit dem 2. Richtungskörper habe ich nichts beobachtet.

Der Eikern ist, wie schon erwähnt, sehr klein, wenn er in das Ruhestadium übergeht (Fig. 14a), bald aber fängt er an sein Volumen zu vergrößern. Einzelne Chromosomen erscheinen in geringer Zahl

1) Demgemäß könnte unsere Fig. 13 wohl auch so erklärt werden, daß wir hier nicht einen ungeteilten 1. Richtungskörper vor uns haben, sondern einen solchen Richtungscopulationskern. Dagegen aber spricht der Umstand, daß, obgleich das Stadium mit 3 Richtungskörpern sehr oft vorkommt, ich keine Übergänge zu einer solchen Copulation beobachtet habe.



und nicht sehr scharf gefärbt (Fig. 10). Im allgemeinen färbt sich jetzt der Eikern mehr blaß und diffus. Nachdem der Kern ein Vielfaches seiner ursprünglichen Größe erreicht hat, bemerken wir in seinem Innern eine große Zahl von intensiv färbbaren Chromatinkörnchen und Nucleolen.

Der Kern entfernt sich im Gegensatz zu andern Fällen nur sehr wenig von der Oberfläche des Eies. Die 1. Furchungsspindel liegt nahe der Peripherie. Die ersten Furchungskerne erscheinen demgemäß an der Peripherie und nicht im Dotter.

---

BRACKER 5 hat ungezweifelt, ob die nach ANZUBEN PLATTEN'S (19) zwei Richtungskörper abschnürenden parthenogenetischen Eier von *Liparis dispar* entwicklungsfähig sind, und sprach die Vermutung aus, daß jene parthenogenetischen Eier, die wirklich zur Entwicklung gelangen, nur einen Richtungskörper bilden müssen, da eine normale Entwicklung eines Eies mit reduzierter Chromatinmasse unmöglich sei. Da bei uns aus den für die Nachzucht zurückgelassenen Eiern eine sehr große Anzahl von Larven sich entwickelt hat, so scheint es mir, daß auch die von denselben Tieren für die Untersuchung verwandten Eier die normalen Reifungserscheinungen zeigen. Für die Ansicht, daß auch die Eier mit reduzierter Chromatinmenge entwicklungsfähig sind, spricht in neuerer Zeit nicht nur die oben erwähnte Entwicklung der Droheneier, sondern auch die Versuche mit dem Hervorrufen der künstlichen Parthenogenese (LOEB u. a.) und die bekannten Erscheinungen der „Merogonie“ (HAARWIG, BOVERI, DELAGE u. a.).

Eier, die ich zuletzt untersucht habe, gehören mindestens zur neunten parthenogenetischen Generation. Die Tiere der zwei letzten Generationen, die ich selbst beobachtet habe, zeigten keine Anzeichen einer abnehmenden Lebenskraft in ihrem Aussehen, Wachsen und Eiablage; so glaube ich, daß wir bei *Bacillus rossii* gar keine fakultative Parthenogenese haben, sondern eine normale Thelytokie. Dafür sprechen auch die Beobachtungen im Freien: die Männchen bei diesen Tieren gehören zu den größten Seltenheiten und sind bisher nur in 2 Stücken gefunden worden (KAARSS, 14). Einen ähnlichen Fall haben wir wahrscheinlich bei *Ehndices rosae*, wo HENKING 11 bei unbefruchteten Eiern auch zwei Richtungskörper beobachtet hat.

---

## Literaturverzeichnis.

1. BAUMGARTNER, W. J., Some new evidence for the individuality of the chromosomes, in: Biol. Bull., Vol. 8, No. 1, 1904.
2. BLOCHMANN, F., Ueber die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insekteneiern, in: Verh. naturhist. med. Ver. Heidelberg (N. F.), Vol. 4, Heft 2, 1888.
3. —, Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern, in: Morphol. Jahrb., Vol. 15, 1889.
4. BOVERI, TH., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
5. BRAUER, A., Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 43, 1894.
6. v. BRUNN, M., Parthenogenese bei Phasmiden, in: Mitt. naturhist. Mus. Hamburg, Jg. 15, 1898.
7. DAIBER, M., Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii* FABR., nebst einigen biologischen Bemerkungen, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 32, 1904.
8. GODELMANN, R., Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus rossii* FABR. mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmassen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 12, 1901.
9. v. ERLANGER und LAUTERBORN, Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei, in: Zool. Anz., Vol. 20, 1897.
10. HENKING, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51, 1891.
11. —, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines, *ibid.*, Vol. 54, 1892.

12. HEYMONS, R., Ueber Organisation und Entwicklung von *Bacillus rossii*, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, Vol. 16, 1897.
  13. KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil, Jena 1903.
  14. KRAUSS, in: Jahreshefte Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg, Jg. 53, 1897.
  15. MCCLUNG, C. E., The spermatocyte divisions of the Locustidae, in: Bull. Univ. Kansas, Vol. 11, No. 8, 1902.
  16. MONTGOMERY, T. H., A study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa, in: Trans. Amer. phil. Soc., Vol. 20, 1901.
  17. PAULCKE, W., Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen, in: Anat. Anz., Vol. 16, 1899.
  18. PETRUNKEWITSCH, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1901.
  19. PLATNER, G., Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 8, No. 17, 1888.
  20. DE SINETY, R., Recherches sur la biologie et l'anatomie les Phasmes, in: Cellule, Vol. 19, 1902.
  21. SUTTON, W. S., On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*, in: Biol. Bull., Vol. 4, No. 1, 1902.
  22. WEISMANN, A., Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena 1887.
  23. —, Ueber die Parthenogenese der Bienen, in: Anat. Anz., Vol. 18, 1900.
  24. WEISMANN und ISCHIKAWA, Ueber die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern, in: SB. naturf. Ges. Freiburg, Vol. 3, 1887.
  25. WILSON, E. B., Studies on chromosomes. I. The behavior on the idiochromosomes in Hemiptera, in: J. exper. Zool., Vol. 2, No. 3.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 16.

Die Abbildungen sind mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparats entworfen (Zeichentisch in Höhe des Objektstischs). Fig. 1 mit ZEISS Obj. A, Oc. 2, alle andern mit ZEISS Apoehr. hom. Öl-Immers. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 1. Querschnitt durch das Ei.

*Eik* Eikern, *Rkp* Richtungskörper.

Fig. 2—3. Tetraden, nach Auflösung der Kernmembran, gruppieren sich zur Äquatorialplatte der 1. Richtungsspindel. *a* die große Tetrade. Flächenansicht.

Fig. 4. Die 1. Richtungsspindel. Metaphase. *a* die große Tetrade. Seitenansicht.

Fig. 5. Angefangene Anaphase. *a* die große Tetrade. In *b* und *c* doppelte chromatische Brücken, welche die sich trennenden Tetradenhälften noch verbinden, andeuten, daß die letztern aus 2 Teilen sich zusammensetzen. Seitenansicht.

Fig. 6. Älteres Stadium der Anaphase. Seitenansicht.

Fig. 7. 2 Tochterplatten nach der 1. Richtungsteilung. *a* große Dyade. Polansicht.

Fig. 8. Äquatorialplatten der 2. Richtungsspindel und der Spindel des 1. Richtungskörpers. *a, b* die größten, *c, d, e, f* die kleinsten Dyaden. Polansicht.

Fig. 9a. Äquatorialplatte der 2. Richtungsspindel. Polansicht.

Fig. 9b—9c. Teilprodukte des 1. Richtungskörpers. Polansicht.

Fig. 10a—10b. Eikern und 3 Richtungskörper. Eikern auf beiden Schnitten.

Fig. 11. 3 Richtungskörper.

Fig. 12a—12b. Eikern und 3 Richtungskörper.

*Eik* Eikern, *I Rkp* (1), *I Rkp* (2) Teilprodukte des 1. Richtungskörpers, *II Rkp* 2. Richtungskörper.

Fig. 13—14a—14b. Eikern und 2 Richtungskörper. Der 1. Richtungskörper noch nicht geteilt.

Fig. 15a—15b—16. Eikern und die Richtungskörper. Die Richtungskörper im Zerfall.

Fig. 17. Der vergrößerte ruhende Eikern und ein Richtungskörper.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Die Pterobranchier.

Anatomische und histologische Untersuchungen über  
*Rhabdopleura normani* ALLMAN und *Cephalodiscus*  
*dodecalophus* M'INT.

1. Teil.

*Rhabdopleura normani* ALLMAN.

2. Abschnitt.<sup>1)</sup>

**Knospungsprozess und Gehäuse von *Rhabdopleura*.**

Von

Dr. A. Schepotieff in St. Petersburg.

Mit Tafel 17–23 und 2 Abbildungen im Text.

### XVI. Allgemeines über den Knospungsprozeß.

Die Knospen bilden sich bei *Rhabdopleura* ausschließlich am Stolo oder an dessen Seitenzweigen, nie aber am kontraktilen Stiel, wie das bei *Cephalodiscus* der Fall ist, oder am eigentlichen Tierkörper. Sie entwickeln sich entweder an den jungen, weiterwachsenden Zweigen des Stolos (z. B. Fig. 3, 4, 13 u. 14, Taf. 17) oder an den Seitenzweigen des schwarzen Stolos (z. B. Fig. 5, 8, 12, Taf. 17). Ihre Entstehung steht in engen Beziehungen zur Entstehung des

1) 1. Abschnitt, Die Anatomie von *Rhabdopleura* s. Zool. Jahrb., Vol. 23, 1906, Anat.

schwarzen Stolos. Die sich an den Seitenzweigen des schon wohlentwickelten Stolos bildende Knospen stellen Neubildungen dar, die mit den erstern nicht vergleichbar sind.

1. Die Entstehung des schwarzen Stolos aus dem ersten Tier der Kolonie habe ich nicht verfolgen können, da ihre Anfangsstellen einerseits nur in einer sehr geringen Zahl von Exemplaren gefunden wurden, andererseits sich aber auch stets in ziemlich schlechtem Erhaltungszustand befanden. Nur nach Untersuchung der freien, weiterwachsenden Stolonen in den jungen Zweigen der Kolonie und besonders in deren Endröhren (*fs* Fig. 2, Taf. 17 etc.), kann man sich die Hauptentwicklungsstadien des schwarzen Stolos vorstellen. Diese Stadien sind folgende:

a) Bildung der ersten Anlagen des Stolos. In seiner einfachsten Form wurde der Stolo als eine Verdickung der Knospbasis beobachtet (*Vd* Fig. 19 u. 20, Taf. 18). Diese verlängert sich zu einem längern, frei auf der basalen Wand des Wohnrohrs liegenden, durchsichtigen Zellenrohr (*fs* Fig. 8 u. 9, Taf. 18; s. auch im 1. Abschn., Zool. Jahrb., Vol. 23, fig. 17, tab. 33). Sein innerer Raum ist die direkte Fortsetzung des Rumpfcöloms der Knospe (*Rc* Fig. 8, Taf. 18) und durch dessen in die Ausstülpung eindringendes Medianseptum (*v. Mes* Fig. 8, Taf. 18) in 2 Partien geteilt (*r. Sc* und *l. Sc* fig. 17, tab. 33, Zool. Jahrb., Vol. 23). Wahrscheinlich geht an der Anfangsstelle der Kolonie die Bildung des Stolos in ähnlicher Weise aus dem Rumpf des ersten Tiers der Kolonie vor sich (Fig. 8 u. 9, Taf. 18).

b) Der hohle, frei im Wohnraum liegende Stolo (fig. 17, tab. 33, Zool. Jahrb., Vol. 23 und *fs* Fig. 2—4, Taf. 17; Fig. 1—3, Taf. 21) läßt auf den Querschnitten einen äußern Zellenstrang (*a. Zs* fig. 17, tab. 33, Zool. Jahrb., Vol. 23) und einen paarigen innern Raum (*Sc*) erkennen.

Die äußere Zellenschicht ist ziemlich breit und besteht aus einer Schicht verzweigter Epithelzellen mit mehrschichtig angeordneten Kernen. Die Pigmentflecken liegen dicht nebeneinander, gewöhnlich beiderseits von der Längsachse des Stolos in 2 Längsreihen.

Der innere Raum, der durch ein Längsseptum (*Ls* fig. 17, tab. 33, Zool. Jahrb., Vol. 23) in 2 gleiche Partien, eine rechte (*r. Sc*) und eine linke (*l. Sc*), geteilt ist, ist mit flachem, niedrigem Peritonealepithel ausgekleidet, das keine Fortsätze in den Raum bildet.

Im freien Stolo entspricht also die äußere Zellenschicht der

Körperwand oder dem Ectoderm, das Peritonealepithel der inneren Räume dem des Rumpfcöloms, dem Mesoderm.

An solchen Stolonen entstehen die Knospen als einfache blasenförmige Erweiterungen der oberen Stolorand (*Kn. A* Fig. 10 u. 11, Taf. 18; *Kn. u. Kn. B* Fig. 3 u. 4, Taf. 17).

c) Der hohle eingeschlossene Stolo ohne schwarze Hülle (fig. 18, tab. 33, Zool. Jahrb., Vol. 23). Durch Ausscheidung einer durchsichtigen Substanz (*dss*) aus der äußeren Zellschicht, die mit der der Wände der Wohnröhren identisch ist, schließt sich der Stolo in die Basalwand des Hauptrohres ein (*k. Rw*). In solchen eingeschlossenen Stolonen verschwindet bald das Längsseptum des inneren Raums, der unpaarig wird (*Sc*). Auf den Querschnitten besteht also der Stolo nur aus 2 Zellschichten, einer äußeren, ectodermalen (*a. Zs*) und einer inneren, dem Peritonealepithel des inneren, schmalen, axialen Lumens (*i. Zs*). An solchen Stellen des Stolos entwickeln sich keine Knospen mehr.

d) Die Umwandlung solcher eingeschlossener hohler Stolonen in den schwarzen Stolo fängt mit einer Verdunklung der durchsichtigen Substanz (fig. 19, tab. 33, Zool. Jahrb., Vol. 23), die den Stolo umschließt, an, nicht aber mit neuer Ausscheidung der Substanz. Die schwarze Hülle (*s. H*) bildet sich nicht mit einem Male um den ganzen Stolo, sondern zuerst um seine obere und erst später längs seiner basalen Wand.

Während der Bildung der schwarzen Hülle um den Stolo erfolgt die Ausscheidung des inneren Stabes durch das Peritonealepithel des inneren Axialraums, der vom Stabe vollständig ausgefüllt wird. Die innere Zellschicht des Stolos entspricht also dem Peritonealepithel der Rumpfcölome.

Nach der Bildung der schwarzen Hülle kann eine Verkümmern der inneren Zellgebilde eintreten, so daß die äußere Zellschicht sich von der inneren Fläche der schwarzen Hülle trennt und sich so der innere Raum des Stolos bildet.

Diese Umwandlung des freiliegenden Stolos in den schwarzen setzt sich auch auf die proximalen Partien der Knospentiele fort und verursacht die Entstehung der Seitenzweige des Stolos. Die distalen Partien der Knospentiele verwandeln sich in die kontraktile Stiele der weiterwachsenden Knospen. Die Bildung der Seitenzweige geht nicht mit einem Male vor sich, sondern sukzessiv periodisch distalwärts und bewirkt die innere Kammerung der Seitenzweige.

Bei der Bildung der neuen Zweige der Kolonie können sich neue Stämme des Stolos nicht nur aus den weiterwachsenden, jungen Stolonen der Endröhren entwickeln, sondern auch aus den ältern. Sie entstehen dann aus den Seitenzweigen des schwarzen Stolos und bilden in den ältern Teilen der Kolonie neue Zweige mit jungen Tieren oder Knospen (z. B. *fs* Fig. 2, Taf. 17).

Bei der Entstehung der Knospen nur aus den Seitenzweigen des schwarzen Stolos bildet sich entweder ein sehr kurzer junger hohler Stolo (*fs* Fig. 10 u. 11, Taf. 17), dessen Spitze sich zu einer Knospenanlage erweitert, oder der innere Raum der Knospe stellt eine Neubildung dar. Da die jüngsten beobachteten Knospen, die direkt auf den Seitenzweigen entstehen, schon dreisegmentiert waren (*Kn* Fig. 2 oder Fig. 5—8, Taf. 17), konnte ich in diesem Fall die Entstehung des Knospencöloms aus dem schwarzen Stolo nicht verfolgen. Wahrscheinlich bildet sich dieses durch Delamination der Zellen des innern Stolostrangs.

2. Die äußere Form der Knospen (s. Taf. 17). Die Bildung der Knospen an den weiterwachsenden freien Stolonen erfolgt stets paarig: es bildet sich eine vordere (*Kn*<sup>1</sup> Fig. 13, Taf. 22, *Kn. I* Fig. 13, Taf. 17) und eine neben diesen liegende hintere Knospe (*Kn*<sup>2</sup> und *Kn. C*), von denen die vordere stets viel höher entwickelt ist als die hintere. Neben ganz jungen Knospen kann man von außen keine zweite erkennen (Fig. 3, 4, Taf. 17). Die Schnitte durch solche Knospen zeigen jedoch, daß in der proximalen Partie des Rumpfs der Knospe die Anlagen der 2. vorhanden sind. Ähnliche Bilder zeigen manchmal auch die Knospen, die aus den Seitenzweigen der schwarzen Stolos entstehen. Fig. 24, Taf. 18 stellt einen Längsschnitt durch eine solche Knospe dar (Fig. 6 u. 7, Taf. 17), wo neben den beiden Räumen des Knospenrumpfs (*l. Rc* u. *r. Rc*) noch die Räume (*R*<sup>1</sup> u. *R*<sup>2</sup>), die in den Knospenstiel (*Knst*) eingeschlossen sind, hervortreten. Diese stellen die Anlagen der 2. (hintern) Knospe dar. Gewöhnlich aber zeigen die nicht auf dem freiliegenden hohlen, sondern auf dem schwarzen Stolo entstehenden Knospen keine Anlagen einer 2.: hier findet die Bildung der Knospen nur in der Einzahl statt (Fig. 8, 9, 12, Taf. 17).

Auf den frei im Wohnrohrraum liegenden Stolonen sind die vordern Paare der Knospen (*Kn*<sup>3</sup> u. *Kn*<sup>4</sup> Fig. 10, Taf. 22) höher entwickelt als die hintern (*Kn*<sup>1</sup> u. *Kn*<sup>2</sup>); die Bildung der Knospen erfolgt acropetal, von der Spitze des Stolos proximalwärts.

Bei der Bildung der Knospen auf den weiterwachsenden Stolo-



zweigen oder auf kurzen, jungen Stolonen, die aus Seitenzweigen entsprossen sind, erfolgt natürlich die Bildung neuer Wohnröhren um die Knospen (*n. W* Fig. 6, 8, Taf. 17; Fig. 25. Taf. 23). Nur um die Knospen, die sich aus den Seitenzweigen statt degenerierter Individuen bilden, findet keine Neubildung solcher statt. In seltenen Fällen bilden sich kurze Seitenzweige an den ältern Stellen der Kolonie (*szw* Fig. 25, Taf. 23; Fig. 8, Taf. 17), die seitlich an den Rändern des Hauptrohrs verlaufen. Die sich an solchen Seitenzweigen bildenden Knospen liegen außerhalb des Hauptrohrs und scheiden ein neues Wohnrohr um sich aus (*n. W*).

Wie erwähnt, sind die ersten Anlagen der Knospen einfache Erweiterungen der obern Stolonwand (*Kn. A* Fig. 10, 11, Taf. 18). Ihre Räume (*Kn. c*) sind durch die Fortsetzung des medianen Längsseptums des Stolos (*ls*) in 2 gleiche Partien geteilt (Stadium A).

Durch Verengung der Basalpartien solcher Erweiterungen sondern sie sich in blasenförmige gestielte Anhänge des Stolos ab (*Kn. B* Fig. 12, Taf. 18; *Kn* Fig. 3 u. *Kn. B* Fig. 4, Taf. 17), sodaß man einen eigentlichen ovalen oder eiförmigen Knospenkörper von dem Knospenstiel (*Knst*) unterscheiden kann (Stadium B). Die Knospen legen sich stets etwas nach hinten zurück, sodaß ihre zukünftige Ventralfläche, wie schon erwähnt, gegen die obere, freie Wand des Wohnrohrs gerichtet ist.

Bald bekommt der Knospenkörper durch eine Einschnürung seiner ventralen Fläche eine Sonderung in eine größere Vorderpartie oder die Anlage des Kopfschilds (*Ks* Fig. 13, Taf. 17) und eine kleinere, hintere Partie oder den eigentlichen Knospenkörper (*Rf<sup>1</sup>*) (*Kn. C* Fig. 13 u. 14, Taf. 17; Fig. 13, Taf. 18; Stadium C). An der dorsalen Wand der hintern kleinern Partie bilden sich dicht neben dem Kopfschild 2 kleine Ausstülpungen, die Anlage der Lophophorarme (*La<sup>1</sup>* Fig. 14, Taf. 17), die ursprünglich ziemlich weit voneinander abstehen.

Bei weiterer Veränderung sondert sich das Kopfschild noch stärker ab, sodaß es wie ein großes blattartiges Schild aussieht, das nach hinten gebogen ist (*Kn. D* Fig. 6 u. 7, Taf. 17; Stadium D).

Bei der weitem Veränderung bleibt die äußere Form der Knospen davon unberührt, oder sie beteiligt sich doch nur wenig daran. Die übrigen Stadien der Knospenentwicklung, die ich zu meiner Verfügung gehabt habe und die ich als die Stadien E—I bezeichne (Stadium E Fig. 5, Taf. 17; Stad. F Fig. 8 u. 9; Stad. G Fig. 10 u. 11; Stad. H Fig. 12; Stad. I Fig. 13 u. 14), unterscheiden sich fast

ausschließlich durch die Veränderungen in ihrem innern Bau voneinander. Alle diese Stadien werden besonders durch sehr große Dimensionen des Kopfschildes (*Ks* Fig. 9 oder 13, Taf. 17) charakterisiert und auch durch ziemlich bedeutende Länge der Lophophor-organanlagen, die wie breite und glatte Röhren ohne Tentakel (*La*) aussehen. Die Länge des eigentlichen Knospenkörpers (der Halsregion und des Rumpfs) erreicht in einigen Stadien (z. B. im Stadium I) kaum  $\frac{1}{3}$  der Gesamtlänge der Knospe (*Rf* Fig. 13 u. 14, Taf. 17). Die Trennung der ventralen Kopfschildwand in eine vordere, größere und eine kleinere, hintere Partie durch den Pigmentstreifen fängt oft schon im Stadium G an. Das erste Auftreten der Seitenlippen und die dadurch hervorgerufene Sonderung des Knospenkörpers in die Halsregion und den Rumpf beginnt erst im letzten von mir beobachteten Stadium I.

Der Knospenstiel stellt in den Stadien E—H die direkte Fortsetzung des Hinterendes des Knospenrumpfs dar (*Knst* Fig. 10—14, Taf. 17). Das Wachstum der dorsalen Rumpfwand nach hinten, hinter die Ausgangsstelle des Knospenstiels, so daß dieser auf die ventrale Rumpfwand zu liegen kommt, fängt erst im Stadium I an.

Abgesehen von den erwähnten Knospenstadien A—I der normalen Knospen kommen bei *Rhabdopleura* noch andere Formen der ungeschlechtlichen Entwicklung vor, die zusammen mit den normalen Knospen in Kolonien auftreten. Hierher gehören einerseits die sterilen, andererseits die Regenerationsknospen.

Die sterilen Knospen (*St. Kn.* Fig. 1, Taf. 18; Fig. 2, Taf. 22) befinden sich ausschließlich in den geschlossenen Kammern der Haupt-röhre, die sich in die freiaufsteigenden Wohnröhren nicht fortsetzen (*Kn* Fig. 1, Taf. 18; Fig. 2, 12, 13, Taf. 22). Sie stellen ovale oder längliche Säcke dar, die stets nur von den Seitenzweigen des schwarzen Stolos ausgehen (*szw.* Fig. 1, Taf. 18). Man kann keine besondern Organe oder Gebilde an diesen Knospen erkennen. Je nach dem Bau der Kammern, in denen sich die sterilen Knospen befinden, kann man neben den sterilen Knospen, die in Kammern aus durchsichtiger normaler Wohnrohrsubstanz bestehen, oder normalen sterilen Knospen (*St. Kn.* Fig. 1, Taf. 18) noch besondere sogen. eingekapselte sterile Knospen unterscheiden (Fig. 3, Taf. 18). Diese befinden sich in den Kammern, auf deren innerer Fläche sich eine Schicht schwarzer Substanz entwickelt, die die Knospe mehr oder weniger vollständig umhüllt.

Als Regenerationsknospen (*Rnk* Fig. 1, 2, 3, Taf. 19)

bezeichne ich die Knospen, die nicht vom Stolo, sondern von der Spitze des kontraktiven Stiels ausgehen (*c. st*), nach der Degeneration des ganzen übrigen Tierkörpers. Hier findet also keine Vermehrung der Individuenzahl in der Kolonie und keine Bildung neuer Wohnröhren statt, sondern nur eine Regeneration des Individuums. Diese Regeneration erfolgt nicht direkt, sondern sie durchläuft zuerst alle Knospenstadien, die denen der normalen Knospen ähnlich sind. Nur bei voller Regeneration des Tierkörpers kann die Bildung normaler Knospen aus dem Seitenzweig des Stolos stattfinden.

Die partielle Regeneration des Tierkörpers ist auch nicht sehr selten, besonders die des Kopfschildes oder der Tentakel.

Von allen diesen Gebilden sind am häufigsten, fast in jeder Kolonie, die sterilen Knospen vorhanden. Deren eingekapselte Formen treten gewöhnlich in den ältern Kolonien auf, bei denen die Mehrzahl der Individuen degeneriert ist, oder in den proximalen, ältern Partien der übrigen. Die normalen Knospen sind in den jüngern Kolonien, in deren distalen Zweigen, in den kriechenden Endröhren der Kolonie (s. weiter unten) (*Ku* Fig. 10, 13, Taf. 22), oder in den weiterwachsenden Partien der ältern vorhanden. Viel seltner tritt die Bildung der normalen Knospen in den ältern Partien der Kolonie in leeren Wohnröhren nach der Degeneration der ältern Tiere auf. Am seltensten sind die Regenerationsknospen.

Die Knospen aller Arten können mit den geschlechtsreifen Tieren in ein und derselben Kolonie zusammentreffen.

### XVII. Die sterilen Knospen.

Die sterilen Knospen sehen wie mehr oder weniger verlängerte Säcke aus, in denen man nur eine oberflächliche Zellschicht (*a. Zs* Fig. 2—5 u. 7, Taf. 18) mit zahlreichen Pigmentflecken (*p*) und eine mit Dotter erfüllte Zentralmasse, den Dottersack (*Dts*), erkennen kann. Ihr äußeres Aussehen ähnelt sehr der proximalen Partie der kontraktiven Stiele. Die oberflächliche Zellschicht ist der der Stiele vollständig gleich. Der Dottersack ist von ihm durch eine dünne Hülle, Basalmembran (*Bm* Fig. 2, 7, Taf. 18), sehr scharf abgegrenzt.

An seiner Anheftungsstelle an den entsprechenden Seitenzweig des schwarzen Stolos tritt der Dottersack in direkte Berührung mit dem Vorsprung des innern Zellenstrangs des Stolos nach vorn in der äußern Zellschicht der Knospe, wie das an den Anheftungsstellen der kontraktiven Stiele hervortritt.

Das Innere des Sacks ist vollständig mit einem bindegewebigen Zellenkomplex ausgefüllt (*Bg* Fig. 2, 7, Taf. 18), der sehr viele Dotterkörner (*Dt*) enthält. Es sind gar keine innern freien Räume in der Masse erkennbar. Zwischen den Dotterkörnern sind nur die kleinen Kerne des Bindegewebes zu sehen (*K*), die im Protoplasma der Zellen unregelmäßig zerstreut sind.

Die Dotterkörner liegen so dicht nebeneinander, daß sie oft polygonale Umrisse bekommen. Ihr Bau ist mit denen des Stiels identisch.

Der Bau der eingekapselten sterilen Knospen (Fig. 3—5 u. 7, Taf. 18) ist dem der in Kammern aus normaler durchsichtiger Wohnrohrsubstanz befindlichen vollständig gleich. Besonders zahlreich sind die eingekapselten sterilen Knospen in den Kolonien, die im Herbst erbeutet worden sind. Die schwarze Kruste (*s. Kr* Fig. 4, 5, 7, Taf. 18) schützt wahrscheinlich die Knospe während der Überwinterung; für solche Gebilde kann also der Name *Hibernacula* am besten passen. RAY LANKESTER'S Vergleich der von ihm beobachteten sterilen Knospen mit den Statoblasten entbehrt jeder Begründung.

Die sterilen Knospen treten fast in allen von mir beobachteten Kolonien auf. Sie sind entweder unregelmäßig zwischen den wohlentwickelten Tieren (*st. Kn* Fig. 2, Taf. 22) oder den normalen Knospen zerstreut oder in längern Reihen serial angeordnet. Es sind einige Endröhren vorhanden, die nur aus einer Anzahl steriler Knospen bestehen (*Kn* Fig. 12 u. 13, Taf. 22).

Ein weiteres Wachstum der sterilen Knospen in den Tieren hat trotz ihrer Häufigkeit in keiner von den gefundenen Kolonien beobachtet werden können.

### XVIII. Die Regenerationsknospen.

Die an den Spitzen der basalen Stielhälften sich bildenden Regenerationsknospen durchlaufen denselben Entwicklungsgang wie die normalen Knospen, die am Stolo entstehen. Basalpartien am kontraktile Stiel ohne Knospen sind sehr selten (*c. st* Fig. 2, Taf. 17). In solchen kommunizieren die innern Räume der Muskelsäcke direkt mit der Außenwelt.

Fig. 3, Taf. 19 zeigt eine wohlentwickelte Regenerationsknospe (*Rnk*) auf hoher Entwicklungsstufe, die sowohl in der Gesamtansicht als besonders in ihrem innern Bau dem Knospenstadium I ähnelt.

Ihre Organisation wird bei seiner speziellen Betrachtung beschrieben werden.

Fig. 1. Taf. 19 zeigt eine andere Regenerationsknospe (*Rkn*), die etwas jünger ist.

Der Unterschied zwischen Regenerationsknospen und echten Knospen besteht hauptsächlich in der Bildung der 1. Knospenanlagen. Die jüngste von mir beobachtete Regenerationsknospe sah wie ein kleines Bläschen (*Rnk* Fig. 2, Taf. 19) an der Spitze des kontraktile Stiels aus (*c. st*).

Die Figg. 4—8, Taf. 19 stellen einige Querschnitte durch diese Regenerationsknospe und den Stiel dar. Das Endbläschen selbst ist hohl und stellt eine Anlage des Kopfschildes dar (*Ks* Fig. 7 u. 8, Taf. 19); in der proximalen Partie seines innern Hohlraums ist ein kleines inneres Bläschen sichtbar, das eine Anlage der Herzblase darstellt (*Hbl* Fig. 7, Taf. 19).

Fig. 6 stellt einen Schnitt durch die Verbindungsstelle des Bläschens mit der Stielspitze dar, wo zwischen den beiden Halsregioncölomen — dem rechten und dem linken (*r. Hc*, *l. Hc*) — und dem dorsal liegenden vordern Vorsprung des Rumpfcöloms (*l. Rc*) ein besonders solider Zellenstrang auf der ventralen Wand des Stiels liegt, der die vordere Partie des Urdarms darstellt (*Ur*).

Auf Fig. 5, einem Schnitt durch die vorderste Partie der Stielspitze, kann man in derselben Darmanlage (*Ur*) ein inneres Lumen erkennen. Beide Rumpfcölome (*r. Rc*, *l. Rc*) liegen dorsal von der Darmanlage, sodaß nur ein dorsales Mesenterium vorhanden ist. Diese Rumpfcölome sind nichts anderes als die vordern Fortsetzungen der beiden Hälften der Stielcölome, die auf Fig. 4 wiedergegeben sind (*r. Stc*, *l. Stc*), die einen Schnitt durch die mittlere Partie des Stiels darstellt. Man kann keine Muskulatur im Stiel erkennen, denn sie ist größtenteils degeneriert und nur in der proximalen Partie des Stiels noch zu erkennen. Obwohl man äußerlich nur die Anlagen des Kopfschildes erkennen kann, ist die Dreisegmentierung doch schon wohlentwickelt. Das Stadium der Regenerationsknospe entspricht teilweise dem weiterhin betrachteten Stadium *C* der normalen Knospen.

## XIX. Die normalen Knospen.

### 1. Die jüngsten Knospenstadien.

Die erste Anlage der Knospen oder das Knospenstadium A zeigt nur eine einfache Erweiterung der oberen Wand des jungen Stolos, dessen innerer Raum durch das Längsseptum des Stoloraums in 2 Hälften geteilt ist (*Kn. A* Fig. 10 u. 11, Taf. 18). Es sind noch keine besondere Organe entwickelt.

Das Stadium B (*Kn. B* Fig. 12, Taf. 18; Fig. 3 u. 4, Taf. 17; auch Fig. 14—16, Taf. 18), wo schon der Knospenstiel und die Anlage des Kopfschildes erkennbar sind, wird durch die Bildung eines Querseptums ( $q^1$ , Fig. 14, Taf. 18) im innern Hohlraum charakterisiert, das den Raum der vordern erweiterten Partie oder des Kopfschildes (*Ksc*) von dem des übrigen Knospenkörpers trennt. Die beiden Räume sind durch die erwähnte Fortsetzung des Längsseptums des Stoloraums (*Ls* Fig. 12, 15, 16, Taf. 18) in zwei Partien geteilt, eine rechte und eine linke (*r. Rc* u. *l. Rc* Fig. 16, Taf. 18). Von diesen sind die beiden Hälften der proximalen Partie der Knospe gleichgroß, die des distalen — des Kopfschildes — etwas ungleich, da das Medianseptum des Kopfschildraums etwas schief nach rechts verläuft, so daß es nicht mit der vordersten Spitze des Kopfschildes, sondern mit der distalen Partie seiner rechten Wand in Berührung steht (Fig. 15).

Die Quersepten bilden sich durch Einwanderung einzelner Peritonealepithelzellen ins Innere des Knospencöloms und durch Auscheidung einer Basalmembran zwischen ihnen (*Bm* Fig. 25, Taf. 18).

Das Rumpfcölom steht in direkter Verbindung mit dem innern Raum des Stolos mittels eines Verbindungskanals (*Knstc* Fig. 14, Taf. 18), der in den höhern Stadien in dem Knospenstiel verläuft. Eine solche Verbindung existiert bei allen beobachteten Knospen, die sich an hohlen Stolonen entwickeln. Das Medianseptum des Cöloms teilt das Lumen des Verbindungskanals auch in 2 schmale Hälften.

Im Knospenstadium C (*Kn. C* Fig. 13 u. 14, Taf. 17; Fig. 13 u. 17, Taf. 18) tritt die Bildung des 2. Querseptums ( $q^2$  Fig. 17) und die endgültige Absonderung der 3 Segmente in der Knospe hervor. Fig. 17, Taf. 18 stellt einen Längsschnitt durch die rechte Partie einer Knospe im Stadium C dar, wo das rechte Kopfschildcölom in seiner Gesamtlänge getroffen ist (*r. Ksc*). Das

2. Querseptum liegt ursprünglich sehr nahe von dem 1. so daß der 2. Cölomraum zunächst sehr schmal ist. Es geht in diesem Stadium nicht quer durch die ganze Breite des Cöloms, sondern etwas schief von der dorsalen Knospwand bis zur mittleren Partie des 1. Querseptums. Beide Cölomhälften des Kopfschildes berühren noch das Rumpfcölom. Das Halsregioncölom sieht dann wie ein halbkreisförmiger Spaltraum im 1. Querseptum aus, das längs der dorsalen Knospwand verläuft.

Die ersten Anlagen der Lophophorarme zeigen sich in diesem Stadium als 2 kurze, weit voneinander abstehende Ausstülpungen der dorsalen Wand des Knospkörpers (*La*<sup>1</sup> Fig. 14, Taf. 17).

Im Knospstadium D (Fig. 6 u. 7, Taf. 17; Fig. 18 u. 24, Taf. 18) läßt sich die Dreisegmentierung in normaler Weise erkennen; man sieht 3 Cölome, von denen das Halsregioncölom sich schon quer durch die ganze Breite der Knospe erstreckt.

Die rechte Cölomhälfte des Kopfschildes ist etwas kleiner als im vorigen Stadium (*r. Ksc* Fig. 19, Taf. 19). Fig. 18, Taf. 18 stellt einen Längsschnitt durch die linke Hälfte derselben Knospe dar.

Der histologische Bau der Wände der jüngsten Knospstadien A und B ist dem des hohlen Stolonen vollständig ähnlich. Die besonders, spindelförmigen Drüsenzellen in der ventralen Kopfschildwand, die bei wohlentwickelten Tieren die Drüsenpartie des Kopfschildes bildet, treten schon seit dem Knospstadium B auf (*Dp* Fig. 14, Taf. 18).

## 2. Das Knospstadium E.

In der Knospe vom Stadium E (Fig. 5, Taf. 17; Fig. 19—22, Taf. 18) sondern sich endgültig die Lophophorarmanlagen des vorigen Stadiums als 2 lange hohle Röhren ab (*La*). Das rechte Kopfschildcölom wandelt sich in die Herzblase um, bleibt jedoch noch in Berührung nicht nur mit dem 1. Querseptum der Knospe, sondern auch mit der rechten Kopfschildwand (*Hbl* Fig. 20 u. 22). Eine tiefe und sehr schmale Invagination seiner dem 1. Querseptum anliegenden Wand stellt die Anlage des Herzens dar (*H*). Die Serie schematisierter Umrissse auf Fig. 19—22, Taf. 19 zeigt den ganzen Entwicklungsgang der Herzblase aus dem rechten Kopfschildcölom (*r. Ksc* u. *Hbl*).

In dem Innern des Rumpfcöloms treten besondere Zellen auf. Solche frei im Cölomraum liegende Zellen sehen blasig aus und

unterscheiden sich von den eingewanderten spindelförmigen Peritonealepithelzellen durch ihre scharf abgegrenzten Oberflächen und ziemlich großen Kerne (*fz* Fig. 20 u. 21, Taf. 18). In der proximalen Partie des Rumpfcöloms in der Höhe der Ausgangsstelle des Knospenstiels aus dem Hinterende des Rumpfes bilden sich zwischen den Peritonealepithelzellen auch besondere längliche Muskelzellen, die später in die Muskelfibrillen des Stiels übergehen (*St. M* Fig. 20, 23, Taf. 18).

Der Schnitt, der in Fig. 19, Taf. 18 wiedergegeben ist, geht durch die rechte Hälfte der Knospe längs des rechten Lophophorarms (*r. Lac*). Das rechte Cölom des Kopfschildes (*r. Ksc*) ist nur teilweise getroffen, wie das des Rumpfcöloms (*r. Rc*).

Auf dem Längsschnitt Fig. 20, Taf. 18 ist die vordere Partie der Knospe median getroffen, die hintere dagegen ist etwas schief, sodaß das Medianseptum (*Msp*) des Rumpfcöloms erkennbar ist. Man sieht im Rumpfcölom zahlreiche blasige freischwimmende Zellen (*fz*). In einigen Knospen vom Stadium E schwimmen die blasigen Zellen nicht frei im Rumpfcölom, sondern sind in 2 Haufen angesammelt, die beiderseits vom Medianseptum des Rumpfcöloms (*Msp* Fig. 21, Taf. 18) in dessen distaler Partie dicht neben dem 2. Querseptum liegen. Sie stellen meiner Ansicht nach die ersten Anlagen des Urdarms oder des Endoderms der Knospe dar.

Auf Fig. 23, Taf. 18 ist ein schief geführter Längsschnitt durch eine etwas weiter entwickelte Knospe wiedergegeben als die vorher beschriebenen Exemplare des Stadiums E. Hier sind die Anlagen des Urdarms schon scharf gegen die übrigen Zellen des Peritonealepithels abgegrenzt.

Die Anlagen des Darmkanals liegen ursprünglich in der distalen Partie des Rumpfes (*Ur* Fig. 26, Taf. 18) und wachsen zuerst in der Richtung der Längsachse der Knospe nach vorn in das Medianseptum des Halsregioncöloms, wo sie bis zum 1. Querseptum der Knospe vordringen (in Stadium F; *Ur* Fig. 27, Taf. 18). Das Wachstum nach hinten in die distale Partie des Rumpfes tritt erst in den spätern Stadien der Entwicklung hervor.

### 3. Das Knospenstadium F.

Dieses Knospenstadium (Fig. 8 u. 9, Taf. 17; Fig. 9—18, Taf. 19) unterscheidet sich von den vorherigen durch das Vorhandensein des vollständig vom Peritonealepithel der Cölome abgesonderten Urdarms (*Ur* der Figg. Taf. 19), der als länglicher, solider Zellenstrang



im Medianseptum (*d. Mes*) des Rumpfcöloms (Fig. 10 u. 11) und des Halsregioncöloms (*Ur* Fig. 13—15) von der mittlern Partie des Rumpfs bis zum 1. Querseptum der Knospe verläuft.

Die Figg. 9—18 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe von der proximalen Partie des Knospenstiels bis zur distalen Hälfte des Kopfschildes dar.

Fig. 9 zeigt einen Schnitt durch die hinterste Partie des Knospenrumpfs (*Rf* Fig. 8, 9, Taf. 17), wo auch die hinterste Spitze des Kopfschildes getroffen ist. Die Knospenwand ist durch Vorhandensein sehr zahlreicher Pigmentflecken (*p*) und Drüsenzellen (*D*) charakterisiert, die in den übrigen Stellen der Knospenwände selten sind.

Fig. 10 stellt die mittlere Partie des Rumpfs dar, wo neben dem Kopfschildcölom (*Ksc*) und den beiden Rumpfcölomen (*r. Rc*; *l. Rc*) noch der Urdarm (*Ur*) als ein sehr scharf von den übrigen Knospenanteilen abgegrenztes Zellenaggregat sichtbar ist.

Fig. 11 stellt einen Schnitt durch die vordere Partie des Rumpfs dar, wo zuerst die beiden Halsregioncölome (*r. Hc*; *l. Hc*) hervortreten. Der endodermale Urdarm liegt mehr ventralwärts als auf dem vorigen Schnitt, sodaß im Rumpfcölom (*Rc*) nur das dorsale Mesenterium (*d. Mes*) sichtbar ist.

Fig. 12 stellt einen Schnitt durch die hintere Partie der Halsregion dar, wo neben den beiden dorsal liegenden Rumpfcölomen (*r. Rc*, *l. Rc*) noch die distalsten Partien der beiden Halsregioncölome (*r. Hc*, *l. Hc*) beiderseits vom Urdarm (*Ur*) sichtbar sind.

Fig. 13 u. 14 stellen Schnitte durch die mittlere Partie der Halsregion in der Höhe des 1. Querseptums dar. Der Urdarm (*Ur*) geht durch die ganze Breite der Halsregion, sodaß das Medianseptum des Halsregioncöloms nirgends erkennbar ist. Die beiden Hälften des Halsregioncöloms (*r. Hc*, *l. Hc*) treten in keine direkte Berührung miteinander.

In den tiefern Partien der dorsalen Wand der Knospe tritt die Nervenschicht hervor, die längs des Urdarms verläuft (*Cgl*).

Fig. 15 stellt einen Schnitt durch die vorderste Partie der Halsregion dar, wo die beiden Ausgangsstellen der Blindtaschen des Halsregioncöloms in den Anlagen der Lophophorarme anfangen (*r. Lac*, *l. Lac*), die Arme selbst jedoch noch nicht abgesondert sind. Hier ist auch die distalste Spitze des Urdarms (*Ur*) zu sehen.

Auf Fig. 16 sind die beiden voneinander noch nicht ganz ab-

gesonderten Ausgangsstellen der Lophophorarme (*r. La, l. La*) wiedergegeben.

Die Herzblase (*Hbl*), die hier kleiner als im vorigen Knosp stadium ist, ist auf dem Schnitt in Fig. 17 sichtbar.

Auf Fig. 18 ist ein Schnitt dargestellt, der durch die mittlere Partie des Kopfschildes geht, wo die distalen Partien der beiden Lophophorarme (*r. La, l. La*) wiedergegeben sind.

An dieser Knospe ist besonders eigentümlich der Bau des Halsregioncöloms, das aus 2 seitlichen voneinander vollständig unabhängigen Lumina besteht. Proximal sind sie voneinander durch die sich nach vorn fortsetzenden distalen Partien der Rumpfcölome getrennt, distal durch den Urdarm, sodaß an keiner Stelle die Bildung des Medianseptums hervortritt. Die dorsale Ansicht eines solchen Halsregioncöloms ist in Fig. 16, Taf. 20 schematisch dargestellt.

Der Urdarm verläuft also ohne Veränderungen durch die ganze Breite der Halsregion bis zur distalsten Partie des 1. Querseptums (*Ur* Fig. 27, Taf. 18).

Die Bildung des Nervenganglions steht meiner Ansicht nach in gewissen Beziehungen zu der ziemlich tiefen und kurzen Rinne, die zwischen den Ausgangsstellen der beiden Lophophorarmanlagen auf der dorsalen Knospwand verläuft (*Rn* Fig. 16, Taf. 19); diese Beziehungen sind schematisch in Fig. 33, Taf. 20 dargestellt. Die Ganglienzellen (*Gz*) der Cerebralganglions gehen nämlich nur aus der innern Fläche dieser Vertiefung hervor, die noch in den folgenden Knospstadien zu erkennen ist.

#### 4. Das Knospstadium G.

Die einzige zu meiner Verfügung stehende Knospe vom Stadium G, die auf Fig. 10 u. 11, Taf. 17 in Totalansicht dargestellt ist, geht von einem sehr kurzen, frei im Wohnrohrraum liegenden Stolo aus (*fs*), der aus einem Seitenzweige des schwarzen Stolos (*ss*) entspringt und sich im leeren Wohnrohr des ältern Teils der Kolonie befindet. An diesem Stolo kann man neben der Knospe verschiedene nicht ganz erklärliche Gebilde erkennen. Der Stolo selbst biegt sich nach hinten zurück und läßt auf den Schnitten neben der Ausgangsstelle der Knospe (*Knst* Fig. 3, Taf. 20) noch die Anlagen der jungen 2. Knospe erkennen, die in der äußern Zellschicht des Stolos gänzlich eingeschlossen ist (*Kn. A*). Der Stolo selbst (*fs* Fig. 1, Taf. 20) unterscheidet sich von den übrigen Stolonen

des entsprechenden Stadiums durch das Vorhandensein von Muskelfibrillen (*M* Fig. 1—3) in den beiden Hälften seines Raums (*r. Sc. l. Sc* Fig. 1—3).

Am unerklärlichsten bleibt die Bedeutung eines besondern röhrenförmigen hohlen Stoloanhangs (*SA* Fig. 11, Taf. 17), der von der proximalen Partie des Stolos ausgeht und eine bedeutende Länge erreicht. Er verläuft längs der dorsalen Fläche der normalen Knospe. Seine Länge übertrifft die Gesamtlänge der Knospe, sodaß man an seiner ventralen Fläche die distale Spitze des Anhangs erkennt, die einem Lophophorarm sehr ähnlich sieht (*SA* Fig. 10, Taf. 17). Der Stiel des Stoloanhangs (*St* Fig. 10, 11, Taf. 17) ist sehr kurz und hat, ebenso wie der Stiel der Knospe, einen doppelten Hohlraum (*R* Fig. 4, Taf. 20).

Fig. 4 stellt den Querschnitt durch beide Stiele (*R* u. *Knst*) dar, wo auch die Biegungsstelle des Stolos etwas schief getroffen ist (*r. Sc*). Der innere Raum des Stoloanhangs ist unpaarig (*R* Fig. 5—14, Taf. 20); man kann keine besondern Gebilde darin erkennen.

Die Schnitte quer durch ihn (*SA* Fig. 5—15, Taf. 20) ähneln im ganzen außerordentlich denen durch die Lophophorarme der Knospen. Ein Unterschied liegt nur in etwas größerm Durchmesser des Anhangs. Vielleicht ist er eine Anlage einer sterilen Knospe.

Die Knospe selbst läßt, abgesehen von den Organen, die in den vorigen Stadien schon vorhanden waren, die erste Anlage des Stomadäums erkennen. Auf einer Serie von Querschnitten durch diese Knospe (Fig. 5—15, Taf. 20) fällt der rechte Lophophorarm wegen seiner zufälligen starken Biegung nach hinten zurück sehr früh auf (*r. La* Fig. 11, Taf. 17; auch Fig. 6—8, Taf. 20).

Fig. 5 stellt einen Schnitt quer durch die hintere Rumpfpartie der Knospe unterhalb des Urdarms dar. Der Urdarm ist ein solider Zellenstrang, der ununterbrochen von der mittlern Partie des Rumpfs bis zur Herzblase im Medianseptum des Rumpfs und des Halsregioncöloms verläuft (*Ur* Fig. 6—12, Taf. 20; auch Fig. 28, Taf. 18). Im Rumpfcölom liegt der Urdarm entweder axial (Fig. 6) oder näher der ventralen Rumpfwand (*Ur* Fig. 7—9), sodaß entweder beide Mesenterien erkennbar sind (*d. Mes, v. Mes* Fig. 6) oder — in der distalen Rumpfpartie — nur ein dorsales (Fig. 7 u. 8).

Im Halsregioncölom fehlt aber auch, wie im vorigen Stadium, das Medianseptum vollständig, da der Urdarm sich quer durch die ganze Cölombreite von der dorsalen Knospenwand bis zur ventralen

oder bis zum 1. Querseptum der Knospe erstreckt (*Ur* Fig. 9—11). Unmittelbar gegenüber der Spitze des Urdarms liegt im Kopfschildcöloin auf dem 1. Querseptum die Herzblase (*H* u. *Hbl* Fig. 13 u. 14), wo auch als Invagination ihrer innern Wand das Herz (*H*) erkennbar ist.

Die Darmanlagen lassen noch keine besondere Differenzierung erkennen und sind überall gleich.

Auf Fig. 9 ist ein Schnitt dargestellt, der durch die Knospe in der Höhe der mittlern Partie der Halsregion geht, auf der Höhe der Absonderung der hintern Kopfschildpartie von der Halsregion. Man kann eine schwache Depression der ventralen Knospenwand (*Vt*) und eine Verdickung daran im Innern (*Vd*) erkennen. Diese Verdickung, die ventral vom Urdarm liegt, trennt die beiden Halsregioncöloine (*r. Hc*, *l. Hc*) voneinander. Wie aus den folgenden Stadien hervorgeht, sind hier die ersten Anlagen des Stomadäums zu erblicken.

Eine schwach entwickelte Medianrinne der dorsalen Knospenwand (*Rn* Fig. 8—11, Taf. 20) entspricht einem ähnlichen Gebilde im vorigen Knospenstadium. Leider war an dieser Knospe der Unterschied zwischen den Nervenfasern und den Epithelzellen der dorsalen Knospenwand wegen ihres etwas ungünstigen Erhaltungszustands zu schwach, um die Beziehungen des Cerebralganglions zur erwähnten Rinne zu verfolgen.

### 5. Das Knospenstadium H.

Im Stadium H treten in der Knospe (Fig. 12, Taf. 17; Fig. 17 bis 25, Taf. 20) tiefe Veränderungen in der innern Organisation ein. Diese bestehen in einer starken Entwicklung des Stomadäums (*std* Fig. 29, 32, Taf. 18), das den Urdarm in 2 Partien teilt (*Nta* u. *Ur*), sodaß ohne Kenntnis der frühern Stadien der Ursprung der Notochorda eine ganz andere Erklärung fände. Die übrige Organisation der Knospe ähnelt in ihren allgemeinen Zügen der des vorigen Stadiums.

Auf den Schnitten durch den Rumpf der Knospe (Fig. 17, 18, Taf. 20) oder die hintere Partie der Halsregion (Fig. 19) kann man das Rumpfcöloin (*r. Rc*, *l. Rc*) erkennen, in dessen Medianseptum der Urdarm verläuft entweder axial (*Ur* Fig. 17) oder näher der ventralen Wand (*Ur* Fig. 18, 19), sodaß beide Mesenterien (*v. Mes* Fig. 17) oder nur ein dorsales (*d. Mes* Fig. 18, 19) vorhanden sind. Der Unterschied dem vorigen Knospenstadium gegenüber besteht in

der ziemlich starken Verbindung des Urdarms in der Halsregion der Knospe mit der ventralen Knospenwand, sodaß zwischen den beiden keine sehr scharfe Grenze erkennbar ist (*Ur* Fig. 19).

Auf den Schnitten durch die Halsregion (Fig. 20—24) fangen die beiden Halsregioncölome weit voneinander an beiden Seiten des Körpers an, wo die ersten Anlagen der Seitenlippen schon unterscheidbar sind (*r. Hc* Fig. 18, *r. Hc* u. *l. Hc* Fig. 19). Oberhalb des Stomodäums in der Höhe der Ausgangsstellen der Lophophorarme treten beide Halsregioncölome in direkte Berührung miteinander (*r. Hc*, *l. Hc* Fig. 23), sodaß hier ein Medianseptum des Halsregioncöloms wieder auftritt (*Msp*).

Das Stomodäum (*std* Fig. 20, 21) stellt eine Invagination der ventralen Halsregionwand ins Innere dar, dessen erste Anlage schon im vorigen Knospenstadium hervortrat. Diese Invagination erfolgt entweder median oder linksseitig (Fig. 20), doch stets gegenüber dem Urdarm, der hier, wie erwähnt, in innige Verbindung mit der ventralen Knospenwand tritt (*Ur* Fig. 19). Die Invagination dringt in den Urdarm hinein, der noch überall solid ist, sodaß er in zwei Partien geteilt wird, eine hintere, die bis zur mittlern Partie des Rumpfes verläuft (*Ur* Fig. 17—19, Taf. 20 und Fig. 29, 32, Taf. 18). und eine vordere, die oberhalb liegt und bis zur Herzblase nach vorn reicht (*Nta* Fig. 22, 23, 24, Taf. 20; Fig. 29, 32, Taf. 18). Da die Invagination direkt an der Stelle des Urdarms erfolgt, die keine scharfe Grenze gegen die ventrale Knospenwand hat, kann man auch zwischen den beiden Hälften des Urdarms und den Wänden der Invagination keine scharfe Grenze erkennen. Diese gehen ihrerseits, wie die Schmitte in Fig. 20 u. 21 zeigen (*std*), ohne scharfe Grenzen in die Knospenwände über.

Beide Hälften des Urdarms sind äußerlich vollständig ähnlich und ungefähr gleich lang. Auch ihr histologischer Bau ist derselbe. Die Spitze der hinteren Hälfte ist etwas gewölbt.

Auf Fig. 20 u. 21 kann man eine Andeutung der Invagination der dorsalen Knospenwand erkennen an der Stelle, wo später der rechte Halsregionkanal entsteht (*Nphk*). Auf den entsprechenden Schnitten durch die linke, die hier nicht angegeben sind, tritt dieselbe Erscheinung hervor. Die Halsregionkanäle bilden sich also wahrscheinlich aus der Knospenwand.

Die oberhalb des Stomodäums liegende Partie des Urdarms ist also nicht eine Neubildung, die sich aus dem Stomodäum entwickelt,

wie das FOWLER meinte<sup>1)</sup>, sondern ein Teil des endodermalen Urdarms, was der Vergleich mit den vorigen Knospenstadien G und F bestätigt.

Die Notochorda, die aus dieser Partie entsteht, ist also endodermalen Ursprungs, nicht aber ectodermalen, wie der Ösophagus, der aus dem Stomodäum hervorgeht. Das Ectoderm hat bei *Rhabdopleura* auch keine Beteiligung an der Entstehung des Endoderms.

Mit dem weitem Wachstum des Stomodäums nach hinten in die Länge wird die Trennung zwischen der vordern und der hintern Urdarmpartie immer bedeutender. Das Vorhandensein von Pigmentflecken in den Wänden des Stomodäums, die dem Urdarm vollständig fehlen, ist der Hauptunterschied im histologischen Bau beider. Auch die Zellen des Urdarms sind größer als die des Stomodäums und lassen gar keine oder nur spärliche Zellgrenzen erkennen. Ihre Kerne sind auf den Schnitten oft mehrschichtig angeordnet.

## 6. Das Knospenstadium I.

Das letzte Stadium der Knospenentwicklung, das mir zur Verfügung stand, ist auf Fig. 13 u. 14, Taf. 17 dargestellt (*Kn. I*). Die Querschnitte durch die Anheftungsstelle sind auf Fig. 2—3, Taf. 21 dargestellt, wo man die direkte Verbindung der Rumpfcölome der Knospe (*r. Rc*, *l. Rc*) mit den beiden Hohlräumen des Stolos (*r. Sc*, *l. Sc*) erkennen kann.

In der Knospe selbst sieht der Rumpf (*Rf* Fig. 13, 14, Taf. 17), im Vergleich mit dem kolossal entwickelten Kopfschild (*Ks*), sehr klein aus. Die in seinem Cölom liegende hintere Partie des endodermalen Urdarms ist stark entwickelt. Man kann, abgesehen vom Mitteldarm (*Md* Fig. 30, Taf. 18) und vom Magen (*Mg*), noch den Enddarm (*Ed*) erkennen.

Auf Fig. 5, Taf. 21 ist ein Querschnitt durch die hintere Partie des Rumpfs dargestellt, wo neben der dorsalen Knospenwand zwei Gebilde zu sehen sind. Das eine, das hohl ist, stellt die direkte Fortsetzung des oberhalb liegenden Magens nach hinten dar und ist der Mitteldarm der Knospe (*Md*). Das andere aber, das solid ist, unterscheidet

---

1) Das von ihm beschriebene Stadium liegt zwischen diesem Stadium H und dem folgenden I, und zwar näher dem erstern (s. FOWLER, G., Notes on *Rhabdopleura normani* ALLM. in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 48, 1904).

sich histologisch vom erstern und stellt die Anlage des Enddarms dar (*Ed*). Beide, Enddarm und Mitteldarm, treten in keinerlei Verbindung miteinander, auch nicht mit ihren hintersten Partien, auf den vorigen hier nicht dargestellten Schnitten (s. Fig. 30, Taf. 18). Das ventral von ihnen liegende Medianseptum des Rumpfcöloms war auf den Präparaten größtenteils abgebrochen. Auf Fig. 8 kann man es nur längs der ventralen Knospenwand erkennen (*v. Mes*).

Auf Fig. 6 ist ein Schnitt durch die mittlere Partie des Rumpfs dargestellt. Neben dem Magen (*Mg*), der ein ziemlich großes inneres Lumen enthält und der dorsalen Knospenwand dicht anliegt, sieht man den Enddarm (*Ed*), der hier ein schmales Lumen besitzt.

Auf Fig. 7, wo nur eine Partie des Schnitts durch den vordersten Teil des Rumpfs dargestellt ist, kann man neben den beiden erwähnten Gebilde, dem Enddarm (*Ed*) und dem Magen (*Mg*), der hier wie ein schmales Rohr aussieht, noch die schief getroffene hintere Wand des Stomodäums (*Std*) erkennen, die als eine schmale Zellschicht im ventralen Mesenterium verläuft und gegen die Magen­zellen scharf abgegrenzt ist. In der nächsten Fig. 8, wo ein Teil eines Schnitts quer durch die hintere Partie der Halsregion in der Höhe der Seitenlippenanlagen dargestellt ist, kann man den innern Raum des Stomodäums (*Std*) erkennen. Auf diesem Schnitt ist auch noch die distale Partie des Enddarms (*Ed*) vorhanden. Die Anlagen des Enddarms stellen im ganzen ein hohles, schmales Rohr dar, das längs der dorsalen Knospenwand, der Wand des Mitteldarms und des Magens verläuft, ohne mit ihnen in Verbindung zu treten (*Ed* Fig. 30, Taf. 18). Auch histologisch unterscheidet er von ihnen durch stärkere Färbbarkeit des Protoplasmas seiner Zellen. Sein innerer Raum kommuniziert nicht mit den Knospencölomen, aber auch nicht mit der Außenwelt. Gegen die Knospenoberfläche ist er auch deutlich abgegrenzt. Da aber das ganze Gebilde einerseits von den Darm­partien, die sich aus der hintern Partie des endodermalen Urdarms entwickeln, unterscheidet, andererseits mit seiner vordern Spitze viel höher als diese verläuft, kann man es nicht als Produkt des endodermalen Urdarms, sondern der Knospenwand, wahrscheinlich des Proctodäums betrachten. Dafür spricht auch der histologische Bau des Enddarms bei wohlentwickelten Tieren, bei denen darin die Pigmentflecken und die Vacuolen hervortreten.

Nicht ganz klar ist die Bedeutung der besondern Zellenkomplexe *Zgb*<sup>1</sup>, *Zgb*<sup>2</sup>, die auf Fig. 7 u. 8 neben dem linken Rumpfcölom (*l. Rc*) sichtbar sind.

Auf den Schnitten durch die vordere Partie der Halsregion, die teilweise auf Fig. 9 u. 10 dargestellt sind, kann man das Stomodäum erkennen (*Std*), dessen innerer Raum sich nach vorn in die proximale Partie der Notochordaanlage (*Nta*) fortsetzt. Solche vordere Blindtaschen des Stomodäumraums bilden den Axialkanal der hohlen Notochorden.

Die Lumina des Magens und des Mitteldarms stehen dagegen in keinerlei Verbindung mit dem Stomodäumraum, sodaß man sie nur als eine Neubildung betrachten kann.

Als Ergänzung zur erwähnten Serie von Querschnitten können einige schematisierte Umrisszeichnungen der Querschnitte durch eine Regenerationsknospe dienen (Fig. 26—32, Taf. 20), die sich im selben Entwicklungsstadium befindet (Fig. 3, Taf. 19). Auf diesen kann man auch das Proctodäum (*Ed* Fig. 28—30, Taf. 20), den Mitteldarm (*Md* Fig. 27), den Magen (*Mg* Fig. 28, 29, 30), das Stomodäum (*std* Fig. 29, 30) und die Notochorda (*Nt* Fig. 31) erkennen, die in denselben Beziehungen zueinander stehen wie in dem erwähnten Stadium der normalen Knospen, nur liegt hier der Magen der Knospe stets ventralwärts von den Enddarmanlagen und steht in etwas engeren Beziehungen zum Stomodäum. Dieses Stadium der Regenerationsknospe steht in einigen Beziehungen etwas höher als das der normalen Knospe.

Die Schemata auf den Figg. 26—32, Taf. 18 zeigen den Entwicklungsgang des Darmkanals bei *Rhabdopleura* wie in medianen Längsschnitten (Fig. 26—30) so auch in dorsaler Ansicht (Fig. 31 und 32) für alle bekannte Stadien der Knospenentwicklung.

Die Bildung der Tentakel, der Kiemenrinnen, der Kopfschildporen und der Gonaden habe ich auf den von mir untersuchten Knospen nicht beobachten können. Sie erfolgt erst in höhern Stadien der Knospenentwicklung, als ich zu meiner Verfügung hatte.

Die weiteren Veränderungen in den Knospen bei deren Umwandlung in das vollentwickelte Tier bestehen hauptsächlich in der Verkleinerung der Dimensionen des Kopfschildes und in der Vergrößerung des Rumpfvolumens. Die vordere Partie des endodermalen Urdarms, die Notochordaanlage, behält darum ihre frühern Dimensionen bei, oder sie wird sogar etwas kleiner; die hintere Partie, der übrige Darmkanal, dagegen vergrößert sich bedeutend, sodaß in vollentwickelten Tieren die ganze Notochorda nur wie ein kleiner Anhang der vordern Mundraumwand aussieht (*Nt* Fig. 1a, Taf. 17).

Der kontraktile Stiel sondert sich sehr spät durch die Einschnürung der Knospenoberfläche von dem übrigen Körper ab. Wegen



der Vergrößerung der hintern Partie der Knospe und ihres Wachstums nach hinten, hinter seine Ausgangsstelle, wird er sich in entwickelten Tieren an der ventralen Rumpfwand, nicht am Hinterende des Körpers befinden.

Als Hauptergebnisse des Studiums des Knospungsprozesses bei *Rhabdopleura* betrachte ich einerseits die Feststellung des cölomatichen Ursprungs der Herzblase, die durch Verminderung (Fig. 19 bis 22, Taf. 19) des rechten Kopfschildcöloms entsteht, andererseits die Entstehung der Notochorda aus dem endodermalen Urdarm (Fig. 26—32, Taf. 18).

## XX. Der Bau der Wohnröhren.

Die Gehäuse der ganzen Kolonie sehen bei oberflächlicher Betrachtung wie eine Anzahl kriechender Zweige aus (Fig. 1, 6, Taf. 22), von denen zahlreiche einzelne Wohnröhren direkt nach oben (*fw* fig. 6, tab. 25, Zool. Jahrb., Vol. 23; Fig. 1, 2, 6, Taf. 22) oder seitwärts ausgehen (*Str*). Die kriechende Partie der Kolonie oder das kriechende Rohr, die Hauptröhre (*HR* Fig. 1, 2, 6, Taf. 22; auch Fig. 11, Taf. 21) — die branching axis RAY LANKESTER'S — ist entweder unregelmäßig verzweigt oder stark verlängert und hat nur kleine kriechende Seitenäste. Sie ist, wie erwähnt, durch Quersepten in eine Anzahl miteinander nicht kommunizierenden Abteilungen oder Kammern geteilt (*Q* Fig. 5, Taf. 22). Die distalen Enden dieser Kammern biegen sich, von der Anfangsstelle der Kolonie aus betrachtet, nach oben um und erheben sich über die Unterlage, indem sie die sogen. freie Wohnröhre bilden. Das ganze Gehäuse der Kolonie kann man sich also als eine Anzahl aneinander gereihter Wohnröhren vorstellen (*fw* Fig. 2, Taf. 22), worin die Einzeltiere sitzen (*Th*), von denen jedes Rohr einen kriechenden proximalen Teil besitzt (*k.P* Fig. 1, 2, 5, 6, Taf. 22), der ein Bestandteil der Hauptröhre ist und, indem er sich aufrichtet und frei wird, die freien Wohnröhren bildet.<sup>1)</sup> Die Grenze zwischen zwei benachbarten kriechenden Röhren erscheint als ein Querseptum.

Die Wohnröhren können sich, wie erwähnt, entweder direkt von der kriechenden Hauptröhre erheben (*fw*<sup>1</sup> Fig. 1, 2, 6, Taf. 22 u. *fw* Fig. 5, Taf. 22), oder sie gehen zuerst seitwärts von der Hauptröhre ab und kriechen dann selbst eine kurze Strecke weit auf der Unter-

1) *fw* Fig. 1, Taf. 19; Fig. 11, 12, 14, Taf. 21; Fig. 1, 2, 5, 6, 10, Taf. 22.

lage fort; erst dann steigen sie frei nach oben auf. Für solche Partien, die von den kriechenden Hauptröhren durch den Mangel eines Stolos und der Quersepten leicht zu unterscheiden sind, paßt am besten der Name Seitenröhren (*Str*). Diese treten öfter in den Kolonien auf als die direkt nach oben aufsteigenden Wohnröhren. Beide Teile treffen sehr oft in ein und demselben Zweig der Kolonie zusammen (z. B. *fw*<sup>1</sup> und *Str* Fig. 1 oder 6, Taf. 22).

An einigen Stellen, wenn sich die Seitenröhren sehr nahe nebeneinander befinden, liegen sie eine kurze Strecke aufeinander, oder sie kriechen teilweise über die obere, freie Wand der Hauptröhre (Fig. 7, Taf. 22); endlich können sie mit ihren Rändern eine Strecke weit verwachsen. Beim Auseinanderweichen bleiben in diesem Fall die kriechenden Seitenröhren manchmal noch einige Zeit durch eine feine Lage der Röhrensubstanz verbunden.

Die freien Wohnröhren erheben sich in den jungen Kolonien oder im Wachstum begriffenen Zweigen anfangs sehr wenig über die freie Wand der Hauptröhren (*nW* Fig. 6, Taf. 17); erst allmählich, entsprechend dem Wachstum der in ihnen befindlichen Tiere, werden sie zu langen Röhren. Nicht alle Kammern der kriechenden Partie setzen sich in Seitenröhren oder freie Wohnröhren fort und erscheinen daher als geschlossene Räume, die, wie erwähnt, die sterilen Knospen enthalten (*Km* Fig. 2, 12, 13, Taf. 22).

Die Hauptröhre und ihre Zweige zeigen keine besondern Unterschiede, abgesehen von der verschiedenen Höhe der freien Wohnröhren (Fig. 2, Taf. 22) und der Unterbrechung ihrer regelmäßigen Aufeinanderfolge durch die geschlossenen Kammern. Die Art der Verzweigung ist recht mannigfaltig, doch alle Zweige stehen in keinerlei Verbindung untereinander: es fehlt die Bildung der geschlossenen Maschen, wie das z. B. bei den Wohnröhren von *Cephalodiscus dodecalophus* der Fall ist, vollständig. Die Verzweigungen der Kolonie sind nur dichotomische. Auf einer glatten Unterlage bestehen die einzelnen Zweige der Kolonie aus den aufeinanderfolgenden kriechenden Teilen der Wohnröhren, die eine gerade Linie bilden. Auf einer unregelmäßigen Unterlage können die kriechenden Zweige der Kolonie recht verschiedene Formen annehmen, doch bleibt die regelmäßige Aufeinanderfolge der einzelnen freien Röhren, deren Zahl sehr groß sein kann — bis ca. 300 —, erhalten. Die Entfernung der benachbarten Seiten oder freien Wohnröhren voneinander wechselt etwas, beträgt jedoch gewöhnlich ca. 1 mm (Fig. 6, Taf. 22).

Die letzten Wohnröhren der kriechenden Zweige der Kolonie

sind die Endröhren (*Enr* Fig. 2, Taf. 17; Fig. 9—13, Taf. 22, auch *Enr* fig. 1 u. 2, tab. 25, Zool. Jahrb., Vol. 23). Bei den ganz ausgewachsenen Kolonien, bei denen das Weiterwachstum der Zweige beendet ist, ähneln sie entweder vollständig den übrigen Wohnröhren (*Enr*<sup>1</sup> Fig. 11, Taf. 21), oder sie unterscheiden sich nur in wenigen Fällen von ihnen in ihrem Verlauf; man kann z. B. spiral eingerollte Endröhren finden (Fig. 9, Taf. 22). In den jungen Kolonien oder noch im Wachstum begriffenen Zweigen unterscheiden sie sich sehr scharf von den übrigen Wohnröhren. Sie kriechen in ihrem ganzen Verlauf und sind in ihrer distalen Partie geschlossen, d. h. sie ähneln den geschlossenen Kammern der übrigen Stellen der Zweige (*Enr* Fig. 2, Taf. 17; Fig. 10—13, Taf. 22). Die distalen Partien der einzelnen Zweige können verschiedenes Aussehen haben, wie das die Figg. 10—13, Taf. 22 zeigen. Die zugespitzten geschlossenen Endröhren können sich in der Reihe der normalen, frei aufsteigenden Wohnröhren befinden, doch ist dieser Fall ziemlich selten (Fig. 10 u. 11, Taf. 22). In andern Fällen besteht die distale Partie der Zweige aus einer Anzahl aufeinander folgender geschlossener Kammern mit Knospen, von denen die letzte Kammer zugespitzt ist und die Endröhre darstellt (Fig. 13, Taf. 22). In solchen Endröhren befinden sich stets Knospen, manchmal in Mehrzahl, wie die Fig. 10 zeigt. Die kriechenden Endröhren unterscheiden sich sehr scharf von den übrigen Röhren oder Kammern der Hauptröhre durch den Mangel des schwarzen Stolos, der stets im letzten Querseptum endet (*ss* Fig. 10—13). Weiterhin setzt sich nur der junge Stolo ohne schwarze Hülle fort (*fs* Fig. 10 u. 13).

Alle kriechenden Partien der Kolonie — die Hauptröhre und deren Zweige und seine Seitenröhren — sind gegen die Unterlage stark abgeplattet, so daß sie im Querschnitt halbkreisförmig erscheinen (Fig. 4, Taf. 22). Die angewachsene Basalwand (*k. Rw*) ist immer dünn — ca. 3—5  $\mu$  — und der Form der Unterlage angepaßt. Die obere, konvexe Wand ist stets dicker — ca. 8—10  $\mu$  — (*o. Rw*). Die Übergangsstellen zwischen beiden Wandteilen erscheinen als solide Dreiecke (*Vd*).

Die sich frei erhebenden Teile der Wohnröhren sind im Querschnitt stets kreisförmig. An solchen Röhren kann man stets eine Ringelung erkennen (*Rg* Fig. 2, Taf. 22). Sie bestehen nämlich aus einer Anzahl in der Achsenrichtung aufeinandergesetzter ringförmiger Ränder oder Gürtel (*Bd* Fig. 5, Taf. 22; Fig. 1, 3, 4 a—b,

5, Taf. 23). Die distalen Ränder dieser Gürtelbänder sind immer nach außen gekrümmt, wodurch sich an der Oberfläche der Röhren mehr oder weniger stark vorspringende ringförmige Rippen bilden (*Br* Fig. 3, 4 a—b, Taf. 23). Der mittlere Abstand der oberflächlichen Rippen, resp. die Breite der Gürtelbänder wird distalwärts immer geringer (*Bd* Fig. 4 a—b, Taf. 23). Die Entfernung der Rippen voneinander erreicht in der proximalen Partie des freien Wohnrohrs ca.  $25 \mu$  (Fig. 4 b, Taf. 23), in der distalen aber selten  $15 \mu$  (Fig. 4 a). Die innere Oberfläche der Wand des Wohnrohrs ist wegen der Dickenzunahme der Wände in dem proximalen Teil ebener. Die Grenzen der einzelnen Gürtelbänder sind nur im distalen Teil an der Innenfläche als wellenförmige Vertiefungen erkennbar (Fig. 3 u. 4 a, Taf. 23).

Dieselben Verhältnisse zeigt auch die äußere Berippung. In der Mitte des Wohnrohrs ist sie viel schwächer als distal. Die Rippen erheben sich anfänglich nur  $3-4 \mu$  über die Oberfläche (*Br* Fig. 1, Taf. 23). Distalwärts nimmt ihre Höhe allmählich zu, so daß sie bis  $15 \mu$  vorspringen (*Br* Fig. 4 a). Die mittlere Dicke der Wand ist in der proximalen Partie der langen Wohnröhren bedeutender — ca.  $10 \mu$  — als die der distalen, wo sie oft kaum  $3 \mu$  erreicht.

Jedes Gürtelband wird von einer schräg verlaufenden Linie durchzogen (*Ql* Fig. 1 u. 3, Taf. 23), welche gewissermaßen die Verwachsungsstelle des Gürtelbands zu einem geschlossenen „Ring“ darstellt. Die schräge Linie selbst ist nicht gerade, sondern etwas gebogen und geht in die Grenzlinien der benachbarten Gürtel über. Diese Grenzlinien stoßen an den Einmündungsstellen der Querlinien nicht genau zusammen, vielmehr erscheinen die Grenzlinien als die Fortsetzungen der schiefen Querlinien in beiden Richtungen. Wie man auf dem optischen Längsschnitte der Wand sieht (Fig. 1, 3, 4 a—b, Taf. 23), ist der proximale der Gürtelbänder schief konkav. An sie stoßen die distalen Ränder, die konvex und nach außen etwas eingebogen sind und die Rippen bilden. Die Bänder selbst sind entweder eben oder etwas gekrümmt. Diese Biegung ist besonders in der distalen Partie der freien Wohnröhren deutlicher (*Bd* Fig. 4 a), im ganzen aber nur schwach ausgeprägt. Die Querlinien treten ohne bestimmte Regel zueinander auf.

Die Zahl der einzelnen Bänder einer freien Wohnröhre ist sehr verschieden. Röhren von  $1\frac{1}{2}$  mm Länge bestehen aus 65—80 Bändern,

doch finden sich daneben Röhren mit 10—260 Bändern. Ihre Zahl kann also kein Speciesmerkmal sein, wie das die frühern Forscher vermutet haben. Die Länge der freien Wohnröhren hängt einerseits von der Unterlage, andererseits von dem Alter der Kolonie oder der einzelnen Zweige ab. In ein und derselben Kolonie treten neben den sehr hohen freien Wohnröhren auch niedrige auf (s. Fig. 11, Taf. 22).

Die kriechenden Teile der Kolonie — Hauptröhre, kriechende Endröhre und Seitenröhren — haben eine etwas abweichende Berippung, die natürlich nur an der obern Wand entwickelt ist. Diese Berippung erscheint als ein doppeltes System schief zur Achse der Röhre verlaufenden Linien, die an der Mittellinie der Röhrenwand aufeinander stoßen (*HR* Fig. 2, Taf. 22). Das Zusammenstoßen findet nicht immer in der Medianlinie der Hauptröhre statt, sondern zuweilen auch seitlich. Gegenüber der frei sich erhebenden Röhren ist hier die Entfernung dieser Linien, d. h. die Breite der Gürtelbänder, fast 3mal so groß — von 60 bis 90  $\mu$  (*Bd* Fig. 6, Taf. 23). Die Ringelung der freien Wohnröhren ist die direkte Fortsetzung der alternierenden Kreuzung der Hauptröhre (fig. 12a, b, c, tab. 25, Zool. Jahrb., Vol. 23). Die schiefen Querlinien der Gürtelbänder an den freien Wohnröhren (*Ql*) sind also nichts anderes als die Reste der alternierenden zusammenstoßenden Bänder der Hauptröhre. Der Unterschied zwischen der Berippung der kriechenden und der freien Partien der Kolonie besteht ferner noch in ihren verschiedenen Beziehungen zur Wohnröhrenwand: die Berippung der freien Röhren läßt im optischen Durchschnitt immer deutliche Grenzen zwischen den benachbarten Gürtelbändern erkennen, welche von der Oberfläche der Röhre bis zu seiner innern Fläche zu verfolgen sind, d. h. quer durch die ganze Breite der Wohnröhrenwand. An den kriechenden Partien der Kolonie dagegen erscheinen die schiefen Querlinien der obern Wände als schwache Falten der Wandsubstanz, die man nur selten durch die ganze Dicke der Wand verfolgen kann (*Br* Fig. 6, auch 9, Taf. 23).

An den Verzweigungsstellen der Hauptröhren sowie beim Übergang in die freie Wohnröhre ist die strenge Regelmäßigkeit des Alternierens der Linien gestört. Die neuen Bänder bilden sich an den Verzweigungsstellen der kriechenden Partien sehr oft in ganz anderer Richtung, sodaß der Übergang zwischen den Liniensystemen der beiden Röhren fehlt (Textfig. A, s. S. 218). Die Regelmäßigkeit in der Richtung der Rippen oder der alternierenden Linien der Oberfläche

der Wohnröhren hat also nur relative Bedeutung, da mit der Störung keine Veränderungen im Bau des Wohnrohrs selbst verknüpft sind.

Vor den hohen freien Wohnröhren bildet an der Übergangsstelle der kriechenden in die freie Röhre die obere Wand der kriechenden Partie eine mediane innere Längsrippe (*Lrp* Fig. 2a u. 2b, Taf. 23), die sich distalwärts gabelt (Textfig. B) und als 2 ins Innere sich erhebende Längsrippen in die proximale Hälfte der freien Wohnröhre fortsetzt (*Lrp*<sup>1</sup>, *Lrp*<sup>2</sup> Fig. 2c, Taf. 23; auch Fig. 5 u. 7, Taf. 22 und *Lr*<sup>1</sup>, *Lr*<sup>2</sup>, Textfig. B). Diese Rippen dienen wahrscheinlich zur

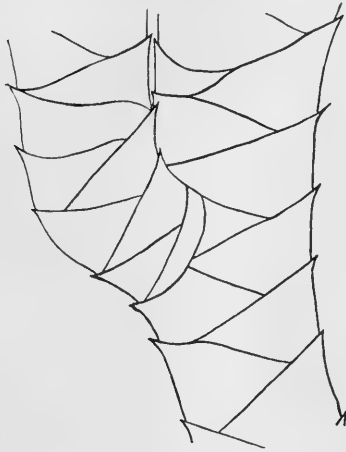


Fig. A.

Oberflächliche Berippung einer Verzweigungsstelle der Hauptröhre von *Rhabdopleura*.

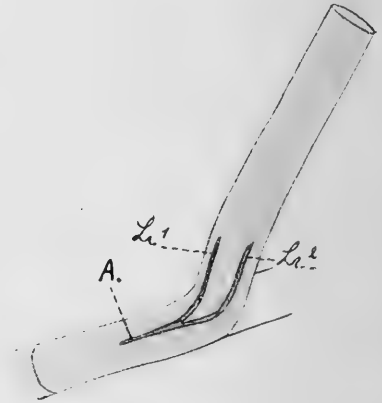


Fig. B.

Schema des Verlaufs der internen Längsrippen in den Wohnröhren. A Ausgangsstelle der beiden Längsrippen (*Lr*<sup>1</sup>, *Lr*<sup>2</sup>). Ansicht der Wohnröhre von oben.

Versteifung der hohlen Wohnröhren. In kurzen niedrigen Wohnröhren fehlen sie gewöhnlich vollständig, oder sie sind nur sehr schwach entwickelt. Sie springen ziemlich tief in das Lumen der Röhre vor. Auf Querschnitten findet man in kriechenden Röhren keine scharfe Grenze zwischen diesen Längsrippen und der Wandsubstanz.

In den freien Röhren dagegen ist eine solche sehr leicht erkennbar (*Lrp* Fig. 5, Taf. 23). Eine Längsrippe besteht im Längsschnitt hier aus einer Anzahl Schichten der Wandsubstanz. An Totalpräparaten sind die Rippen schwer zu erkennen, besonders in der kriechenden Partie. Die Höhe der Längsrippen erreicht im allgemeinen die doppelte Dicke der Wohnröhrenwand.

Abgesehen von den Längsrippen kann man an der Innenfläche der kriechenden Partien der Kolonie noch hier und da besondere Verstärkungs- oder Ergänzungsschichten erkennen. Die Längsrippen können teilweise als besondere Form der Verstärkungsschichten betrachtet werden. Solche Schichten füllen etwaige Vertiefungen der innern Wandfläche aus. So finden sie sich z. B. gewöhnlich längs der Seiten der Verdickung der Basalwand, die den schwarzen Stolo einschließt, sodaß in den Röhren, bei denen der Stolo sehr stark in das innere Lumen vorspringt, die steile Erhebung durch die Entwicklung der sekundären Verstärkungsschichten beiderseits abgeflacht wird (*Ers* Fig. 11, 13, Taf. 23).

Ferner treten solche Verstärkungsschichten häufig an den Umbiegungsstellen der basalen, kriechenden Röhrenwand in die obere freie auf. Solche Verstärkungsschichten kann man an jeder Stelle der kriechenden Röhren treffen (*Ers* Fig. 2a—c, Taf. 23; Fig. 7, Taf. 22); in freien Wohnröhren dagegen fehlen sie völlig.

Die Kammern der Hauptröhren, die eingekapselte sterile Knospen enthalten (Fig. 3, Taf. 18; *Km* Fig. 12, Taf. 22), unterscheiden sich, wie erwähnt, von den übrigen durch die Entwicklung einer schwarzen Schicht an der innern Fläche der Kammer (*sKr* Fig. 4—7, Taf. 18). Dieselbe beginnt am äußern Rand der Öffnung des Seitenzweigs des Stolos, ist also die direkte Fortsetzung der schwarzen Hülle des Stolos (*sKr* und *sH* Fig. 6, Taf. 18) und geht regelmäßig bis zur distalen Partie der Kammern vor. Sie findet auf Kosten des Zwischenraums zwischen der Knospenfläche und der innern Fläche der Wohnröhrenwand statt.

Gewöhnlich ist ihre Dicke dem des Stolos gleich, und nur selten tritt eine Dickenzunahme ein. Bei größerem Abstand der Knospe von der innern Wohnröhrenfläche bleibt oft ein freier Raum zwischen der schwarzen Kruste und der Knospenoberfläche (*R* Fig. 4, 5, Taf. 18), der auch durch Ausscheidung einer durchsichtigen Substanz aus der Knospe ausgefüllt werden kann. Die schwarze Kruste wird dann vollständig innerhalb der durchsichtigen Wohnröhrenwand eingeschlossen (*sKr* Fig. 7, Taf. 18). Auf Schnitten durch die Wohnröhrenwand kann man also 3 Schichten unterscheiden: eine äußere, durchsichtige (*o. Rw* Fig. 7, Taf. 18), eine mittlere, dunklere (*sKr*) und eine innere, durchsichtige (*Ers*).

Die Quersepten der Hauptröhre (*Q* der Figuren<sup>1)</sup>) bilden

1) *Q* Fig. 2, 4—7, 13, Taf. 17; Fig. 1, 3, Taf. 18; Fig. 1, 2,

sich entweder unmittelbar nach dem Entstehen einer Wohnröhre im Anschluß an dasselbe oder an beliebigen Stellen der kriechenden Hauptröhre zur Abkammerung der geschlossenen in die freie Wohnröhre sich nicht fortsetzenden Abteilungen derselben, wo sich die sterilen Knospen befinden. Von den beiden Quersepten, die diesen Raum abgrenzen ( $Q^1$  u.  $Q^2$  Fig. 1, Taf. 18), ist stets das proximale, neben dem sich die Seitenzweige des Stolos für die entsprechende sterile Knospe befindet, dicker als das distale.

In den freien Wohnröhren oder in den Seitenzweigen fehlt jede Spur von Quersepten vollständig. Die Zeichnungen, die RAY LANKESTER<sup>1)</sup> geliefert hat (RAY LANKESTER, tab. 39, fig. 1 *e. e*) oder auch DELAGE<sup>2)</sup> (fig. 115), wo nämlich eine freie Wohnröhre aus der Mitte der kriechenden zwischen 2 ziemlich weit davon liegenden Quersepten entspringt, sind nicht richtig. Etwas ähnliches habe ich niemals beobachtet. Auch an den Verzweigungsstellen der Röhren finden sich immer Quersepten (Fig. 2, Taf. 17; Fig. 8, Taf. 22).

Die Dicke der Quersepten ist sehr verschieden. Neben den feinsten Septen, die dünner als  $10 \mu$  sind, finden sich auch solche, die dicker als  $160 \mu$  sind. Die Untersuchung des feinern Baues zeigt, daß die Septen ein Aggregat von Schichten der Wohnröhrensubstanz sind, die den erwähnten Ergänzungs- oder Verstärkungsschichten entsprechen (Fig. 7, Taf. 22; Fig. 8 u. 9, Taf. 23). Diese Schichten sind besonders gut an dicken Septen zu erkennen. Die genauere Untersuchung ergibt, daß die feinsten Septen nicht, wie ich früher annahm, direkt in die Wohnröhrenwand übergehen, sondern daß die Septenschichten ( $Q_{ss}$ ) sich stets nur an die Röhrenwand anlegen (*o. Ric* u. *Bd*). Man kann immer eine scharfe Grenze zwischen der Röhrenwand und den Schichten des Querseptums erkennen. Der Verlauf der letztern ist recht unregelmäßig. Keine Schicht durchzieht das ganze Lumen der Wohnröhre. Daß die Bildung der Septen allmählich von der innern Fläche der Röhrenwände bis zur Mitte des Lumens erfolgt, wird durch das im ganzen seltne Vorkommen durchbohrter, d. h. nicht ganz ausgebildeter, Septen bestätigt (Fig. 15, 16, Taf. 23). Die zuerst gebildeten Schichten der Septen springen

Taf. 19; Fig. 11—15, Taf. 21; Fig. 1, 2, 5—13, Taf. 22; Fig. 8, 9, 12, 16, Taf. 23.

1) E. RAY LANKESTER, A contribution to the knowledge of Rhabdopleura, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 24, 1884.

2) Y. DELAGE, Traité de zoologie concrète, Vol. 5, Vermidiens, Paris 1897.



von der Wand der Röhre ins Lumen vor, und ihre innern Ränder erscheinen in Beziehung auf das Septum als eine Anzahl konzentrischer Ringe und erfüllen mehr und mehr das ganze Lumen der Röhre (*Qss* Fig. 16, Taf. 23). Nur die dicken Quersepten verlaufen alle senkrecht, quer zur Hauptröhre, während die dünnern auch schief aufsteigen können ( $Q^2$  Fig. 1, Taf. 18; *Q* Fig. 12, Taf. 23).

Die Unterschiede in der Richtung der Schichten der Querseptumsubstanz im Vergleich mit denen der Wände, ihre scharfe Abgrenzung den Gürtelbändern der Wohnröhrenwände gegenüber sowie das Vorhandensein kriechender Endröhren mit mehreren Knospen ohne Scheidewände zwischen ihnen ( $Kn^1—Kn^4$  Fig. 10;  $Kn^1, Kn^2$  Fig. 13, Taf. 22; *Kne, Kn^1* Fig. 13, Taf. 17) zeigen, daß die Quersepten sekundäre Gebilde sind, die sich erst nach der völligen Ausbildung der Hauptröhre zusammen mit der Entstehung der freien Wohnröhren entwickeln. Beim Weiterwachstum der Endröhren vergrößern sich die Entfernungen zwischen den darin befindlichen Knospen, und in diesen Zwischenräumen bilden sich die Quersepten. Zur Zeit, wo die Quersepten sich zu bilden anfangen, entwickeln sich an der dorsalen Wand die Öffnungen für die jungen freien Wohnröhren.

Die Bildung der neuen freien Wohnröhren kann zweierlei sein. Wenn sie sich auf den Endröhren oder auf den alten Partien der Kolonie bilden und sich frei von der obern Wand der kriechenden Röhren erheben, tritt keine Bildung neuer Zweige der Hauptröhre ein (*n. W* Fig. 6, Taf. 17). Die Entstehung derartiger neuer Wohnröhren hat RAY LANKESTER zuerst beobachtet. Er vermutete, daß hier zunächst ein Durchbruch der obern Wand der alten Röhre stattfindet und hierauf der Rand dieses Lochs zu einer neuen freien Wohnröhre auswächst. Er schreibt (p. 7)<sup>1)</sup>:

„When a bud reaches a certain stage in development it breaks through the wall of its chamber and grows outwards in a direction forming a sharp angle to the axis. At the same time the young bud which thus bursts its prison wall forms a ring around the orifice of rupture, and upon this a second, third, fourth, and so on, building up its polyp-tube as it advances in growth.“

Die Möglichkeit eines solchen Durchbruchs der alten Wohnröhre schien mir zuerst zweifelhaft. Die Bilder jedoch, die auf

1) E. RAY LANKESTER, A contribution to the knowledge of Rhabdopleura, in: Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. 24, 1884.

Fig. 6, Taf. 17, teilweise Fig. 7, Taf. 23 dargestellt sind, sprechen bestimmt für die Meinung RAY LANKESTER'S. Die Berippung der neuen jungen Wohnröhre (*n. W*) unterscheidet sich von den übrigen freien Wohnröhren. Die Gürtelbänder daran sehen nämlich viel höher aus als bei alten, und die oberflächliche Berippung ähnelt mehr der der kriechenden Partien. Bei ganz jungen freien Wohnröhren sind auch die Grenzen zwischen der jungen und alten Röhrenwand leicht zu erkennen. Die Bildung der freien Wohnröhren beim weitem Wachstum der geschlossenen Kammern in den übrigen Partien der Kolonie, die die Knospen enthalten (z. B. *Km* Fig. 4, 5, Taf. 17), geht in ähnlicher Weise vor sich.

Wenn die neuen Wohnröhren sich seitlich von den Hauptachsen bilden (wie *nW* Fig. 8, Taf. 17 und Fig. 25, Taf. 23), tritt gewöhnlich die Bildung neuer Zweige der Kolonie ein. Diese hängt von dem Verlauf des Stolos und seiner Seitenzweige ab. An einem vom Stolo entwickelten Seitenzweige bildet sich zunächst eine Knospe, die eine neue Röhre ausscheidet. Letztere sieht zuerst wie eine kleine, geschlossene Blase aus, welche die Knospe umschließt und eine eigentümliche Berippung hat. Dieselbe besteht ähnlich wie bei den kriechenden Röhren aus alternierenden Linien, die jedoch weiter voneinander abstehen als die der erstern (*Br* Fig. 8, Taf. 17). Wenn unter solchen „Blasen“ der schwarze Stolo weiter wächst, tritt die Bildung neuer Zweige der Hauptröhre ein.

Die Substanz aller Wohnröhren, Quersepten usw. ist überall gleich — glasartig, durchsichtig. Bei den stärksten Vergrößerungen sieht sie schwach hellbräunlich aus. Obwohl sie sich sehr leicht schneiden läßt, ist sie ungemein brüchig, so daß das Präparieren der Kolonien eine recht schwere Arbeit ist.

Bei schwachen Vergrößerungen an ungefärbten Präparaten der Wohnröhren erscheinen die einzelnen Gürtelbänder der Röhrenwände, die Schichten der Quersepten und Längsrippen sowie die Ergänzungsschichten entweder homogen oder nur fein gestreift (*Bd* Fig. 5, Taf. 23). Die innere Strichelung oder Streifung geht im optischen Durchschnitt der Wände parallel den zusammenstoßenden Grenzen der Gürtelbänder oder Schichten. Besonders deutlich tritt diese Strichelung nach Färbung mit Methylenblau hervor (Fig. 14, Taf. 22). Auf den Querschnitten zeigen die innersten Bänder zahlreiche Punkte oder kurze Linien, die auf die Anwesenheit einer innern Struktur hinweisen. Die Färbung mit andern Farben zeigt sie nicht so deutlich wie die mit Methylenblau. Oft sehen die Gürtelbänder

auch nach längerer Färbung — z. B. mit Boraxkarmin oder Dahlia — ganz homogen aus. Nach BLOCHMANN'scher Flüssigkeit färbt sie sich hellblau.

Direkte Maceration (Zerklopfung nach Einwirkung von 37% Salzsäure, 35% Kalilauge oder 89% Schwefelsäure) und Pressung offenbart nichts Besonderes im feinem Bau der Gürtelbänder oder Schichten. Die Substanz zerfällt entweder in einen sehr feinen formlosen Brei oder in feinste Lamellen.

Das Austrocknen der Wohnröhre wurde an ganzen Stücken sowie an Schichten vorgenommen; entweder wurden diese aus Xylol in Luft auf dem Wärmeschrank (40—50° C) gestellt und nur mit einem Uhrglas zum Schutz gegen den Staub bedeckt, oder sie wurden in Xylol unter die Luftpumpe gebracht und im Vacuum getrocknet. Endlich wurde schnelles und kurzes Austrocknen der in Xylol befindlichen Schnitte oder Fragmente über der Gasflamme bewirkt. In allen Fällen, wenn nicht direkt in Luft untersucht wurde, erfolgte sofortige Übertragung in vorher auf dem Deckglas erhitzten Kanadabalsam, der so rasch erhärtet, daß er nicht in alle feinsten Hohlräume eindringt.

Das Austrocknen der Schnitte auf dem Wärmeschrank sowie von ganzen Fragmenten überhaupt ergab keine wesentlichen Resultate. Dagegen zeigt das Austrocknen der Schnitte über der Flamme in deren Innern eine große Menge kleinster, gaserfüllter Räumchen (Fig. 3, Taf. 22); auch finden sich vereinzelt Bläschen (*Bl*), fast immer aber Längsreihen von solchen Bläschenkettchen (*Blr*). Oft verschmelzen diese zu kurzen Längsröhrchen, die sich an einem oder an beiden Enden allmählich verkleinern (*Lr*). Die Richtung all dieser gaserfüllten Gebilde ist immer parallel der im unveränderten Zustand beobachteten Streifung.

Diese Bilder zeigen, daß die Schichten, aus denen die Wohnröhre besteht, eine feine alveolar-wabige Struktur haben. Die Alveolen sind alle in der Richtung der Streifung angeordnet, und die längsverlaufenden Wände sind dichter, so daß sie als feinste Linien in der Substanz zu erkennen sind und die erwähnte Streifung hervorrufen. Durch Erhitzen wird die Erweiterung der Alveolen bis zur Sichtbarkeit bewirkt. Wegen ihrer geringen Dimensionen ist es unmöglich, die dichtern Längswände durch Maceration zu isolieren und als Fibrillen mit den Resten der Querwände zu erhalten, wie das bei ähnlichen Gebilden anderer Tiergruppen (z. B. Kokons von Hirudineen) möglich ist.

Ähnliche Bilder, aber etwas unklar und nicht so beweiskräftig, zeigen die Schnitte nach dem Austrocknen im Vacuum. Die Zahl der gaserfüllten Bläschen ist hier viel geringer als nach dem Erhitzen über der Flamme.

In der jungen, noch geschlossenen Wohnröhre, die in Fig. 8, Taf. 17 *nW* (auch Fig. 25, Taf. 23) dargestellt ist, sieht man an der Basis 2 innere Verdickungen der Wand ( $Vd^1$ ,  $Vd^2$ ). Das sieht im Querschnitt durch die Wohnröhre sehr eigentümlich aus (Fig. 14, Taf. 23). Hier bemerkt man, daß diese Verdickungen sich als ein Aggregat von hohlen Kügelchen darstellen, die unregelmäßig länglich oder kuglig sind (*Bl*). Sie liegen teils mehr oder weniger frei voneinander, teils, gegen den innern Wohnröhrenraum, sehr dicht. In diesem Fall gehen sie ohne sichtbare Grenzen in die normale Wohnröhrensubstanz über (*o. Rw*, *k. Rw*).

Die Substanz der Wohnröhren ist ein Ausscheidungsprodukt nicht nur der Drüsenpartie des Kopfschildes der Knospen oder Tiere, sondern wahrscheinlich auch aller Stellen der Körperoberfläche, wo die Epithelzellkerne mehrschichtig angeordnet sind. Letztere Stellen scheiden vermutlich die Substanz der kriechenden Röhren aus, während die der freien Wohnröhren wahrscheinlich nur das Produkt der Drüsenpartie des Kopfschildes ist.

Im ganzen ähnelt die Substanz der Wohnröhren bei *Rhabdopleura* nach allen ihren Eigenschaften am meisten der der Appendiculariengehäuse. In der Substanz der Wohnröhren treten nicht selten am häufigsten in alten Kolonien besondere Einschlüsse hervor, die wie eine Reihe darin eingeschlossener Hohlräume oder Zellen aussehen (*Lr* Fig. 26, Taf. 23). Ähnliche Gebilde zeigen sich auch auf der Oberfläche der Substanz als sich frei erhebende Ketten hohler Zellen, die nur mit ihren proximalen Enden an die Wohnröhrenwand angeheftet sind. Die distalen Zellen solcher Ketten sind gewöhnlich größer als die proximalen. Wahrscheinlich sind diese Gebilde tote Hüllen gewisser in der Substanz parasitierenden Organismen.

In der durchsichtigen Substanz der Wohnröhren tritt selten eine anomale Modifikation auf, besondere Schichten undurchsichtiger schwarzer oder halbdurchsichtiger bräunlich-grauer Substanz (*dsb* Fig. 10—13 u. 15, Taf. 23). Dieselben sind identisch mit der schwarzen Kruste in den Kammern der eingekapselten sterilen Knospen. Solche Veränderungen treten nur in den Hauptröhren auf.

Im Gegensatz zur erwänten schwarzen Kruste der Kammern

der eingekapselten sterilen Knospen, die eine direkte Fortsetzung der schwarzen Hülle des Stolos darstellt und zufällig auch an beliebigen Stellen der Hauptröhre (z. B. um die Öffnungen der unvollkommenen Quersepten (Fig. 15, Taf. 23) hervortritt, sind die anomalen Schichten der dunklern Substanz vollständig von der schwarzen Hülle der Stolo unabhängig. Sie bilden sich entweder auf der innern Fläche der Wohnröhren oder auch in ihrem Innern, sodaß hier, wie bei den eingekapselten sterilen Knospen, die dunklere Schicht innerhalb der durchsichtigen eingeschlossenen ist (*dsb* Fig. 10, 11, Taf. 23).

In den alten Kolonien zerspringt manchmal diese mittlere Schicht in eine Anzahl polygonaler Plättchen, die voneinander durch die durchsichtige Substanz (*Zr*) getrennt sind (Fig. 11, Taf. 23).

Nicht sehr selten sind Einschlüsse der durchsichtigen Substanz vorhanden, die nur schwach bräunlich sind und eine Übergangsform zwischen der dunkeln Substanz der Stolahülle und der durchsichtigen Substanz der Wohnröhren darstellen (*dsb* Fig. 12, Taf. 23). Um die jungen hohlen eingeschlossenen Stolonen bildet sich die schwarze Hülle auch zuerst als eine Schicht durchsichtiger bräunlicher Substanz, die sich durch Verdunklung der durchsichtigen entwickelt. Zwischen den beiden Substanzen — der schwarzen und der durchsichtigen, farblosen — existiert in den Gehäusen von *Rhabdopleura* kein wesentlicher Unterschied.

Erwähnte Anomalien können kaum rein zufällig sein. Sie lassen vielmehr vermuten, daß die schwarze Substanz früher in den Kolonien der Ahnen der rezenten *Rhabdopleura* viel weiter verbreitet war als jetzt.

Die chemische Prüfung war wegen der geringen Dimensionen der Wohnröhren nicht leicht und ist nur in ganz geringem Umfang angestellt worden.

Die durchsichtige farbige Substanz der freien Wohnröhren zeigt keine von den charakteristischen Eiweißreaktionen: MILLON'S Reagenz, Xanthoproteinprobe, Biuretreaktion und auch die Furfurolreaktion geben keine positiven Farbenveränderungen. Die Substanz steht dem Chitin nahe, da sie nach Erhitzung in Salzsäure auf dem Objektträger eine dunkelbraune Lösung gibt, an deren Rändern nach dem Austrocknen eine Anzahl rhombischer Krystalle (wahrscheinlich salzsaures Glycosamin) hervortritt. Letzteres trifft jedoch nicht in allen Fällen zu.

## XXI. Die Anfangsstelle der Kolonie.

Die Anfangsstelle der Kolonie (*Ast* Fig. 11—15, Taf. 21; Fig. 17—20 u. 24, Taf. 23, s. auch fig. 1 u. 2, tab. 25, Zool. Jahrb., Vol. 23), die den übrigen Stellen der Hauptröhre gegenübergestellt werden kann, ist außerordentlich schwer zu erhalten. Von ca. 300 Kolonien, die ich zu meiner Verfügung hatte, war sie nur in 11 Kolonien erhalten; in allen übrigen war sie abgerissen. Die meisten von mir gefundenen Kolonien krochen auf Bryozoen- oder Serpulidenröhren, von denen beim Dredgen gewöhnlich nur die distalen von den Felsen des Meeresbodens sich frei erhebenden Partien erhaltlich sind. Ihre Basalteile sowie besonders die Steine selbst, an denen hauptsächlich die Anfangsstellen der Kolonien kriechen, kann man sehr schwierig, nur zufällig, bekommen. Von den erwähnten 11 Kolonien mit der Anfangsstelle (von welchen 7 direkt auf den Steinen vor der Basis der Bryozoen- oder Serpularöhren oder Muscheln krochen) waren nur 3 in ziemlich gutem Erhaltungszustand. Ich kann daher hier nur einen kurzen Überblick der Gesamtorganisation der Anfangsstelle geben, ohne mich in Details einzulassen.

Alle andern Forscher haben nur distale Bruchstücke von Kolonie ohne Anfangsstelle vor sich gehabt.

Man kann zwei verschiedene Formen von Anfangsstellen erkennen:

a) Anfangsstellen, von denen die ganze Kolonie nur einseitig, in einer Richtung wächst (6 beobachtete Fälle). Man findet in der ganzen Kolonie also nur eine Richtung in der Aufeinanderfolge der freien Wohnröhren (*Ast* Fig. 11 u. 12, Taf. 21; Fig. 24, Taf. 23).

b) Anfangsstellen, von denen die Hauptröhre beiderseits in zwei verschiedene Richtungen ausgehen (5 beobachtete Fälle) (Fig. 13, 14 u. 15, Taf. 21).

An allen Anfangsstellen der Kolonie, sowohl an den einseitig als auch an den beiderseits weiter wachsenden, ließen sich folgende Bestandteile unterscheiden:

1. Ein Ring des schwarzen Stolos oder der sog. Embryonalring (*Er* Fig. 11—15, Taf. 21; Fig. 24, Taf. 23). Er besteht aus einer Anzahl alternierender Verdickungen (*Vd* Fig. 24, Taf. 23) und Verengungen (*Vg*), von denen die letztern etwas durchsichtig sind. Die Form des Rings ist nicht kreisförmig, sondern stets polygonal oder trapezoid. Es fehlen die Seitenzweige vollständig. Der Hauptstamm des schwarzen Stolos der Kolonie geht aus einer der erwähnten Verdickungen hervor und verläuft zuerst vollständig geradlinig (s. s

Fig. 12, Taf. 21; Fig. 24, Taf. 23). Der innere Bau des Embryonalrings ähnelt dem des schwarzen Stolos der übrigen Teile der Kolonie vollständig (Fig. 16, Taf. 21).

2. Eine spiral eingerollte oder ringförmige Wohnröhre, deren Basalwand den Embryonalring enthält ( $Wr^1$  Fig. 12, 14, 15, Taf. 21). Sie war in allen Anfangsstellen vollständig leer und in vielen sehr stark zerstört. Nur an 6 Anfangsstellen war die Basalwand erhalten (*k. Rw* Fig. 16, Taf. 21).

3. Eine besondere Zentralblase oder Embryonalblase ( $Ebl$  Fig. 11, 12, 14, 15, Taf. 21), die sich innerhalb derselben Wohnröhre befindet. Diese Blase besteht aus derselben durchsichtigen Substanz wie die übrige Wohnröhre der Kolonie. In allen beobachteten Fällen war sie leer. Nur in einer einzigen Kolonie war diese Embryonalblase unversehrt. In einer andern setzte sich seine obere, freie Wand in eine sich frei nach oben erhebende Röhre fort, deren distale Partie abgebrochen war ( $Ebl$  Fig. 15, Taf. 21).

Die regelmäßige Aufeinanderfolge der Wohnröhren fängt erst längs des geradlinig vom Embryonalring ausgehenden schwarzen Stolos in der Weise an, daß die sich frei erhebenden Wohnröhren (und alle Seitenröhren) von der Anfangsstelle aus gerechnet distalwärts abgehen.

Abgesehen von den erwähnten Bestandteilen wurden bei den meisten Kolonien (7) noch besondere Nebenringe ( $Sr^1, Sr^2$  Fig. 11, 12, 14, Taf. 21) oder sekundäre Ringe des schwarzen Stolos beobachtet, die jedoch nicht von dem Embryonalring direkt, sondern nur von besondern knopfartigen Erweiterungen des geradlinigen Stolos ausgehen; diese Erweiterungen befinden sich in einigen Fällen sehr nahe dem Embryonalring — bis  $10 \mu$  — ( $Vd$  Fig. 14), in andern weiter als  $1\frac{1}{2}$  mm ( $Vd$  Fig. 12). Diese Nebenringe haben selten Erweiterungen, gewöhnlich sind sie den normalen Stolostämmen ähnlich, haben auch Seitenzweige gegen die Wohnröhren, die sich darum befinden ( $szw^1$  Fig. 12). Die Wohnröhren, deren Basalwände Nebenringe enthalten, unterscheiden sich sehr scharf von den übrigen Wohnröhren der Kolonie durch ihre eigentümliche Anordnung in Kreise ( $Wr^2, Wr^3, Wr^4$  Fig. 11, 12 u. 14, Taf. 21). Die Richtung ihrer Aufeinanderfolge ist also auch eine ganz andere als bei der übrigen. In diesen sog. ersten Wohnröhren der Kolonie wurden in 3 Kolonien normal entwickelte Tiere gefunden, die an den Seitenzweigen der Ringe angeheftet waren ( $szw^1$  u.  $Th$  Fig. 12). In 2 Kolonien waren sie steril, in der 3. traten zwischen den sterilen Tieren auch geschlechtsreife Männchen auf, die auch in den übrigen Partien der Kolonie vorhanden waren.

Diese Wohnröhren sind alle miteinander durch durchsichtige Wohnröhrensubstanz verkittet; auch die Räume innerhalb der Ringe sind durch Schichten derselben Substanz abgeschlossen, sodaß auf den Schnitten durch diese Stelle eine Anzahl besonderer, geschlossener oder sich frei nach außen öffnender leerer Räume erkennbar ist.

Die Figg. 17—20, Taf. 23 stellen einige Querschnitte durch die Anfangsstelle dar, die in Fig. 11 u. 12, Taf. 21, dargestellt ist. Hier findet sich neben den Nebenringen ( $Sr^1$ ,  $Sr^2$  Fig. 18, 20) ein großer blasenförmiger Raum ( $R$ ), der sich nach oben in eine spiral eingerollte Wohnröhre fortsetzt ( $Wr^2$  Fig. 12, Taf. 21). Die übrigen Räume sind größtenteils ohne Kommunikation miteinander und öffnen sich auch nicht nach außen ( $R^1$ ,  $R^2$  Fig. 18, 19, 20). Das ganze Aggregat von Wohnröhren ist von dem Embryonalring durch eine kriechende Wohnröhre getrennt, die sich nicht in eine freie Wohnröhre fortsetzt ( $k. P$  Fig. 12;  $W^1$  Fig. 17, Taf. 23) und neben der Verdickung des geradlinigen Stolos, von dem die Nebenringe ausgehen, mit einem Querseptum endet ( $Q$  Fig. 18). In dieser Wohnröhre ist nur ein formloses Zellenaggregat erkennbar, das mit einer dünnen Hülle bedeckt ist ( $Zgb$  Fig. 17). Von der erwähnten Verdickung des geradlinigen Stolos ( $Vd$ ) gehen nicht nur die Nebenringe aus, sondern auch ein sehr kurzer Seitenzweig, an dem der Stiel eines Tiers angeheftet ist, das in einer der ersten Wohnröhren der Kolonie sitzt ( $Wr^3$  Fig. 12, Taf. 21).

Die Nebenringe treten, wie bei einseitig sich fortsetzenden Anfangsstellen (Fig. 11, 12, Taf. 21), so auch in beiderseitig sich fortsetzenden hervor, wo in jeder Richtung je ein oder ein Paar Nebenringe vorhanden ist ( $Sr^1$ ,  $Sr^2$  Fig. 14, Taf. 21).

In den übrigen 4 Fällen, wo die Nebenringe fehlen, liegen die ersten Wohnröhren der Kolonie auch etwas irregulär (wie z. B. in Fig. 13, Taf. 21). Sie gehen zuerst in allen Richtungen, sodaß erst später die regelmäßige Aufeinanderfolge beginnt.

Aus diesem kurzen Überblick der Gesamtorganisation der eigentümlichen Anfangsstelle der Kolonien von *Rhabdopleura* wird es klar, daß man nach der Betrachtung des so geringen und so schlecht erhaltenen Materials, das ich zur Verfügung hatte, keine bestimmten Behauptungen über die Bedeutung ihrer einzelnen Bestandteile aussprechen kann.

(Fortsetzung folgt.)



## Erklärung der Abbildungen.

## Allgemeine Bezeichnungen.

*d* dorsal  
*v* ventral  
*r* rechte  
*l* linke Wand, Partie etc.

z. B.: *d. W* dorsale Wand  
*l. He* linkes Halsregioncölom  
*r. He* rechtes Halsregioncölom usw.

<i>Ah</i> Afterhügel	<i>fw</i> frei sich erhebendes Wohnrohr
<i>Ast</i> Anfangsstelle der Kolonie	<i>fz</i> frei ins Cölom schwimmende Zellen
<i>a. Zs</i> äußere Zellschicht	<i>Gp</i> Genitalporus
<i>Bd</i> Band	<i>Gz</i> Ganglienzelle
<i>Bdt</i> Blindtasche	<i>H</i> Herz
<i>Bg</i> Bindegewebe	<i>Hbl</i> Herzblase
<i>Bl</i> Bläschen	<i>He</i> Halsregioncölom
<i>Blr</i> Bläschenkette	<i>Hd</i> Hoden
<i>Bm</i> Basalmembran	<i>hP</i> hintere Partie des Kopfschildes
<i>Br</i> Berippung	<i>HR</i> Hauptröhre der Kolonie
<i>Cgl</i> Cerebralganglion	<i>Ist</i> innerer Stab
<i>est</i> kontraktiler Stiel	<i>i. Zs</i> innere Zellschicht
<i>D</i> Drüsen	<i>K</i> Kern
<i>Dp</i> Drüsenpartie	<i>Km</i> Kammer
<i>dsb</i> dunkle Substanz	<i>Kn</i> Knospe
<i>Dt</i> Dotter	<i>Knc</i> Knospencölom
<i>Dts</i> Dottersack	<i>Knst</i> Knospenstiel
<i>Ebl</i> Embryonalblase	<i>Knstc</i> Cölom des Knospenstiels
<i>Ed</i> Enddarm	<i>k. P</i> kriechende Partie
<i>Enr</i> Endrohr	<i>k. Rw</i> kriechende Rohrwand
<i>Epf</i> Epibranchialfalten	<i>Ks</i> Kopfschild
<i>Er</i> Embryonalring des schwarzen Stolos	<i>Ksc</i> Kopfschildcölom
<i>Ers</i> Ergänzungsschicht	<i>Ksk</i> Kopfschildkanal
<i>fs</i> freier oder junger Stolo	<i>La</i> Lophophorarm

<i>Lac</i> Lophophorarcöloin	<i>Rf</i> Rumpf
<i>Lr</i> Längsröhrchen	<i>Rg</i> Ringelung
<i>Lrp</i> Längsrippe	<i>Rn</i> Medianrinne
<i>Ls</i> Längsseptum	<i>Rnk</i> Regenerationsknospe
<i>M</i> Muskelfibrillen	<i>SA</i> Stoloanhang
<i>Mes</i> Mesenterium	<i>Sc</i> oder <i>sc</i> Cöloin des freien Stolos
<i>Md</i> Mitteldarm	<i>sH</i> schwarze Hülle
<i>Mg</i> Magen	<i>s. Kr</i> oder <i>Skr</i> schwarze Kruste
<i>Msp</i> Medianseptum	<i>Sr</i> Nebenring des schwarzen Stolos
<i>Nphk</i> Nephridialkanal	<i>ss</i> schwarze Stolo
<i>Nphp</i> Nephridialporus	<i>St</i> Stiel
<i>Nt</i> Notochorda	<i>Ste</i> Stielcöloin
<i>Nta</i> Notochordaanlage	<i>Std</i> oder <i>std</i> Stomodäum
<i>n.W</i> neues Wohnrohr	<i>St. Kn</i> ( <i>stKn</i> ) sterile Knospe
<i>Oe</i> Ösophagus	<i>St.M</i> Stielmuskulatur
<i>Oef</i> Öffnung	<i>Str</i> Seitenröhre
<i>Ol</i> Oberlippe	<i>szw</i> Seitenzweig des schwarzen Stolos
<i>o. Rw</i> obere Rohrwand	<i>Th</i> Tier
<i>p</i> Pigmentfleck	<i>Ur</i> Urdarm
<i>Pep</i> Peritonealepithel	<i>Vd</i> Verdickung
<i>pstr</i> Pigmentstreif	<i>vdN</i> vorderer Dorsalnerv
<i>Q</i> Querseptum des Wohnrohrs	<i>Vg</i> Verengung
<i>q</i> Querseptum der Knospe oder des Körpers	<i>Vt</i> Vertiefung
<i>Ql</i> Querlinie	<i>Vz</i> Verzweigung
<i>Qss</i> Septenschichten	<i>Wr</i> oder <i>W</i> Wohnrohr
<i>R</i> Raum	<i>Zgb</i> Zellgebilde
<i>Re</i> Rumpfcöloin	<i>Zr</i> Zwischenraum

## Tafel 17.

Fig. 1. Schemata der Gesamtorganisation des Körpers von *Rhabdopleura*.

Fig. 1a. Schema der Organisation des Körpers. Medianer Längsschnitt.

Fig. 1b. Schema der Organisation der vordern Körperpartie. Ansicht von der dorsalen Körperseite.

Fig. 2. Eine Partie der Kolonie, wo die Bildung der Knospen stattfindet. 26 : 1.

Fig. 3 u. 4. Die Knospen Stadium B. Fig. 3 171 : 1. Fig. 4 71 : 1.

Fig. 5. Knospe im Stadium E, die sich aus dem alten Stolo entwickelt. Dorsalansicht. 171 : 1.

Fig. 6. Knospe im Stadium D von der ventralen Seite. 171 : 1.

Fig. 7. Umriß derselben Knospe (Stadium D, Fig. 6) von der dorsalen Seite. 171 : 1.

Fig. 8. Knospe im Stadium F, die in einem jungen noch nicht offenen Wohnrohr liegt (s. Fig. 25, Taf. 23). Ventralansicht. 171 : 1.

Fig. 9. Umriß derselben Knospe (Stadium F, Fig. 8) von der dorsalen Seite. 171 : 1.

Fig. 10. Knospe im Stadium G. Ventralansicht. 150 : 1.

Fig. 11. Knospe im Stadium G. Dorsalansicht. 150 : 1.

Fig. 12. Knospe im Stadium H. Halbschematisierte Ansicht von der rechten Körperseite. 86 : 1.

Fig. 13. Die weiter wachsende Spitze des Stolos, an dem 2 Knospen im Stadium C (*Kn. C*) und im Stadium I (*Kn. I*) sitzen. Ansicht von der ventralen Seite der großen Knospe. 107 : 1.

Fig. 14. Dieselben Knospen von der dorsalen Seite der großen Knospe (Fig. 13). Schematisch. 107 : 1.

### Tafel 18.

Fig. 1. Eine sterile Knospe. 176 : 1.

Fig. 2. Eine Partie des Längsschnitts durch eine sterile Knospe. 950 : 1.

Fig. 3. Bildung der schwarzen Kruste um die sterile Knospe. Entstehung einer eingekapselten sterilen Knospe. 43 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch eine eingekapselte sterile Knospe. 90 : 1.

Fig. 5. Eine Partie des Längsschnitts durch eine eingekapselte sterile Knospe. 214 : 1.

Fig. 6. Schema der Entstehung der schwarzen Kruste um die sterilen Knospen aus der schwarzen Hülle des Stolos.

Fig. 7. Eine Partie des Längsschnitts durch eine eingekapselte sterile Knospe, deren schwarze Kruste (*sk*) in die Wohnröhrensubstanz eingeschlossen ist. 1160 : 1.

Fig. 8—13. Schemata der Knospenbildung aus dem freien hohlen Stolo.

Fig. 8. Ventralansicht des hintern Körperteils des vermutlichen ersten Tiers der Kolonie mit der jungen hohlen Stoloanlage.

Fig. 9. Seitenansicht der jungen Stoloanlage.

Fig. 10. Die Entstehung des Knospenstadiums A. Seitenansicht.

Fig. 11. Schema des Knospenstadiums A im Flächenschnitt.

Fig. 12. Bildung des Knospenstadiums B.

Fig. 13. Bildung des Knospenstadiums C.

Fig. 14. Schnitt längs der linken Seite der Knospe im Stadium B. 342 : 1.

Fig. 15 u. 16. 2 Querschnitte durch die Knospe im Stadium B.

Fig. 15. Querschnitt durch die vordere Spitze der Kopfschildanlage. 342 : 1.

Fig. 16. Querschnitt durch den Rumpf der Knospe. 305 : 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Knospe im Stadium C. Der Schnitt ist etwas schief durch das rechte Cölom des Kopfschildes geführt. 214 : 1.

Fig. 18. Längsschnitt durch die linke Hälfte der Knospe im Stadium D. 305 : 1.

Fig. 19 u. 20 stellen 2 Längsschnitte durch die Knospe im Stadium E dar.

Fig. 19. Schnitt längs der rechten Lophophoraranlage. 300 : 1.

Fig. 20. Etwas schief gehender Schnitt durch die Längsachse der Knospe. 305 : 1.

Fig. 21 u. 22. 2 Querschnitte durch die Knospe im Stadium E.

Fig. 21. Querschnitt durch den Rumpf. 305 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch die hintere Partie des Kopfschildes. 305 : 1.

Fig. 23. Längsschnitt durch eine Knospe mit den ersten Anlagen des Darmkanals (*Ur*). 214 : 1.

Fig. 24. Längsschnitt durch die Knospe im Stadium D, die in Fig. 6 u. 7, Taf. 10 dargestellt ist. In der proximalen Partie des Knospentrumpfs treten die Anlagen der zweiten Knospe hervor ( $R^1, R^2$ ). 305 : 1.

Fig. 25. Bildung der Septen im Cöloin der Knospe. Eine Partie des Längsschnitts durch die Knospe im Stadium B. 1320 : 1.

Fig. 26—30 stellen Schemata der Entwicklung des Darmkanals bei Knospen im medianen Längsschnitt dar.

Fig. 26. Bei der Knospe im Stadium E.

Fig. 27. Bei der Knospe im Stadium F.

Fig. 28. Bei der Knospe im Stadium G.

Fig. 29. Bei der Knospe im Stadium H.

Fig. 30. Bei der Knospe im Stadium I.

Fig. 31—32 stellen die Entstehung und die Lage des Darmkanals bei den Knospen in ältern Stadien von der dorsalen Knospenseite dar.

#### Tafel 19.

Fig. 1—3 stellen die verschiedenen Formen der Regenerationsknospen (*Rnk*) dar.

Fig. 4—8 stellen eine Serie von Querschnitten durch die jüngst beobachtete Regenerationsknospe dar, die auf Fig. 2 (Taf. 12) dargestellt ist. 150 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch die distale Partie des sich regenerierenden Stiels.

Fig. 5. Querschnitt in der Höhe der proximalen Partie der Darmanlagen (*Ur*).

Fig. 6. Querschnitt in der Höhe der Anlage der Halsregion.

Fig. 7. Querschnitt in der Höhe der proximalen Partie der Endblase (*Rnk* Fig. 2).

Fig. 8. Querschnitt durch die Spitze der Endblase.

Fig. 9—18 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe im Stadium F dar. 610:1 (s. Fig. 8 u. 9, Taf. 17).

Fig. 9. Schnitt durch den Knospenstiel.

Fig. 10. Schnitt in der Höhe des Rumpfs der Knospe.  
10. Schnitt von der Basis des Knospenstiels.

Fig. 11. Schnitt in der Höhe der distalen Partie der Rumpfcölome. 15. Querschnitt.

Fig. 12. Schnitt in der Höhe der proximalen Partie der Halsregioncölome. 16. Querschnitt.

Fig. 13. Schnitt in der Höhe der Mittelpartie der Halsregioncölome. 17. Querschnitt.

Fig. 14. Schnitt in der Höhe der distalen Partie der Halsregioncölome. 18. Querschnitt.

Fig. 15. Schnitt in der Höhe der distalen Spitze der Darmanlagen. 20. Querschnitt.

Fig. 16. Schnitt oberhalb der Spitze der Darmanlagen. 21. Querschnitt.

Fig. 17. Schnitt in der Höhe der Herzblase. 22. Querschnitt.

Fig. 18. Schnitt oberhalb der Herzblase. 25. Querschnitt.

Fig. 19—22. Schemata der Bildung der Herzblase aus dem Kopfschildcölom.

Fig. 19. Die beiden Kopfschildcölome in der Knospe im Stadium C.

Fig. 20. Herzblase der Knospe im Stadium E.

Fig. 21. Herzblase der Knospe im Stadium F.

Fig. 22. Herzblase der Knospe im Stadium I.

#### Tafel 20.

Fig. 1—15 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe im Stadium G dar, die in Fig. 10 u. 11, Taf. 17 dargestellt ist. 305:1.

Fig. 1—4 stellen die Querschnitte durch den frei im Wohnrohrraum liegenden Stolo (Fig. 1), den Knospenstiel (*Knst* Fig. 2) und die Ausgangsstelle eines besondern Stoloanhangs (*S.t*) dar, der auf allen andern Schnitten dieser Serie vorhanden ist.

Fig. 3 stellt den Schnitt dar, der in der Höhe der sehr jungen zweiten Knospe geht (*Kn. A*), die hinter der Knospe im Stadium G liegt und nur auf den Schnitten erkennbar ist.

Fig. 4 u. 5 stellen 2 Schnitte dar, die in der Höhe der Absonderung des Knospenstiels von den übrigen Stoloteilen gehen.

Fig. 6 stellt den 6. Querschnitt von dem in Fig. 4 abgebildeten dar, wo die hinterste Partie des Kopfschildes und die Spitze des nach hinten gebogenen rechten Lophophorarms (*r. La*) getroffen sind.

Fig. 7. Querschnitt durch den Rumpf der Knospe. 10. Schnitt.  
 Fig. 8. Querschnitt in der Höhe der hintern Partie des Halsregioncöloms. 19. Schnitt.

Fig. 9. Querschnitt in der Höhe des Stomodäums (V). 20. Schnitt.

Fig. 10. Querschnitt oberhalb des Stomodäums. 21. Schnitt.

Fig. 11. Querschnitt in der Höhe der distalen Partie der Halsregion. 22. Schnitt.

Fig. 12. Querschnitt oberhalb der Halsregion. 25. Schnitt.

Fig. 13. Querschnitt in der Höhe der proximalen Partie der Herzblase. 26. Schnitt.

Fig. 14. Querschnitt durch die distale Partie der Herzblase. 29. Schnitt.

Fig. 15. Querschnitt durch die distale Partie des Kopfschildes. 34. Schnitt.

Fig. 16. Schema der beiden Halsregioncölome in den Knospentadien F u. G. Dorsalansicht.

Fig. 17—25 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe im Stadium H dar (s. Fig. 12, Taf. 17). Nur in Fig. 17 und 25 sind die ganzen Schnitte dargestellt, in den übrigen ist der Kopfschild nicht angegeben.

Fig. 17. Querschnitt durch die mittlere Partie des Rumpfs der Knospe.

Fig. 18. Querschnitt durch die vordere Partie des Rumpfs.

Fig. 19. Querschnitt durch die Halsregion unterhalb des Stomodäums.

Fig. 20. Querschnitt in der Höhe des Stomodäums.

Fig. 21. Querschnitt oberhalb des Stomodäums.

Fig. 22. Querschnitt in der Höhe der distalen Partie der Halsregion.

Fig. 23. Querschnitt in der Höhe der distalen Partie des Urdarms (*Nta*).

Fig. 24. Querschnitt in der Höhe des Ausgangs der Lophophorarme und der distalsten Spitze des Urdarms (*Nta*).

Fig. 25. Schnitt in der Höhe der Herzblase. Schema.

Fig. 26—32 stellen eine schematisierte Serie von Querschnitten durch die Regenerationsknospe dar, die in Fig. 3, Taf. 19 dargestellt ist und sich in etwas höherm Stadium befindet als Stadium H. 214:1.

Fig. 26. Querschnitt durch den Verbindungsstrang zwischen der Regenerationsknospe und dem Stiel.

Fig. 27. Schnitt durch die hintere Partie des Rumpfs der Knospe.

Fig. 28. Schnitt durch die Mittelpartie des Rumpfs der Knospe.

Fig. 29. Schnitt durch die vordere Partie des Rumpfs.

Fig. 30. Schnitt in der Höhe des Stomodäums.

Fig. 31. Schnitt oberhalb des Stomodäums.

Fig. 32. Schnitt in der Höhe der Herzblase.

Fig. 33. Schema der Bildung des Cerebralganglions aus der Medianrinne der dorsalen Knospwand.

#### Tafel 21.

Fig. 1—10 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe im Stadium I (s. Fig. 13 u. 14, Taf. 17) dar.

Fig. 1. Querschnitt durch den jungen Stolo vor der Knospe (*Kn*). Schema. 107 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch die Ausgangsstelle der Knospe aus dem Stolo. Die Verbindungen der Rumpfcölome mit den Stoloräumen sind noch nicht getroffen. Schema. 100 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch die Ausgangsstelle der Knospe aus dem jungen Stolo. Direkte Verbindung der Rumpfcölome der Knospe mit den Stoloräumen.

Fig. 4. Querschnitt durch die vorderste Partie des Knospstiels. 32. Querschnitt von der Basis des Knospstiels.

Fig. 5. Querschnitt in der Höhe der hintern Partie der Darmanlagen. 46. Schnitt. 305 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfs der Knospe in der Höhe des Magens. 50. Schnitt. 305 : 1.

Fig. 7. Eine Partie des Querschnitts unterhalb des Stomodäums. 55. Schnitt. 200 : 1.

Fig. 8. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe des Stomodäums. 60. Schnitt. 500 : 1.

Fig. 9. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe der proximalen Partie der Halsregion. 65. Schnitt. 500 : 1.

Fig. 10. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe der vordersten Partie der Darmanlagen. 71. Schnitt. 500 : 1.

Fig. 11. Anfangspartie einer Kolonie mit der einseitig wachsenden Anfangsstelle.

Fig. 12. Dieselbe (Fig. 11) einseitig wachsende Anfangsstelle. 35 : 1.

Fig. 13. Beiderseits wachsende Anfangsstelle der Kolonie. 25 : 1.

Fig. 14. Beiderseits wachsende Anfangsstelle der Kolonie mit mehreren Stoloringen. 25 : 1.

Fig. 15. Beiderseits wachsende Anfangsstelle der Kolonie. 35 : 1.

Fig. 16. Ein Schnitt durch den Ring des schwarzen Stolos der Anfangsstelle der Kolonie. 305 : 1.

## Tafel 22.

Fig. 1. Eine Partie der Kolonie von *Rhabdopleura*. Halbschematisierter Umriß der Wohnröhren. 37 : 1.

Fig. 2. Eine Partie der Kolonie von *Rhabdopleura* mit zurückgezogenen sterilen Tieren. 25 : 1.

Fig. 3. Eine Partie des Längsschnitts durch die freie Wohnröhre nach Erhitzung auf dem Bunsenbrenner. 1130 : 1.

Fig. 4. Schematisierter Querschnitt durch die kriechende Partie der Wohnröhre.

Fig. 5. Schematisierter medianer Längsschnitt durch die kriechenden Partien der 2 Wohnröhren.

Fig. 6. Ansicht der kriechenden Partie der Kolonie von oben. Halbschematisch.

Fig. 7. Querschnitt durch die Hauptachse der Kolonie bald nach der Abzweigung des freien Wohnrohrs, das auf der Hauptachse, die in der Breite des Querseptums getroffen ist, kriecht.

Fig. 8. Halbschematisierter Umriß einer Verzweigungsstelle der Wohnröhren, wo mehrere Zweige des schwarzen Stolos verlaufen. 305 : 1.

Fig. 9. Die spiral gebogene Endröhre der Kolonie.

Fig. 10—13 stellen verschiedene Fälle der Endröhren und ihre Beziehungen zu den übrigen Wohnröhren der Kolonie dar.

Fig. 10. Endröhre der Kolonie mit 2 Knospenpaaren.

Fig. 11. Die verbreitetste Form der Endröhren.

Fig. 12. Endzweig der Kolonie, die ausschließlich aus den Wohnkammern der eingekapselten sterilen Knospen besteht.

Fig. 13. Endzweig der Kolonie, dessen Endröhre den jungen Stolo mit einem Knospenpaar enthält.

Fig. 14. Eine Partie des Querschnitts durch die Wohnröhrensubstanz nach längerer Färbung mit Methylenblau. 1130 : 1.

## Tafel 23.

Fig. 1. Umriß eines Bandgürtels der freien Wohnröhre. Die übrigen sind nicht angegeben. 305 : 1.

Fig. 2a—c. Serie von Querschnitten durch die kriechende Partie der Wohnröhre an der Stelle, wo sich die innern Längsrippen bilden (s. Textfig. B). 100 : 1.

Fig. 2a. Querschnitt durch die Ausgangsstelle der beiden Längsrippen.



Fig. 2b. Querschnitt durch die proximalste Partie der Längsrippen.

Fig. 2c. Querschnitt durch die kriechende Partie vor ihrer Aufrichtung nach oben.

Fig. 3. Eine Partie der freien Wohnröhre bei 150:1, von der Oberfläche.

Fig. 4. Optischer Längsschnitt durch die Ränder der freien Wohnröhre, 150:1; a durch den Rand der distalen, b der proximalen Partie der Wohnröhre.

Fig. 5. Optischer Längsschnitt durch die proximale Partie der freien Wohnröhre an der Stelle der distalen Spitze einer innern Längsrippe. 150:1.

Fig. 6. Optischer Längsschnitt durch den Rand der kriechenden Wohnröhre. 200:1.

Fig. 7. Umriß einer anomalen Wohnröhre, das auf der Oberfläche der kriechenden Partie einer Wohnröhre sitzt und eine besondere Berippung aufweist. 35:1.

Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch ein sehr dickes Querseptum. 200:1.

Fig. 9. Flächenschnitt durch ein dickes Querseptum. 150:1.

Fig. 10. Eine Partie des Längsschnitts durch die Wohnröhrensubstanz des kriechenden Rohrs mit abnormer Bildung schwarzer Substanz im Innern. 1050:1.

Fig. 11. Eine Partie des Querschnitts durch die kriechende Wand der Wohnröhre, in deren Substanz die Entwicklung der schwarzen Substanz hervortritt. 305:1.

Fig. 12. Eine Partie des Längsschnitts durch die kriechende Partie der Kolonie, wobei die abnorme Entwicklung der schwarzen Substanz hervortritt. 70:1.

Fig. 13. Eine Partie des Querschnitts durch die kriechende Wand der Wohnröhre, in dessen durchsichtiger Substanz eine Schicht dunklerer Substanz eingeschlossen ist, die mit der schwarzen Hülle des Stolos in Verbindung steht. 305:1.

Fig. 14. Eine Partie des Querschnitts durch eine junge, noch geschlossene Wohnröhre, das in Fig. 8, Taf. 17 und Fig. 25, Taf. 23 (n. H) dargestellt ist. 300:1. Die Richtung des Querschnitts ist auf Fig. 8, Taf. 17 durch einen Pfeil angegeben.

Fig. 15. Querschnitt durch die kriechende Wohnröhre in der Höhe eines unvollkommenen Querseptums, um dessen Zentralöffnung eine Schicht dunkler Substanz entwickelt ist. 100:1.

Fig. 16. Querschnitt durch die kriechende Wohnröhre in der Höhe des noch nicht ganz vollständig entwickelten Querseptums. 150:1.

Fig. 17—20. Serie von Querschnitten durch die Anfangsstelle der Kolonie, die auf Fig. 11 u. 12, Taf. 21 dargestellt ist. 45:1.

Fig. 21 u. 22. 2 Umrisse der einfachen anormalen Ringe des schwarzen Stolos, die in den normalen Partien der Kolonie hervortreten.

Fig. 23. Eine abnorme Bildung des doppelten Rings des schwarzen Stolos in den übrigens normalen Stellen der Kolonie. 100 : 1.

Fig. 24. Der Ring des schwarzen Stolos der einseitig wachsenden Anfangsstelle bei 150 : 1.

Fig. 25. Bildung einer jungen Wohnröhre. (*n. W* s. Fig. 8, Taf. 17.) Der Pfeil zeigt, wie der Stolo bei der Verzweigung der Hauptachse weiter wachsen wird.

Fig. 26. Verschiedene Formen abnormer Einschlüsse oder Anhänge der Wohnröhrensubstanz. 545 : 1.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Der postembryonale Entwicklungsgang von *Caridina wyckii* (Hicks).

Von

Prof. Dr. E. von Daday in Budapest.

Mit Tafel 24–26 und 1 Abbildung im Text.

Im November 1904 sammelte Herr Dr. A. BORGERT aus dem Victoria Nyansa ein sehr gut konserviertes Planctonmaterial und ersuchte mich um Bearbeitung desselben. Bei meinen Untersuchungen fand ich unter den typischen Planctonorganismen, die ich in einer andern Publikation beschreibe, die sehr jungen Larven einer Decapoden-Art in verschiedenen Stadien der Entwicklung. Allein ich fand diese, in den verschiedensten Entwicklungsstadien befindlichen Larven auch in jenem Planctonmaterial vor, welches Herr Dr. F. FÜLLEBORN in den Jahren 1898–1900 aus dem Nyassa und den in der Umgebung liegenden Wässern gesammelt hat, zu deren Bearbeitung der Direktor des Hamburger Museums, Herr Prof. KRAEPELIN, mich aufgefordert hatte. All diese Larven gehören sicherlich in den Entwicklungskreis von *Caridina wyckii* (HICKS), wenigstens müssen wir sie als hierher gehörig betrachten, da nach den Angaben von F. HILGENDORF (1) bisher aus dem Victoria Nyansa bloß diese Art bekannt ist. Diese Voraussetzung wird auch genugsam gestützt durch den Umstand, daß bei den größern, mithin ältern Exemplaren am obern Rostrumrand die Zahl der Zahnfortsätze zwischen 21–26, am Unterrand dagegen zwischen 8–13 schwankt sowie daß am Dactylopodit des 5. Thoraxfußpaars die Zahl der Zähne auf 50

ansteigt. Diese Zahlenverhältnisse charakterisieren *Caridina wyckii* (HICKS) in der Tat in hohem Maße (cfr. M. WEBER, 7, p. 168).

Bei der Untersuchung der von den erwähnten zwei Forschern gesammelten Larven gelangte ich zu dem Resultat, daß dieselben insgesamt einer Art angehören und eine fast ununterbrochene Serie der postembryonalen Entwicklung aufweisen. Einerseits hat mich gerade dieser Umstand ermutigt, meine Studien darüber zu veröffentlichen, andererseits aber trug auch der Umstand dazu bei, daß von den in die Familie der Atyiden gehörigen Gattungen meines Wissens bisher bloß der Entwicklungsgang von *Atyaephyra desmarestii* (MILLET) bekannt ist, und zwar auf Grund der Untersuchungen von N. JOLY aus dem Jahre 1843 (3), wogegen sich hinsichtlich der Gattung *Caridina* in der Literatur noch keine Daten finden lassen.

In vorliegender Arbeit beschreibe ich zunächst die von mir beobachteten Larvenstadien; hierauf fasse ich die allmähliche Umgestaltung der einzelnen Organe zusammen, und zwar der leichtern Übersicht wegen jedes derselben für sich; zum Schluß stelle ich eine kurze Vergleichung an zwischen dem Entwicklungsgang einiger nahe verwandten Decapoden-Arten und desjenigen von *Caridina wyckii* an.

### 1. Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien.

Bevor ich zu der allgemeinen Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien übergehe, muß ich vorausschicken, daß ich an den mir vorliegenden Exemplaren insgesamt 7 hauptsächliche Larvenformen unterscheide und zwar folgende Stadien: 1. Euzoea, 2. Mesozoea, 3. Metazoea, 4. Protomysis, 5. Mesomysis, 6. Metamysis, 7. Postmysis.

Ich muß bemerken, daß ich die Organisationsverhältnisse und Größe der eben aus dem Ei geschlüpften jüngsten Larve nicht auf Grund unmittelbarer Beobachtung festzustellen vermochte, glaube mich aber von der Wirklichkeit nicht zu entfernen, wenn ich die unter der Bezeichnung Euzoea als 1. Stadium beschriebene Larve in der Tat für das 1. Stadium oder demselben sehr nahestehend erkläre.

## 1. Stad. Euzoea.

Von diesem Entwicklungsstadium lagen mir 9 Larven dar, deren kleinste bis zur Spitze des Stirnfortsatzes des Thorax gemessen, 1,7 mm, die größte dagegen 2,6 mm lang ist; die Durchschnittslänge beträgt 2,7 mm.

Die Schale des Cephalothorax ist samt dem Stirnfortsatz (Rostrum) 0,55—0,8 mm lang und ca. 0,3—0,44 mm hoch; am Vorder- rand ist unter der antennalen Dornerrhöhung auch ein Randfortsatz vorhanden (Taf. 24, Fig. 2, 3); der Rückenrand ist gerade, aber an der Basis des Rostrums höckerförmig vorspringend; der Bauchrand ist schwach bogig (Taf. 24, Fig. 2, 3). Das Rostrum ist in der proximalen Hälfte gerade, in der distalen Hälfte hingegen meist schwach nach unten, selten nach oben gekrümmt und 0,17—0,25 mm lang, bildet eine seitlich zusammengedrückte Platte, der Ober- und Hinterrand ist glatt, dornlos (Taf. 24, Fig. 2, 3).

Das Abdomen erscheint an den jüngsten Exemplaren bloß aus 6 Segmenten zusammengesetzt, indem das 6. und 7. Segment nicht voneinander gesondert ist (Taf. 24, Fig. 1, 2). An dem Abdomen der ältern Exemplare sind, eventuell bloß infolge des Wachstums oder etwa nach der Häutung, die 7 Segmente schon zu erkennen, denn zwischen dem 6. und 7. Segment tritt eine scharfe Scheidelinie auf (Taf. 24, Fig. 3, 10). Das hintere Ende des Abdomens, bzw. die dem Telson entsprechende Partie ist gestürzt herzförmig, d. i. es bildet 2 Lappen, ist in der Mitte eingeschnitten, und die auf diese Weise entstandenen 2 Lappen sind bogig abgerundet (Taf. 24, Fig. 1, 10), am freien Rand erheben sich je 7 verschieden große Borsten, von welchen die äußerste und innerste am kürzesten, die 4. und 5. dagegen am längsten sind, sämtliche Borsten sind gefiedert. Die ganze Länge des Abdomens beträgt 1,15—1,6 mm, die des Telsons, bzw. des noch verwachsenen 6. und 7. Segments 0,52 bis 0,7 mm, die des bereits abgeschnürten Telsons 0,3 mm, bei einem Durchmesser von 0,4—0,48 mm.

Die zusammengesetzten Augen gleichen einem gestreckten Schlauch mit einem sehr kurzen Stiel.

Die paarigen Extremitätenanhänge zeigen die Zahl der typischen Zoea-Larven, und zwar sind am Cephalothorax die 2 Antennenpaare, der Oberkiefer, der 1. und 2. Unterkiefer, die im Dienst des Munds stehen, ferner die 3 zweiästigen Maxillarfußpaare, die sämtlich als locomotorische Organe wirken. Hinter dem

3. Maxillarfußpaar zeigt sich je eine größere und eine kleinere Erhöhung, aus welcher sich später das 1. und 2. Greiffußpaar entwickelt, außerdem aber zeigen sich auch kaum wahrnehmbare Spuren des 3. Thoraxfußpaars (Taf. 24, Fig. 1, 2).

An denjenigen Exemplaren, deren Telson vom 6. Abdominalsegment bereits abgeschnürt ist, ändert sich zwar die Zahl der Extremitätenanhänge nicht, allein das 1. Greiffußpaar hat sich bereits zu einem 2ästigen Fortsatz umgewandelt und tritt mehr hervor (Taf. 24, Fig. 3). Hierzu kommt noch, daß an der Basis des Telsons an beiden Seiten der Substanz je ein eiförmiges, dunkel granuliertes Gebilde auftritt, aus welchem sich das 6. Abdominalfußpaar entwickelt (Taf. 24, Fig. 11).

## 2. Stad. Mesozoea.

Von Vertretern dieses Entwicklungsstadiums lagen mir 2 Larven vor. Die eine, jüngere Larve ist 2,9 mm lang und erinnert in der allgemeinen Zusammensetzung des Körpers lebhaft an die ältern Euzoea-Larven, ist indessen etwas größer. Der Stirnfortsatz des Cephalothorax ist kaum merklich verlängert und in der distalen Hälfte gleichfalls nach unten gekrümmt; außer dem antennalen Dornfortsatz ist auch der Bauchrandfortsatz vorhanden (Taf. 24, Fig. 4).

Am Abdomen stimmen die ersten 6 Segmente vollständig mit jenen der letzten Euzoea-Larve überein, allein im Innern des Telsons ist das werdende 6. Abdominalfußpaar schon deutlicher zu erkennen (Taf. 24, Fig. 12), während sich in der Zahl der Randborsten keine Veränderung zeigt.

Die Anzahl der Extremitätenanhänge des Cephalothorax ist zwar noch dieselbe wie bei der letzten Euzoea-Larve, allein die einzelnen Extremitätenanhänge sind in ihrer Entwicklung vorgeschritten. Der Stamm des 1. Antennenpaares ist nämlich in 3 Glieder geteilt. Das Endopodit des 2. und 3. Maxillarfußes ist 5gliedrig geworden. Die 2 Äste des 1. Greiffußes sind verlängert und vom Stamm abgeschnürt. Das 2. Fußpaar ist mehr fingerförmig vortretend, daneben ist auch schon das Baumaterial des 3. und 4. Fußpaars zu erkennen.

An den ältern, 3,12 mm langen Mesozoea-Larven ist am Rumpf und am Abdomen überhaupt keine auffällige Veränderung vor sich gegangen. Im Innern des Telsons aber ist das 6. Abdominalfußpaar bereits ausgestaltet, beide Äste desselben sind abgesondert,

und auch die Borsten an der Spitze des Exopodits sind wahrzunehmen (Taf. 24, Fig. 13), außerdem hat auch die Zahl der Randborsten an beiden Seiten um eine zugenommen, sodaß an jeder Seite 8 derselben erscheinen.

Von den Extremitätenanhängen ist bloß das 1. und 2. Greiffußpaar merklich verändert, insofern die beiden Äste des 1. Greiffußes mehr verlängert und im Innern der Spitze bereits die kleinen Borsten wahrzunehmen sind (Taf. 25, Fig. 3, 4 *d. e.*); das 2. Fußpaar ist noch immer lästig, indessen gleichfalls länger geworden, und auch das 3. und 4. Fußpaar ist vorspringend.

### 3. Stad. Metazoea.

Die in der Entwicklung begriffene Larve gelangt unstreitig durch Häutung in dieses Entwicklungsstadium und macht darin, teils durch einfaches Wachstum, teils im Gefolge der Häutungen wiederholt Umgestaltungen durch, und zwar so, daß diese Periode der Umgestaltung eine der am längsten währenden ist.

Die jüngste der mir vorliegenden Metazoea-Larven ist von der Spitze des Telsons bis zum distalen Ende des Stirnfortsatzes gemessen 3,2 mm lang.

Die Schale des Cephalothorax gleicht vollständig derjenigen der Mesozoea-Larve, nur daß sie natürlich im ganzen und in den Teilen etwas größer geworden ist. Am Stirnfortsatz treten noch keine zahnartigen Dornen auf.

Außer den 6 Segmenten des Abdomens ist auch der typische Telson schon entwickelt, indem an der Basis des 7. Abdominalsegments an beiden Seiten das typische 6. Abdominalfußpaar erscheint (Taf. 24, Fig. 5, 14). Das Telson selbst behält zwar seine ursprüngliche Form, seine beiden Seiten sind aber nicht mehr bogig wie vorher, sondern abschüssig gerade, verlängert und im Verhältnis zur Länge auch etwas verschmälert (Taf. 24, Fig. 14).

Von den Extremitätenanhängen des Rumpfs sind die 2 Antennenpaare nicht wesentlicher verändert, bloß die sichelförmige Geißel des 2. Antennenpaares ist 2gliedrig geworden. Das obere und das 2. Maxillarpaar ist nur wenig verändert, aber gewachsen, während am 1. Maxillarpaar eine merklichere Veränderung stattfand. Besonders charakterisiert wird diese erste Metazoea-Larve durch das Erscheinen des 1. Greiffußpaares allein noch in einer den Maxillarfüßen ähnlichen Form (Taf. 24, Fig. 5; Taf. 25, Fig. 35). Das 2. Fußpaar wird durch 2 von einem gemeinsamen

Stamm ausgehende fingerförmige, ziemlich lange Fortsätze repräsentiert, in deren Innern, nahe der Spitze, die werdenden Endborsten schon zu erkennen sind. Die folgenden 3 Fußpaare zeigen sich in der Form von nach hinten allmählich kleiner werdenden fingerförmigen Vorsprüngen (Taf. 24, Fig. 5).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die mir vorliegende und soeben beschriebene erste Metazoea-Larve sich zum mindesten 2mal häutet, bis das Protomysis-Stadium eintritt, bzw. daß im Entwicklungsgang, obgleich es mir nicht gelungen ist, dies unmittelbar zu beobachten, wenigstens noch 2 Metazoea-Larven vorauszusetzen sind, und zwar die folgenden:

Zweite Metazoea. Der Körper ist etwas größer geworden, das Telson ist mehr verschmälert, behält aber seine ursprüngliche Form noch annähernd bei. Die Antennen und die Extremitäten des Munds sind unverändert, ebenso auch die Maxillarfüße. An das den Maxillarfüßen ähnliche 1. Thoraxfußpaar schließt sich das ähnlich entwickelte 2. Thoraxfußpaar. Das 3. Thoraxfußpaar ist in 2 fingerförmige, verlängerte, ungliederte Äste geteilt. Das 4. Fußpaar gleicht dem vorigen, die Äste sind jedoch sehr kurz und vom Stamm nicht abgeschnürt. Das 5. Fußpaar zeigt sich bloß in der Form eines kurzen fingerförmigen Fortsatzes.

Dritte Metazoea. Die Zunahme des Körpers schreitet fort, ebenso auch die Verschmälernng des Telsons. An den Antennen, Mundextremitäten und Maxillarfüßen zeigt sich keinerlei auffällige Veränderung, höchstens sind sie verhältnismäßig gewachsen. Hinter dem den Maxillarfüßen ähnlich gebauten 1. und 2. Thoraxfußpaar erscheint auch das 3. Thoraxfußpaar von gleicher Struktur. Die 2 fingerförmigen Äste des 4. Thoraxfußpaars sind verlängert, in ihrem Innern treten die Endborsten auf. Das fingerförmige Fortsatzpaar, welches das 5. Fußpaar repräsentiert, ist länger geworden.

Mit Rücksicht auf jene lückenlose Entwicklungsreihe, welche von dem Euzoea-Stadium zur Mesozoea und von dieser zur Metazoea führt, sowie auf jene Kette, welche von dem Protomysis-Stadium an durch alle beobachteten Postmysis-Stadien sich unverkennbar zeigt, halte ich es nicht für unmöglich, daß die hier beschriebenen Metazoea-Larven in der Tat vorkommen.

#### 4. Stad. Protomysis.

In diesem Stadium der Entwicklung erreicht der Larvenkörper bereits eine ansehnliche Größe, insofern ihre ganze Länge von der



Spitze des Stirnfortsatzes bis zum distalen Ende des Telsons gemessen ca. 5,4 mm beträgt. Am ganzen Körper zeigen sich auffällige Veränderungen.

Der Cephalothorax ist samt dem Stirnfortsatz 1,6 mm lang; der antennale Randfortsatz bleibt allein und zieht sich etwas tiefer gegen den Bauchrand der Schale, von welchem der früher vorhandene, nach vorn gerichtete Dornfortsatz ganz verschwunden ist (Taf. 24, Fig. 6). Der Stirnfortsatz hat an Länge zugenommen und mißt jetzt ca. 0,5 mm, ist gerade nach vorn gerichtet, an seiner Basis am Rücken ist die höckerartige Erhöhung noch vorhanden, ist aber schon einigermaßen zu einem Dorn umgewandelt, außerdem treten auch noch 2 fernere Dornen auf, neben welchen sich je eine feine Borste erhebt; der Bauchrand ist ganz unbedornt.

Die Abdominalsegmente haben zwar alle an Größe zugenommen, am auffälligsten aber das 6. und 7., welche mit dem bereits völlig entwickelten 6. Abdominalfußpaar das vollständige Telson bilden (Taf. 24, Fig. 6, 15). Das 7. Abdominalsegment ist auffallend verändert, denn es ist zu einer gestreckten, ziemlich schmalen Platte umgewandelt, an der Basis etwas schmaler als am distalen Ende und hier in der Mitte infolge einer schwachen Vertiefung in 2, nur wenig vorstehende Lappen geteilt; die Zahl der Randborsten an jedem Lappen ist auf je 7 reduziert, indem die äußerste Borste an die Seite gezogen ist. Die Länge beträgt 0,32 mm (Taf. 24, Fig. 15).

Von den Extremitätenanhängen des Cephalothorax haben die 2 Antennenpaare nicht nur an Größe zugenommen, sondern auch die weitere Entwicklung ihrer Antennengeißel hat begonnen, insofern dieselben in Glieder geteilt sind (Taf. 24, Fig. 6, 20, 24). Die Mandibeln sowie das 1. und 2. Maxillarpaar sind nicht verändert, sondern bloß etwas größer geworden. Die Maxillarfüße unterscheiden sich voneinander fast nur hinsichtlich der Größe, die Zahl der Thoraxfußpaare hat zugenommen durch das 4. Fußpaar, welches zwar kleiner ist als das 3., sonst aber ebenso gestaltet ist. Das 5. Thoraxfußpaar ist noch immer bloß in Form eines fingerförmigen, ungliederten Fortsatzes vorhanden (Taf. 24, Fig. 6).

An der Bauchseite der ersten 5 Abdominalsegmente zeigt sich je 1 Paar fingerförmiger Fortsätze, die für die künftigen 5 Abdominalfußpaare als Baumaterial zu dienen haben (Taf. 24, Fig. 6).

## 5. Stad. Mesomysis.

Aus diesem Stadium der Entwicklung liegen mir 2, eine jüngere und eine ältere Larvenform, vor.

Die jüngere Mesomysis-Larve ist nur wenig größer als die Protomysis-Larve, ihre ganze Länge, vom Stirnfortsatz bis zum distalen Ende des Telsons gemessen, beträgt nämlich ca. 5,6 mm.

Die Schale des Cephalothorax und der Stirnfortsatz stimmen vollständig überein mit demjenigen der Larven des Protomysis-Stadiums (Taf. 24, Fig. 7).

Von den Abdominalsegmenten erscheint das 6. etwas länger. Das Telson, bzw. das letzte Abdominalsegment zeigt schon eine auffälligere Veränderung, insofern es eine gegen das distale Ende allmählich verschmälerte Platte bildet; er ist 3mal so lang, wie die größte Breite beträgt, ist in der distalen Hälfte an beiden Seiten mit je 2, ziemlich entfernt voneinander stehenden Dornen bewehrt, der apicale Rand ist bogig gerandet und die Spitze mit je 7 Fiederborsten besetzt, von welchen die äußere und die 2 innern am kürzesten, dornartig, die 2 äußern jeder Seite die längsten und kräftigsten sind (Taf. 24, Fig. 16).

Von den Extremitäten des Cephalothorax sind das 1. und 2. Antennenpaar von denjenigen der Protomysis-Larve nur sehr wenig verschieden, während die Mandibeln kräftiger sind. An den 1. Maxillen hat die Zahl der Zähne der Kaulamelle sehr bedeutend zugenommen, wogegen das 2. Maxillarpaar sich nicht in der Struktur, sondern nur in der Größe verändert hat.

Die Maxillarfußpaare haben keine auffällige Veränderung erlitten; es sind typische 2ästige Extremitäten.

Die 2 Greiffußpaare sind in ein weiteres Entwicklungsstadium getreten und weichen von den nachfolgenden ab, insofern am vorletzten Glied des Endopodits die innere Spitze dem künftigen Fingerfortsatz entsprechend etwas vorspringt (Taf. 24, Fig. 7; Taf. 25, Fig. 36).

Die Zahl der Gehfußpaare hat ihre typische Höhe bereits erreicht, indem sich dem 2ästigen 3. und 4. Fußpaar das 1ästige 5. Fußpaar anschließt (Taf. 24, Fig. 7).

Sämtliche Abdominalfußpaare sind bereits nahezu typisch entwickelt, das 1. und 5. Fußpaar sind indessen schwächer als die übrigen, das 6. Paar aber zeigt sich bereits in der konstant werdenden Form (Taf. 24, Fig. 16).

Die ältere Mesomysis-Larve unterscheidet sich hinsichtlich des äußern Habitus nicht viel von der jüngern und stimmt auch in der Größe mit derselben ziemlich überein, insofern sie bloß 5,8 mm lang ist. Noch am auffälligsten ist die Vergrößerung der Schale des Cephalothorax, welcher samt dem Stirnfortsatz 2 mm mißt. Der Stirnfortsatz ist verlängert, gerade nach vorn gerichtet und reicht bis zum 2. Glied des Stamms der 1. Antenne, der Bauchrand ist glatt, während am Rückenrand bereits 4 Dornen und neben denselben je eine feine Borste hervorragen (Taf. 24, Fig. 8).

Von den Abdominalsegmenten weicht das das Telson bildende 7. Segment nur insofern von dem der jüngern Larve ab, als sich am Apicalrand nur je 6 Borsten erheben, von welchen die äußerste bereits zu einem Dorn verkürzt und erstarkt ist.

Von den 2 Antennenpaaren zeigt die Geißel des 2. einen höhern Entwicklungsgrad, indem sie bereits in 12 Glieder zerfällt und fast die Länge von 1 mm erreicht (Taf. 24, Fig. 8).

Die Mandibeln und die 2 Maxillarpaare sind bloß gewachsen, in anderer Hinsicht aber nicht merklicher verändert.

Sämtliche Maxillarfüße gleichen denen der jüngern Mesomysis-Larve, ihr Endopodit aber ist bereits ziemlich verkürzt.

Die Greiffußpaare sind noch 2ästig, die innere Spitze des vorletzten Endopoditglieds aber ist bereits mehr verlängert, und zwar so, daß der werdende Stiel der Schere leicht zu erkennen ist und an der Spitze des letzten Glieds ein krallenartiger Anhang auftritt (Taf. 24, Fig. 8; Taf. 25, Fig. 37).

Von den Gehfüßen sind das 3. und 4. Paar noch typische 2ästige Füße, ihr Exopodit aber ist kleiner geworden. Am Proto-podit des 5. Fußes zeigt sich ein Epipodit. An der Spitze des Dactylopodits aller Gehfüße erhebt sich ein krallenartiger langer Dorn.

Von den Abdominalfüßen ist das Endopodit des 1. Paares noch eine eiförmige kleine Lamelle, während das der übrigen fast so groß ist wie das Exopodit und am Innenrand sich eine Seiten-erhöhung zeigt.

#### 6. Stad. Metamysis.

Der Körper der Metamysis-Larve stimmt in der äußern Zusammensetzung vollkommen überein mit derjenigen der ältern Mesomysis-Larve, die ganze Größe aber beträgt bereits 7,3 mm, die Cephalothoraxschale allein, ohne den Stirnfortsatz, ist 1,5 mm

lang. Der Stirnfortsatz ist 1 mm lang, am Rückenrand mit 7 Dornen und ebensoviel feinen Borsten bewehrt, während sich am Bauchrand ein größerer und ein kleinerer Dorn erhebt.

Die Abdominalsegmente sind ebenso wie bei der ältern Mesomysis-Larve, und auch das 7. Segment (der Telson) zeigt keine Abweichung. Die Länge des Abdomens beträgt 3,8 mm, die des Telsons 1 mm.

Das 1. Antennenpaar macht sich dadurch bemerklich, daß der äußere Ast in mehr (6) Glieder geteilt ist als der innere (4). Das 2. Antennenpaar zeigt schon eine größere Veränderung, insofern es die Länge der Geißel von 2,5 mm erreicht und die Anzahl der Glieder auf 26 steigt (Taf. 24, Fig. 16).

Auch die Mandibeln und die 2 Maxillarpaare sind größer geworden und etwas verändert.

Von den Maxillarfüßen erleidet das 1. und 2. Paar eine wesentliche Veränderung, es verliert die ursprüngliche Struktur, und beide Äste nehmen die konstante Zusammensetzung an.

An den 2 Greiffußpaaren ist das Exopodit noch vorhanden, aber bereits in ziemlich verkümmertem Zustand, besonders am 2. Fußpaar. Am Endopodit beider Fußpaare ist die innere Spitze des vorletzten Glieds schon derart herangewachsen, daß sie fast das apicale Ende des letzten Glieds erreicht, wodurch die 2 Scherenschenkel sich ihrem vollständig entwickelten Zustand nähern, und am Ende beider tritt auch schon ein Teil des Haarpinsels auf (Taf. 26, Fig. 17).

Von den Gehfüßen ist das 1. und 2. Paar noch 2ästig, allein der äußere Ast ist bereits verkümmert, wogegen der innere Ast kräftig entwickelt ist und schon konstante Form angenommen hat. Das 5. Fußpaar ist lästig. An der Spitze des letzten Glieds aller Gehfüße haben sich statt der frühern Borsten und Dornen 2 bis 3 Krallen entwickelt. An den 3. und 4. Füßen tritt auch das Epipodit auf.

Von den Abdominalfüßen ist das Endopodit des 1. Paares weit kürzer als das Exopodit und blattförmig, während beide Äste der folgenden 4 Paare fast gleichgroß sind und am Innenrand des Endopodits der Seitenfortsatz verlängert ist. Am 6. Abdominalfußpaar zeigt sich keine Veränderung, es ist bloß größer geworden.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß der hier kurz beschriebenen Metamysis-Larve noch einige weitere Metamysis-Larven folgen, bevor das Protomysis-Stadium eintritt. Die An-

zahl der vorausgesetzten, von mir aber nicht beobachteten fernern *Metamysis*-Larven kann man für den Fall, daß man die Verkümmernng des Exopodits aller Thoraxfüße und sodann den vollständigen Verlust derselben als gleichzeitig vor sich gehend annähme, mindestens mit 2. während, wenn man das Schwinden des Exopodits der Thoraxfüße in einer von hinten nach vorn erfolgenden allmählichen Reihenfolge denkt, mindestens mit 3 annehmen. Berücksichtigt man, daß an den beobachteten *Metamysis*-Larven das Exopodit aller Thoraxfüße in einer von vorn nach hinten fortschreitenden Reihenfolge allmählich kleiner, verkümmert werden, so ist es schon wahrscheinlich, daß ihr vollständiges Schwinden in umgekehrter Reihenfolge und allmählich erfolgt, und auf Grund dessen nehme ich noch folgende 3 *Metamysis*-Larvenstadien an.

Zweites *Metamysis*-Stadium. Der ganze Körper nimmt in einem gewissen Grade an Größe zu. Der Stirnfortsatz der Cephalothoraxschale wird etwas länger, am Rückenrand steigt die Zahl der Dornen auf 8—9.

Die Geißeln der 2 Antennenpaare sind wenig länger, die Zahl der Glieder des 1. Paares steigt eventuell auf 6—8, die des 2. Paares auf 30—32.

Die Mandibeln- und Maxillenpaare sind bloß größer geworden, haben sich aber nicht wesentlich verändert; dasselbe ist der Fall bei den Maxillarfüßen, an deren 3. Paar das Endopodit auffallend verlängert, das Exopodit hingegen verkürzt ist.

Von den Thoraxfüßen ist das Exopodit nur an den ersten 3 Paaren vorhanden, am 4. hingegen gänzlich verkümmert. Am 3. Thoraxfußpaar ist das Exopodit auffällig verkümmert. Das Dactylopodit aller Thoraxfußpaare hat bereits die konstante Form angenommen.

Die Abdominalfüße sind bloß gewachsen, ohne sich zu verändern.

Dritte *Metamysis*. Der ganze Körper hat etwas an Größe zugenommen. Der Stirnfortsatz der Cephalothoraxschale ist etwas länger geworden; am Rückenrand treten nur 1—2 Dornen mehr auf.

Die Antennengeißeln sind etwas länger als im vorhergehenden Larvenstadium, und auch die Zahl ihrer Glieder ist gestiegen, besonders an der Geißel der 2. Antennen, die wahrscheinlich bereits 36—38 Glieder zählt.

Auch die Mandibeln und Maxillen sowie die Maxillarfüße sind größer, ohne sich indessen wesentlich zu verändern.

Von den Thoraxfußpaaren ist das Exopodit bloß an den ersten 2 Greiffußpaaren vorhanden, wogegen das am 3. Paar vollständig verkümmert ist. Auch das Exopodit des 2. Greiffußpaares ist verkümmert. Mit dieser Larvenform stimmt vollständig überein jene Larve von *Atyaephyra desmarestii*, welche JOLY auf tab. 4, fig. 36 abgebildet hat (3), sowie das 3., 4., 5. Entwicklungsstadium von *Palaemonetes* (5).

Die Abdominalfüße haben bloß an Größe zugenommen. Das Telson ist unverändert.

Vierte Metamysis. Die Larve ist etwas größer als vorige Form; der Stirnfortsatz der Cephalothoraxschale ist etwas gestreckter.

Die Geißeln der 2 Antennenpaare sind etwas länger als früher, und auch die Zahl ihrer Glieder hat zugenommen; die Geißel der 2. Antenne zählt wahrscheinlich deren 40—42.

Die Mandibeln und Maxillen sowie die Maxillarfüße haben sich wesentlich nicht verändert und sind bloß etwas größer.

Von den Thoraxfußpaaren ist bloß an dem 1. Greiffußpaar das bereits verkümmerte Exopodit noch vorhanden, während das der übrigen vollständig geschwunden ist. Am Dactylopodit des letzten Gehfußpaares sind am Innenrand wahrscheinlich bereits 8—10 Dornzähnen entwickelt.

Die Abdominalfüße und das Telson haben keine wesentliche Veränderung erfahren.

## VII. Stad. Postmysis.

In diesem Stadium der Entwicklung weist die junge Larve bereits im ganzen genommen die Organisationsverhältnisse des entwickelten Tiers auf, allein die Fortpflanzungsorgane sind noch unentwickelt, und außerdem zeigt ein oder das andere Organ eine langsame, allmähliche Vervollkommnung, das Herannahen der Stabilität. In dem mir vorliegenden Material habe ich mehrere, in dieses Stadium gehörige Larvenformen gefunden, und zwar so, daß es mir gelungen ist, eine Serie derselben zusammenzustellen, aus welcher ich indessen nachstehend bloß die jüngern, mithin interessanteren Formen beschreibe.

1. Postmysis-Larve. Der Körper hat in allen Teilen an Größe zugenommen, sodaß die ganze Länge vom distalen Ende des Telsons bis zur Spitze des Stirnfortsatzes gemessen 8,8 mm beträgt.

Die Schale des Cephalothorax gleicht im ganzen derjenigen der *Metamysis*-Larve, ist aber etwas länger und der Hinterrand mit Borsten versehen (Taf. 24, Fig. 9). Der Stirnfortsatz ist um 1 mm länger, gegen das distale Ende nach oben gekrümmt; an der Basis fehlt die höckerartige Erhöhung; am Rückenrand erheben sich bereits 13 Dornen, das distale Ende ist indessen glatt; in der Mitte des Bauchrands stehen 3 Dornen. Zwischen den Dornen zeigen sich feine Borsten.

Von den Abdominalsegmenten ist das das Telson bildende 7. Segment eine 1,5 mm lange schmale Platte, welche gegen das distale Ende verengt und fast 4mal so lang ist wie ihre größte Breite; nahe dem Rand erheben sich an beiden Seiten in gleicher Entfernung voneinander je 4 Dornen, von welchen der distale nahe der Spitze, der proximale aber fast in der Mitte sitzt. Die apicale Spitze des Telsons ist in der Mitte vorspringend, abgerundet und zeigt an beiden Seiten ein kleines horizontales Feld, auf welchem sich je 1 mächtige gefiederte Kralle erhebt, von welcher nach innen an jeder Seite noch je 3 verschieden lange, gefiederte Dornen aufragen (Taf. 24, Fig. 17).

Die Geißel des 1. Antennenpaares sind bereits 1,2 mm lang und 12gliedrig; an der Rückenseite des letzten Stammglieds, nahe dem Ursprung der Geißel, zeigt sich ein kleiner fingerförmiger Vorsprung.

Die Geißel des 2. Antennenpaares ist auf 5 mm angewachsen und besteht aus 54 Gliedern.

Die Mandibeln und Maxillen sind auffällig größer geworden und nähern sich in hohem Grad der endgültigen Form und Struktur.

Von den Maxillarfüßen zeigen die ersten 2 Paare zwar eine Vervollkommnung, unterscheiden sich aber wesentlich weder von derjenigen der *Metamysis*-Larve noch des entwickelten Tiers, wogegen das 3. Maxillarfußpaar schon entschieden an das des entwickelten Tiers erinnert, am Innenrand des Dactylopodits aber sind nur noch 3 Krallen zugegen (Taf. 25, Fig. 33).

Das Exopodit der Greiffußpaare ist gänzlich geschwunden, an Stelle desselben aber tritt eine Mastigbranchie auf. Die Scheren nähern sich der äußersten Grenze der völligen Entwicklung, die Schenkel sind gleichlang, die Endspitze dicht behaart.

Sämtliche Gehfüße haben das Exopodit verloren, und die Glieder des Endopodits sind ganz ähnlich dem des entwickelten Tiers

gestaltet; am Innenrand des Dactylopodits bzw. des letzten Glieds des 3. und 4. Fußpaars erheben sich 4 Dornen, während am 5. die Zahl der Dornen auf 13 gestiegen ist.

Von den Abdominalfüßen ist das Endopodit des 1. Paares noch immer viel kleiner als das Exopodit, ist blattförmig, ohne Seitenfortsatz. Die folgenden 4 Abdominalfußpaare haben eine gleiche Struktur, ihr Exopodit und Endopodit ist fast gleichlang, und auch der Seitenfortsatz des letztern ist gut entwickelt. Am Protopodit des 5. Abdominalfußpaars tritt eine Längsreihe von langen Borsten auf. Das 6. Abdominalfußpaar hat, wie es scheint, seine vollkommene Entwicklung erreicht.

Zweite Postmysis-Larve. Die weitere Entwicklung zeigt sich fast ausschließlich in der Zunahme der Körpergröße, welcher vom distalen Ende des Telsons bis zur Spitze des Stirnfortsatzes gemessen 11,5 mm lang ist. An der Cephalothoraxschale ist oben und nahe des antennalen Fortsatzes ein kleiner Vorsprung abgesondert. Der Stirnfortsatz hat die Länge von 2 mm erreicht und ist schwach nach oben gekrümmt; am Rückenrand haben sich 15 Dornen entwickelt, im distalen Drittel sind deren jedoch nur 3 vorhanden, und 2 derselben, nahe der Spitze, sind sehr klein; am Bauchrand erheben sich in der distalen Hälfte 6 Dornen, von welchen der äußerste gegenüber dem zweitvorletzten Dorn des Oberrands liegt.

Die ganze Länge des Abdomens beträgt 7,5 mm, das Telson selbst ist 2 mm lang und stimmt durchaus mit dem der Larve des vorherigen Stadiums überein.

Der Stamm des 1. Antennenpaares ist 2 mm lang, während seine aus 16—19 Gliedern bestehenden 2 Geißeln die Länge von 2,7 mm erlangt haben.

Die Schuppe des 2. Antennenpaares ist 2 mm lang, die Geißel hat eine Länge von 11,5 mm, und die Zahl ihrer Glieder hat sich auf 78 erhöht.

Die Mandibeln und Maxillen sind bloß größer geworden, haben sich aber nicht verändert.

Das Protopodit des 1. Maxillarfußpaars hat sich zu typischer Größe entwickelt und zu einer Kaulamelle umgestaltet; das Endopodit ist verkümmert, wogegen das Exopodit sich typisch gestaltet (Taf. 25, Fig. 21).

Am 2. und 3. Maxillarfußpaar zeigt sich keine Spur einer nennenswerten Veränderung, ausgenommen, daß an den Gliedern des letztern die Zahl der Dornen und Borsten zugenommen hat.



Die Greiffüße und die ersten 2 Gehfußpaare unterscheiden sich in nichts von denjenigen des vorigen Larvenstadiums, wogegen am Innenrand des Dactylopodits des 5. Fußpaars die Dornen dünn werden und ihre Zahl auf 16 steigt.

Am 1. Abdominalfußpaar ist das Endopodit größer, und am Innenrand zeigt sich ein kleiner Seitenfortsatz. Die übrigen Abdominalfußpaare sind bloß größer geworden, ohne sich aber zu verändern.

Dritte Postmysis-Larve. In der Gestaltung der Organisationsverhältnisse zeigt sich keine nennenswerte Veränderung, bloß die Maßverhältnisse des Körpers und der einzelnen Extremitätsanhänge sind gestiegen.

Die ganze Körperlänge beträgt vom distalen Ende des Telsons bis zur Spitze des Stirnfortsatzes gemessen 13 mm. Der antennale Dornfortsatz der Cephalothoraxschale ist unverändert geblieben.

Der Stirnfortsatz ist 2 mm lang und im ganzen ebenso geformt wie bei der vorherigen Larve, am Rückenrand aber erheben sich 15, und am Bauchrand 7 Dornen. Am Rückenrand des Stirnfortsatzes ist die Anordnung der 3 letzten Dornen ganz wie bei der vorherigen Larvenform.

An den Abdominalsegmenten und besonders am Telson zeigt sich keinerlei Veränderung.

Die Geißeln des 1. Antennenpaars sind auf 3 mm angewachsen und bestehen aus 18—21 Gliedern.

Die Geißel des 2. Antennenpaars hat die Länge von 14 mm erreicht, und die Zahl ihrer Glieder ist auf 84 erhöht.

Am Innenrand des Dactylopodits des 3. und 4. Gehfußpaars ist die Zahl der Dornzähne auf 4—5, am 5. Fußpaar aber auf 10 gestiegen.

Vierte Postmysis-Larve. Von dieser Larvenform gilt im allgemeinen dasselbe wie von der vorherigen Form. Der Körper hat eine Länge von 13 mm. Der Stirnfortsatz der Cephalothoraxschale ist 2,5 mm lang, am Rückenrand erheben sich 18 Dornen, am Bauchrand hingegen 10, und die 3 distalen Rückendornen sind ebenso angeordnet wie bei der vorherigen Larvenform.

Die Geißeln des 1. Antennenpaars erreichen die Länge von 3,5 mm und sind aus 27—29 Gliedern zusammengesetzt.

Die Geißel des 2. Antennenpaars ist 15 mm lang, die Zahl ihrer Glieder beträgt 92; die Antennalschuppe ist bloß 2 mm lang.

Die Mandibeln und Maxillen sowie die Maxillar- und Greiffüße

haben bloß an Größe zugenommen, ohne aber sich merklicher zu verändern. Am Dactylopodit des 3. und 4. Gehfußpaars ist die Zahl der Dornenzähne auf 6—7 gestiegen, am Innenrand des Dactylopodits des 5. Fußpaars aber die Zahl der Dornen bereits auf 26.

Am Bauchseitenrand des 3., 4. und 5. Abdominalsegments treten Borsten auf. Am Hinterrand des Telsons ist die Zahl der Dornen auf 10 reduziert, von denselben sind an beiden die äußersten zu kurzen, kräftigen Dornen umgestaltet, die nachfolgenden sind etwas kräftiger und länger, die 2 innersten hingegen gleichfalls sehr kurz. Überhaupt werden die Randdornen nach innen allmählich kürzer.

Von dieser Larvenform lag mir noch 1 Exemplar vor, welches in den Größenverhältnissen des Körpers und hinsichtlich der Länge der Geißel des 2. Antennenpaars mit denjenigen der vorigen Form vollständig übereinstimmt, im übrigen aber sich mehr oder weniger von derselben unterscheidet. Am Rückenrand des Stirnfortsatzes erheben sich 24, am Bauchrand hingegen 8 Dornenzähne. Die Geißeln des 1. Antennenpaars bestehen bei 5 mm Länge aus 34—38 Gliedern, während ich an der Geißel des 2. Antennenpaars 122 Glieder gezählt habe. Am Innenrand des Dactylopodits des 3. und 4. Thoraxfußpaars ragen 6 Dornen hervor, an dem des 5. Fußpaars hingegen deren 30.

Fünfte Postmysis-Larve. Von den zu diesem Entwicklungsstadium gehörigen Larven lagen mir 3 Exemplare vor, wovon die ganze Körperlänge der einen 20 mm, die der 2 andern dagegen 21 mm betrug.

Der Stirnfortsatz des kleinern Exemplars trägt bei 2,5 mm Länge am Rückenrand 25, am Bauchrand hingegen 8 Dornenzähne, während bei den 2 größern Exemplaren der Stirnfortsatz bereits 5 mm erreicht und sich am Rückenrand 22 bzw. 26, am Bauchrand dagegen 11 bzw. 13 Dornenzähne erheben.

Am Bauchseitenrand der Schale des 3., 4. und 5. Abdominalsegments sind Borsten aufgetreten. Die Randdornen an der distalen Spitze des Telsons sind auf 8 reduziert.

Die Geißeln des 1. Antennenpaars sind bei dem kleinern Exemplar auf 7 mm, bei dem größern auf 9 mm angewachsen, und die Zahl ihrer Glieder schwankt zwischen 60—80; die 14 proximalen Glieder sind dicker geworden als die übrigen, und an 8 derselben haben sich feine Riechstäbchen entwickelt.

Die Geißel des 2. Antennenpaars ist 20—23 mm lang und die Zahl ihrer Glieder auf ca. 150 gestiegen.

Am Innenrand des Dactylopodits des 3. Thoraxfußpaars treten 6—7, am 4. 8—9 und am 5. 42 Dornenzähnen auf.

Das Endopodit des 1. Abdominalfußpaars ist zu einer lanzettförmigen Lamelle umgewandelt.

Sechste Postmysis-Larve. Jedes der mir vorliegenden 3 Exemplare war, vom hintern Ende des Telsons bis zur Spitze des Rostrums gemessen, 22 mm lang.

Die Schale des Cephalothorax hat samt dem Rostrum eine Länge von 9 mm; am Vorderrand, über dem Antennaldorn, erhebt sich ein orbitaler Höcker bzw. Vorsprung, an dessen abgerundeter Spitze 3—4 feine Borsten sitzen (Fig. Aa). Der Stirnfortsatz ist 4—5 mm lang, überragt den Stamm des 1. Antennenpaars und selbst die Schuppe des 2. Antennenpaars, das distale Ende ist etwas nach oben gehoben, in der Mitte breiter, insofern der Unterrand im mittlern Drittel bogig, im Basaldrittel aber wieder verengt ist.

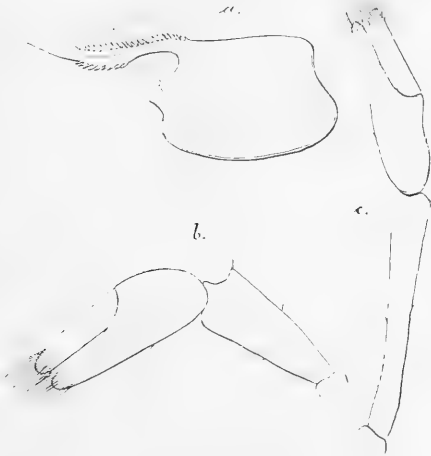


Fig. A.

a Kopfbrustschild, b, c 3 letzten Glieder des 1. und 2. Greiffußpaars.

Der Stirnfortsatz des einen Exemplars trägt am Rückenrand 26, der beiden andern 23 Dornen, von welchen die 3 proximalen an der Cephalothoraxschale selbst sitzen, die folgenden 18 reihen sich in fast gleicher Entfernung derart aneinander, daß der 21. am Beginn des distalen Drittels des Stirnfortsatzes sitzt, derselbe ist durch eine große Lücke vom 22. getrennt, gleichwie der 22. vom 23., welcher letzterer unfern der Endspitze des Stirnfortsatzes ent-

springt (Fig. Aa). Der Bauchrand des Stirnfortsatzes ist mit 9—11—14 Dornenzähnen bewehrt, die gerade im mittlern, breitesten Drittel desselben stehen, und zwar derart, daß das distale Ende ihrer Reihen gerade unter den 21. Dornzahn des Rückens fällt (Fig. Aa).

Die Geißeln des 1. Antennenpaares sind ca. 10 mm lang, die eine besteht aus 79, die andere aus 92 Gliedern, sie zeigen aber dieselbe Struktur wie an der Larve des vorigen Stadiums.

Am 2. Antennenpaar ist die Schuppe wenig kürzer als der Stirnfortsatz, bzw. sie überragt den Stamm des 1. Antennenpaares. Die Geißel ist 25 mm lang. Die Zahl ihrer Glieder vermochte ich nicht genau festzustellen, unstreitig ist sie größer als an der Larve des vorigen Stadiums.

Unter den 4—5 Zähnen der Mandibeln erheben sich in einer buchtartigen Vertiefung 8 steife, einfache Borsten; an der untern Ecke der Vertiefung, die fast in die Mitte der Kaufäche fällt, sitzt ein Bündel sehr feiner Haare, hinter welchem sich gleichfalls eine Reihe sehr feiner Härchen erhebt. An der äußern Seite der Mandibeln zeigt sich in der untern Hälfte ein bogiger Nebenkiefer.

Das 1. Maxillenpaar hat dieselbe Struktur wie bei der vorherigen Postmysis-Larve (Taf. 25, Fig. 10), seine Teile aber sind größer, und die Borsten erscheinen in größerer Anzahl.

Am 2. Maxillenpaar sind die Lappen des Endopodits größer, an der Innenseite tritt ein Nebenlappen auf; der innere Anhang des Exopodits ist in der ganzen Länge fast gleich breit, bloß die an der Spitze schief geschnittene Lamelle ist breiter.

Das 1. und 2. Maxillarfußpaar behält die frühere Form und Struktur bei, am Exopodit des letztern aber ist die Anzahl der Borsten eine größere. Am 3. Maxillarfußpaar sind die 2 Proximalglieder bloß am Innen- und Außenrand behaart, das 3. Glied ist größer als alle übrigen, an der Außenseite erheben sich gleich weit voneinander 5 gebogene Haarbündel, deren jedes aus 5 Härchen besteht; das 4. und 5. Glied erscheint zusammengewachsen, und ihre Grenze wird nur durch einen kräftigern Dorn angedeutet. An der äußern Oberfläche des 4. Glieds steht eine Reihe von 7 schiefen Bündeln ziemlich langer, gefiederter Borsten, die gleichsam eine Bürste bilden; das letzte Glied gleicht annähernd dem Dactylopodit der Gehfüße, der Innenrand ist mit 5 kleinen Dornenzähnen bewehrt.

Der Carpus des 1. Greiffußpaares gleicht annähernd einem gestürzten Kegel, die distale Spitze ist schwach eingeschnitten, mehr

als doppelt so lang, wie die größte Breite beträgt, wenig kürzer als die Palma der Schere und die Zehen zusammen (Fig. Ab). Die Scherenpalma ist um  $\frac{1}{3}$  kürzer als die bewegliche Zehe, ihre größte Breite beträgt 0,4 mm, bzw. ihre größte Breite kommt ihrer Länge nahe. An der Spitze der Zehen erhebt sich das charakteristische Haarbündel.

Am 2. Greiffußpaar ist der Carpus nur  $\frac{1}{3}$  länger als beim 1. Paar, gegen das Ende zu schwach verdickt, die distale äußere Spitze etwas vorspringend, fast 6mal so lang wie die größte Breite. Die Scherenpalma ist ebenso lang wie die Zehen, fast halb so lang wie der Carpus, der größte Durchmesser ist fast halb so lang wie die ganze Länge, d. i. 0,3 mm. An der Spitze der Zehen sind die charakteristischen Haarbündel vorhanden (Fig. Ac).

Das 1. Gehfuß- bzw. das 3. Thoraxfußpaar mißt 6,5 mm, am 2. proximalen Glied sitzt in der Mitte des Innenrands ein kräftiger Dorn; das Dactylopodit ist um etwas weniger als  $\frac{1}{5}$  kürzer als das Protopodit, am Innenrand erheben sich 9 kleine Dornen.

Das 2. Gehfuß- bzw. das 4. Thoraxfußpaar ist 6,5 mm lang, das proximale 2. Glied trägt am Innenrand einen kräftigen Dorn; das Dactylopodit ist  $\frac{1}{5}$  so lang wie das Protopodit, am Innenrand stehen 9 kleine Dornenzähnen.

Das 3. Gehfuß- bzw. das 5. Thoraxfußpaar mißt 6,5 mm, am 2. proximalen Glied ragt in der Mitte des Innenrands 1 kräftiger Dorn empor; das Dactylopodit ist nicht ganz  $\frac{1}{4}$  so lang wie das Protopodit, am Innenrand erheben sich 50 kleine Dornenzähnen, die in proximaler Richtung allmählich kürzer und schwächer werden (Taf. 26, Fig. 28).

Das Endopodit des 1. Abdominalfußpaars bildet eine lanzettförmige Lamelle, ist indessen weit kürzer als das Exopodit. Am 5. Abdominalfußpaar sind an der Bauchseite des Protopodits die Borsten kräftiger und länger geworden.

An der Schalenlamelle der ersten 2 Abdominalsegmente erheben sich am Bauchrand kleine, gedrängt stehende Borsten, wogegen an den nachfolgenden 3 Segmenten die Borsten schon ziemlich lang sind. An der Bauchseite des 6. Abdominalsegments treten spärlich zerstreute, steife Dornen auf.

Das Telson-Segment bildet eine nach hinten verengte Lamelle, an beiden Seiten längs des Rands, in gleicher Entfernung voneinander sitzen je 1 bzw. je 5 kräftige Dornen. Am Rand der distalen Spitze des Telsons erhebt sich in der Mitte 1 kleiner Höcker, neben

welchem rechts und links je 4 Dornen gelagert sind, von welchen der äußerte am längsten, länger und kräftiger als alle nachfolgenden, ist, während die 2 andern fast gleichlang sind, alle sind fein gefiedert (Taf. 24, Fig. 24).

Die in Vorstehendem kurz beschriebenen 6. Postmysis-Larven, bzw. bereits entwickelten, aber noch nicht geschlechtsreifen Exemplare gleichen in hohem Maß den von J. G. DE MAN beschriebenen jungen, 21 mm langen Exemplaren von *Caridina wickii* var. *gracilipes* aus dem Fluß Maros der Insel Celebes, wogegen dieselben auf Grund derselben Merkmale sich unterscheiden von *Caridina longirostris* M. E. (= *Car. nilotica* Roux) wie die jungen und vollständig entwickelten Individuen von *Caridina wyckii* var. *gracilipes* DE MAN (cf. DE MAN, 1a, p. 394—396). Als Unterschied muß ich besonders betonen, daß an der Cephalothoraxschale der typischen *Caridina wyckii* var. *gracilipes* und auch dem der Stammform über dem Antennaldorn die behaarte lappenförmige Erhöhung nicht vorhanden ist wie bei den oben beschriebenen Larven; ferner, daß an der distalen Endspitze des Telsons von *Caridina wyckii* var. *gracilipes* nicht bloß 8, sondern 10 Dornen sitzen. Betrachtet man nun diese Verschiedenheiten als sehr wichtige, so könnte man die von mir gefundenen sämtlichen Larven als zum Formenkreis einer neuen Art ansprechen. Zur Entscheidung dieser Frage ist indessen die Kenntnis der vollständig geschlechtsreifen Exemplare unbedingt notwendig.

## 2. Entwicklungsgang der einzelnen Organe.

### a) Das 1. oder innere Antennenpaar.

Im 1. Entwicklungsstadium bzw. an der Euzoea-Larve ist der Stamm des 1. Antennenpaares ca. 0,35—0,4 mm lang, zylindrisch, gegen das distale Ende etwas verjüngt und nicht in Glieder geteilt (Taf. 24, Fig. 1—3, 18). Die äußere Geißel ist zylindrisch, fingerförmig und bildet am Ende einen etwas zugespitzten Fortsatz, an dessen Spitze 2 längere, im distalen Drittel des Innenrands aber 3 kürzere Borsten hervorragen. Die Länge beträgt 0,15 mm. Die innere Geißel wird durch eine mächtige, ca. 0,6—0,7 mm lange, spärlich und steif gefiederte Borste repräsentiert, die bisweilen doppelt so lang ist wie der Antennenstamm selbst (Taf. 24, Fig. 18).

Im 2. Entwicklungsstadium bzw. an der Mesozoea-Larve ist der Stamm des 1. Antennenpaares bereits auf ca. 0,65 mm angewachsen

und in 3 Glieder geteilt, deren proximales allein länger ist als die nachfolgenden 2 zusammen; an der Basis tritt außen 1 kleiner Dornfortsatz auf; die nächstfolgenden 2 Glieder sind fast gleichlang und dick; am äußern und innern distalen Ende aller 3 Glieder sitzt je 1 Borste, deren äußere gefiedert ist (Taf. 24, Fig. 19). Die äußere Geißel ist bereits 0,17—0,18 mm lang, hat aber ihre frühere Form und Struktur beibehalten. Die innere Geißel erinnert noch immer an eine mächtige Borste, allein ihre Basis ist schon aufgedunsen und zu einem 0,08 mm langen fingerförmigen Fortsatz umgewandelt (Taf. 24, Fig. 19).

Im 3. Entwicklungsstadium bzw. an der Metazoea-Larve stimmt das 1. Antennenpaar in der Struktur vollständig überein mit dem der Mesozoea-Larve und unterscheidet sich von demselben nur insofern, als der Stamm etwas verdickt und bereits 0,9—1 mm lang ist.

An der das 4. Entwicklungsstadium repräsentierenden Protomysis-Larve ist das 1. Antennenpaar nicht nur dicker, sondern zugleich auch länger geworden, insofern der Stamm schon 0,5 mm lang ist, dabei ist die Seitenschuppe mehr vortretend; am proximalen Glied treten nicht nur am Apicalrand, sondern auch an beiden Seiten zahlreiche Borsten auf, allein auch am Endrand der andern 2 Glieder nimmt die Zahl der Borsten zu (Taf. 24, Fig. 20). Die äußere Geißel ist auf 0,2 mm angewachsen, in 3 Glieder geteilt und bloß mit 2 Börstchen bewehrt. Die innere Geißel ist im Verhältnis zu der Metazoea-Larve wesentlich verändert, denn sie mißt bereits 0,18 mm und ist in 2 Glieder geteilt, deren letztes an der Spitze 4 Borsten trägt (Taf. 24, Fig. 20).

Im 5. Entwicklungsstadium bzw. an der Mesomysis-Larve ist der Antennalstamm bereits auf 0,85 mm verlängert, die Schuppe am Basalglied ist größer, an der Spitze treten Borsten auf, im übrigen gleicht sie derjenigen der Protomysis-Larve (Taf. 24, Fig. 21). Die äußere Geißel ist auf 0,38 mm herangewachsen und besteht bereits aus 4 Gliedern, wogegen die innere eine Länge von 0,35 mm erreicht und aus 3 Gliedern besteht, deren proximales Glied allein so lang ist wie die nächstfolgenden 2 zusammen (Taf. 24, Fig. 21).

Im 6. Entwicklungsstadium, d. i. an der Metamysis-Larve, mißt der Stamm des 1. Antennenpaars schon 0,97 mm und ist im ganzen kräftiger, allein das Verhältnis der Glieder zueinander ist das frühere geblieben, ebenso auch die Beborstung mit dem Unterschied, daß die Borsten kräftiger und länger sind als früher. Die äußere

Geißel ist 0,47 mm lang und 6gliedrig, die innere hingegen 0,38 mm und aus bloß 4 Gliedern zusammengesetzt; an den Gliedern hat die Zahl der Borsten zugenommen.

Im 7. Entwicklungsstadium, d. i. an der 1. Postmysis-Larve, zeigt sich am 1. Antennenpaar bloß in den Größenverhältnissen des Stamms, in der Länge der Geißel und der Zahl ihrer Glieder sowie in der Behaarung der Stammschuppe einiger Fortschritt, außerdem erscheint das letzte Stammglied; nahe dem Ursprung der Geißeln erscheint ein kleiner fingerförmiger Vorsprung, der auch in den fernern Stadien konstant vorhanden ist. Dasselbe gilt auch hinsichtlich des 1. Antennenpaares der weitem Postmysis-Larven. Der Kürze halber fasse ich diese Verhältnisse in folgender Tabelle zusammen.

#### Postmysis-Larven.

	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1. Länge des Antennenstammes	1,2 mm	2 mm	2 mm	2 mm	2 mm	2 mm
2. Länge der äußern Geißel	1,2 "	2,7 "	3 "	3,5 "	7-9 "	10 "
3. Länge der innern Geißel	1 "	2,5 "	2,8 "	3 "	6-8 "	9 "
4. Gliederzahl der äußern Geißel	11-12	19	21	29	70-80	92
5. Gliederzahl der innern Geißel	10-11	16	18	27	60-70	79
6. Borstenzahl der Stammschuppe	8	10	12	12	12	12

Die Länge des Antennenstammes scheint somit nach dem 2. Postmysisstadium permanent zu sein, während die Länge und Gliederzahl der Geißeln allmählich zunimmt.

#### b) Das 2. oder äußere Antennenpaar.

Im 1. und 2. Entwicklungsstadium, d. i. an der Euzoea- und Mesozoea-Larve, stimmt die Struktur des 2. Antennenpaares vollständig überein, und bloß in der Größe zeigen sich einige Unterschiede. Die Antennalschuppe ist in beiden Stadien 0,35—0,4 mm lang, mehr oder weniger blattförmig, die distale Spitze spitzer oder stumpfer abgerundet, mit zahlreichen Borsten bewehrt (Taf. 24, Fig. 22). Die Geißel ist in beiden Stadien eine säbelförmige ungliederte Lamelle, die nahe der Spitze 1 kräftigere und 1 schwächere Borste trägt und 0,2—0,25 mm lang ist. An der distalen innern Spitze des Antennalstammes erhebt sich 1 kräftiger Dorn.

Im 3. Entwicklungsstadium, d. i. an der Metazoea-Larve, ist die Schuppe des 2. Antennenpaares 0,42 mm lang, annähernd blattförmig, an beiden Enden etwas schmaler als anderwärts, der Innenrand über der Mitte bogig, der Außenrand fast gerade, mit weniger



zahlreichen Borsten als am Innenrand (Taf. 24, Fig. 23). Die Geißel ist der des vorigen Larvenstadiums gleich, das Ende indessen stark zugespitzt, an der Seite nur mit 1 Borste, sie erscheint in 2 Glieder geteilt und ist 0,25 mm lang. An der distalen Ecke des Stamms ist der kräftige Dorn zugegen.

An der das 4. Entwicklungsstadium repräsentierenden Protomysis-Larve ist die Schuppe des 2. Antennenpaars 0,58 mm lang. Hinsichtlich der Form der Metazoea-Larve gleich, der Außenrand erscheint unbehaart und hier, nahe der distalen Ecke, eröffnen 2 kleine Dornen die Reihe der apicalen Borsten. Die Geißel ist nunmehr nicht nur fadenförmig, sondern auch in 4 Glieder geteilt und auf 0,56 mm herangewachsen: die Glieder sind gleich lang (Taf. 24, Fig. 6).

Im 5. Entwicklungsstadium hat an der jüngern Mesomysis-Larve die Antennalschuppe dieselbe Form und Struktur wie im vorigen Stadium (Taf. 24, Fig. 7), ist aber größer, 0,64 mm lang, gegen das distale Ende verbreitert. Auch die Geißel ist länger und mißt 0,61 mm, die Zahl der Glieder ist auf 6 gestiegen, deren 3 proximale kürzer sind als die apicalen (Taf. 24, Fig. 75). Bei der ältern Mesomysis-Larve erreicht die Schuppe des 2. Antennenpaars bereits die in spätern Stadien sich wiederholende d. i. endgültige Struktur, insofern nahe der apicalen Spitze der kräftige nach vorn gerichtete Dornfortsatz erscheint und nur am Innenrand Borsten stehen. Ihre Länge beträgt 0,76 mm, die größte Breite 0,26 mm. Die Geißel mißt bereits 1,2 mm, überragt mithin die Antennalschuppe bedeutend; die Zahl ihrer Glieder ist auf 12—14 gestiegen.

An der im 6. Entwicklungsstadium befindlichen Metamysis-Larve ist die Schuppe des 2. Antennenpaars im Verhältnis zum vorigen Larvenstadium bloß etwas größer, d. i. 0,94 mm lang. Die Geißel erreicht eine Länge von 2,5 mm, und die Zahl ihrer Glieder steigt auf 26. Diese Größenzunahme der Geißel schreitet in den übrigen hypothetischen Metamysis-Larven sicherlich im Verhältnis und allmählich fort, bis sie diejenige der 1. Postmysis-Larve erreicht (Taf. 24, Fig. 26).

An den verschiedenen Postmysis-Larven des 7. Entwicklungsstadiums nimmt die Schuppe und Geißel des 2. Antennenpaars fortwährend an Länge zu, und die Gliederzahl der letztern steigt rapid, wie aus nachstehender Zusammenstellung ersichtlich ist.

## Postmysis.

	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1. Länge der Schuppe	1,2 mm	2 mm	2 mm	2 mm	2 mm	2 mm
2. Länge der Geißel	5 "	11,5 "	14 "	15 "	20-23 "	25 "
3. Zahl der Geißelglieder	54	78	84	92	150	190 (?)

Hieraus geht hervor, daß die Antennalschuppe bereits im 2. Postmysis-Stadium vermutlich ihre beständige Länge erreicht, denn dieselbe wiederholt sich in den nachfolgenden 4 Stufen. Die Länge der Geißel nimmt an der 2. Postmysis-Larve plötzlich und auffällig zu, d. i. sie wird über doppelt so lang, wie sie im vorigen Stadium war, während sie in den spätern Stadien in geringerm Verhältnis heranwächst.

## c) Entwicklungsgang der Mandibeln.

Von den Mundwerkzeugen machen die Mandibeln im Entwicklungsgang die geringsten Veränderungen durch.

Im 1. Entwicklungsstadium bzw. an der Euzoea-Larve sowie auch in allen folgenden Stadien bestehen die Mandibeln aus einem mehr oder weniger bogig gekrümmten kegelförmigen Stamm und einem Kauteil. An dem Kauteil kann man einen obern und einen untern vorspringenden Endteil wahrnehmen, deren ersterer mit 4 Zähnen bewehrt, letzterer aber mit kleinen Borsten dicht besetzt ist (Taf. 25, Fig. 1). Der Kauteil ist in der Mitte buchtartig vertieft; nahe dem 1. Vorsprung erheben sich am Rand 3 mehrästige kurze Borsten, in der Mitte hingegen einige glatte kräftige und jenseits derselben gegen die untere Spitze zahlreiche kleine Borsten. An der Seite des Kauteils zeigt sich auch eine kleine Erhöhung, die mit feinen kurzen Haaren bedeckt ist und gleichsam einen Nebenskauteil bildet (Taf. 25, Fig. 1).

Bei der im 2. Entwicklungsstadium befindlichen Mesozoea-Larve gleichen die Mandibeln im ganzen denjenigen der Euzoea-Larve, sind aber auffällig größer. An der obern Ecke des Kauteils zeigen sich 3 kräftige Zähne; die Zahl der an der Spitze mehrästigen Borsten ist auf 2 reduziert, diese aber sind größer und von den nachfolgenden glatten Borsten durch einen kleinen zugespitzten Höcker getrennt, woher sich am Kaurand 2 Buchten bilden. Der Höcker an der Seite des Kauteils ist noch immer klein (Taf. 25, Fig. 2).

• Im 3. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metazoea-Larve, nehmen die Mandibeln wieder an Größe zu, die 2 mehrästigen Borsten am Rand der Kaufläche sind dicker geworden, und unter denselben erscheinen noch einige, gleichfalls mehrästige, aber dünnere Borsten. An der Seite der Erhöhung an der untern Ecke treten Zähnen auf (Taf. 25, Fig. 3).

Im 4., 5. und 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei den Mysis-Larven, setzt sich die Größenzunahme der Mandibeln fort: die Zahl der Zähne an der obern Ecke ist auf 4 gestiegen, und ebenso steigt auch die Zahl der unter der gezähnten Ecke folgenden mehrästigen Borsten auf 4. Am Kaurand sind die feineren mehrästigen Borsten noch vorhanden. Die untere Ecke ist größer geworden, ebenso die Seitenerhöhung am Kauteil.

Bei der zum 7. Entwicklungsstadium gehörigen 1. Postmysis-Larve erinnern die Mandibeln noch an die der Mysis-Larven, indessen ist der obere gezähnte Teil verbreitert und in 2 Hälften geteilt, deren untere mehr vorragt und mit 4—5 gleichgroßen Zähnen bewehrt ist; unter derselben sind die 4 kräftigen, mehrästigen Borsten noch zugegen, an die Stelle der übrigen aber treten bereits einfache feine Borsten, deren Reihe von den größern durch einen kleinen Höcker getrennt ist. Die Kauerhöhung an der Seite ist noch immer kegelförmig (Taf. 25, Fig. 4). An den Mandibeln der 6. Postmysis-Larve ist die obere Ecke einfach, am Rand mit 5—6 kräftigen, fast gleichförmigen Zähnen besetzt, unter deren Reihe, in einer buchtartigen Vertiefung, 8 glatte, steife, gleichlange Borsten in einer Reihe stehen; auf der an der untern Grenze der Bucht stehenden spitzen Ecke sitzt ein Bündel feiner Haare, von welchem an die ganze übrige Kaufläche mit sehr feinen, kurzen und steifen Dornen bedeckt ist. Der Nebenkauteil an der Seite bildet eine sichelförmig gekrümmte Erhöhung, an deren Oberfläche gedrängt stehende, ziemlich lange, bogige und steife Borsten sich erheben.

#### d) Entwicklungsgang der 1. Maxillen.

Die 1. Maxillen erleiden bei ihrem Entwicklungsgang zwar gleichfalls im ganzen keine auffällige Modifikation; an den einzelnen Teilen aber finden sich dennoch einige Verschiedenheiten.

Bei der im 1. Entwicklungsstadium befindlichen Euzoea-Larve läßt sich an den Maxillen ebenso wie in den folgenden Stadien der Taster sowie die 2 dem Exo- und Endopodit entsprechenden Lamellen

unterscheiden (Taf. 25, Fig. 5). Der Taster bildet einen fingerförmigen Fortsatz, dessen äußere Spitze mehr vorspringt als die innere und bloß 2 einfache Borsten trägt, während an der innern Spitze 1 kräftige, eigentümlich gekrümmte, gefiederte Borste aufragt. Am freien Rand der äußern Lamelle erhebt sich 1 kräftiges und 1 schwaches Zähnchen sowie 1 kleine Borste. Auf der innern Lamelle stehen 4 Borsten, und zwar 2 gerade an der Spitze, 2 dagegen am Innenrand (Taf. 25, Fig. 5).

Im 2. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Mesozoea-Larve, sind die Maxillen fast in allen Teilen etwas größer geworden. Die innere Spitze des Tasters erscheint länger als die äußere, ist aber sonst unverändert. Am freien Rand der äußern Lamelle treten 4 gleichstarke Zähnchen auf, zwischen welchen sich feine Härchen erheben. Die innere Lamelle ist schmaler als die äußere und trägt am freien Rand 4 Borsten, am Unterrand aber 1 Borste (Taf. 25, Fig. 6).

Bei der im 3. Entwicklungsstadium befindlichen Metazoea-Larve gleichen die Maxillen im ganzen denjenigen der Mesozoea-Larve. Der Taster ist größer, die äußere Spitze auffällig länger; neben der Dornborste der innern Spitze erscheint auch 1 feine Borste. Die äußere Lamelle ist im Wesen unverändert, während am Rand der schief abgeschnittenen Spitze der innern Lamelle 6 nach unten allmählich kürzer werdende, dornartige Borsten auftreten (Taf. 25, Fig. 7).

Im 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Protomysis-Larve, zeigen die 1. Maxillen nur insofern eine Abweichung von denjenigen der Metazoea-Larve, als der Endrand der äußern Lamelle etwas verbreitert und die Zahl der Zähne gestiegen ist, die Zähne selbst aber sind kleiner. Am Endrand der innern Lamelle treten an Stelle der langen Dornen kleine Zähne auf.

Im 5. Entwicklungsstadium bzw. bei der Mesomysis-Larve sind beide Lamellen der Maxillen auffällig größer und nehmen auch eine andere Form an, d. i. sie sind gegen das distale Ende verbreitert; am freien apicalen Rand der äußern Lamelle nimmt die Zahl der Zähne auffallend zu, am apicalen Rand der innern Lamelle erscheinen Dornen, innerhalb deren Reihe sich Borsten erheben. Der Maxillartaster erscheint kürzer, verändert sich aber sonst nicht (Taf. 25, Fig. 8).

Im 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metamysis-Larve, sind die 2 Lamellen der 1. Maxillen noch mehr herangewachsen und

schärfer voneinander getrennt; am Außenrand und an der Spitze der äußern Lamelle treten Borsten auf, und auch die apicale Zähnenreihe wird durch 1 Borste abgeschlossen; am apicalen Rand der innern Lamelle sind neben den Zähnen auch Borsten zugegen. Der Maxillartaster ist unverändert (Taf. 25, Fig. 9).

Im 7. Entwicklungsstadium, d. i. bei sämtlichen Postmysis-Larven, haben die 1. Maxillen eine identische Struktur und wahrscheinlich ihren definitiven Zustand bereits erreicht. Die äußere Lamelle ist auffällig gestreckt und ihr distales Ende verbreitert, am Außenrand und an der Spitze erheben sich einige lange Borsten, die Seiten sind behaart, die Randzähnen sind erstarkt, und innerhalb ihrer Reihe stehen feine Borsten (Taf. 25, Fig. 10). Die innere Lamelle ist zu einem normalen bogigen Lappen modifiziert und gleichfalls verbreitert; am freien Rand erheben sich allmählich kürzer werdende, kräftige Borsten; an der Seite reihen sich in einem Bogen gleichfalls Borsten aneinander. Der Maxillartaster der jüngern Postmysis-Larven gleicht noch jenem der Metamysis-Larven, wogegen derselbe an ältern Exemplaren zu einem fingerförmigen Fortsatz umgewandelt ist, die eigentümliche Endborste fehlt, und an ihrer Stelle treten an der Oberfläche mehrere Borsten auf.

#### e) Entwicklungsgang der 2. Maxillen.

Im Entwicklungsgang des 2. Maxillenpaares zeigt sich bloß im 6. und 7., d. i. im Metamysis- und Postmysis-Stadium, eine wesentliche Veränderung, während in den übrigen Stadien die Veränderung unwesentlich ist und sich mehr nur im Wachstum offenbart.

Im 1. und 2. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Euzoea- und Mesozoea-Larve, ist das 2. Maxillenpaar hinsichtlich der Struktur und fast auch in der Größe übereinstimmend: das Exopodit bildet eine Lamelle mit abgerundeter Spitze und trägt bloß 3—4 kräftigere, längere Borsten, wogegen die übrigen Borsten sehr kurz sind; der innere Fortsatz ist fingerförmig, mit abgerundeter Spitze, an welcher mehrere lange Borsten sitzen (Taf. 25, Fig. 16). Das Endopodit ist in einen distalen Fortsatz und in 4 seitliche Höcker geteilt; der distale Fortsatz trägt an der Spitze ein Bündel langer Borsten, die Seiten sind fein behaart. Von den seitlichen Vorsprüngen sind die 3 medialen weit kleiner als der proximale, sie sind kegelförmig, an

der Spitze mit 2—4 geraden Borsten bewehrt; der proximale Vorsprung hat die Form eines Zipfels, die gedrängt stehenden Borsten sind sichelförmig nach außen gekrümmt. Die 4 Vorsprünge können übrigens auch als Protopodit des ganzen Organs aufgefaßt werden, in welchem Fall das Endopodit bloß durch den nachfolgenden fingerförmigen Fortsatz repräsentiert wird.

Im 3. und 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der *Metazoea*- und *Protomysis*-Larve, ist das 2. Maxillenpaar gleichfalls von übereinstimmender Struktur. Die distale Lamelle des Exopodits ist verbreitert, wenig länger als der distale Fortsatz des Endopodits, am gerundeten Endrand treten zahlreiche lange Borsten auf, der Außenrand ist mit feinen Haaren besetzt, der proximale Fortsatz unverändert (Taf. 25, Fig. 12). Der distale Fortsatz des Endopodits ist ebenso wie in den vorigen Stadien, die seitlichen Vorsprünge aber sind etwas verändert, insofern von den medialen innern die 2 proximalen verbreitert und bogigen Zipfeln gleich sind, die Zahl der Borsten hat zugenommen, während der 3. distale Vorsprung seine frühere Form beibehält und bloß die Zahl der Endborsten ist etwas größer. Der proximale Vorsprung ist nur gewachsen (Taf. 25, Fig. 12).

Bei den im 5. Entwicklungsstadium stehenden *Mesomysis*-Larven ist das 2. Maxillenpaar hauptsächlich in den Details größer, auch wenig verändert. Der distale Vorsprung des Exopodits ist zu einer stumpf gerandeten breiten Lamelle geworden, die Borsten an allen ihren Teilen sind länger, und auch der proximale Fortsatz hat an Größe zugenommen. Der distale fingerförmige Fortsatz des Endopodits ist etwas verdickt, am innern Seitenrand treten Borsten auf. Von den Seitenvorsprüngen ist auch der mediale äußere zu einem bogigen Zipfel verbreitert bzw. den beiden andern ähnlich geworden. Der proximale Vorsprung hat wieder an Größe zugenommen (Taf. 25, Fig. 13).

Im 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei der *Metamysis*-Larve, hat das 2. Maxillenpaar nicht nur im ganzen und in den einzelnen Teilen an Größe zugenommen, sondern auch anderweitige Veränderungen erlitten. Die äußere Exopoditlamelle ist auffällig angewachsen, und zwar so, daß sie den apicalen Fortsatz des Endopodits weit überragt; der proximale Fortsatz ist nicht nur dicker, sondern auch länger geworden, das Ende verengt und zugespitzt, mit mehreren, an der Basis aufgedunsenen Borsten bewehrt (Taf. 25, Fig. 14). Der apicale Fortsatz des Endopodits ist nun kürzer und

dünnere, bloß an der Endspitze mit einigen Borsten versehen; von den seitlichen Vorsprüngen ist der eine verschwunden und die verbliebenen 3 haben stark an Größe zugenommen, der proximale indessen am meisten; die Zahl der Borsten ist an allen dreien gestiegen (Taf. 25, Fig. 18).

Bei den das 7. Entwicklungsstadium repräsentierenden Postmysis-Larven erreicht das 2. Maxillenpaar schon allmählich seine definitive Struktur. Bei der 1. Postmysis-Larve verändert sich am Exopodit des 2. Maxillenpaares der proximale Fortsatz merklich, insofern seine Basis mehr angeschwollen, gleichsam spindelförmig ist; der Außen- und Innenrand ist behaart; an dem spitzen Ende des verengten apicalen Teils erhebt sich ein Bündel langer, an der Basis aufgedunsener Borsten (Taf. 25, Fig. 15). Der fingerförmige apicale Fortsatz des Endopodits ist auffällig kürzer im Verhältnis zu den übrigen Teilen, an der Endspitze nur mit einer dornförmigen Borste besetzt. Die Seitenvorsprünge des Endopodits sind insgesamt stark vergrößert, besonders der distale und proximale, deren ersterer das Ende der apicalen Exopoditlamelle erreicht. An allen 3 Vorsprüngen treten am Rand und an den Seiten zahlreiche Borsten auf, die aber am proximalen Vorsprung länger und sichelförmig gekrümmt sind (Taf. 25, Fig. 15). Bei der 6. Postmysis-Larve ist der proximale Exopoditfortsatz des 2. Maxillenpaares bereits so lang wie die Apicallamelle und zugleich zu einer Lamelle verbreitert; der Innen- und Außenrand ist behaart; an der schief abgeschnittenen Endspitze ragen mehrere lange einfache Borsten auf. Der apicale Endopoditfortsatz ist stark verengt, die Seitenvorsprünge herangewachsen, die Zahl ihrer Borsten ist gestiegen, am proximalen Vorsprung hat sich an der Seite ein Nebenvorsprung entwickelt, an welchem, gleichwie am Hauptvorsprung, sichelförmig gekrümmte Borsten sitzen.

#### f) Entwicklungsgang des 1. Maxillarfußes.

Der Entwicklungsgang des 1. Maxillarfußpaares ist in den ersten 5 Larvenstadien, d. i. bei der Eu-, Meso- und Metazoea- sowie bei der Proto- und Mesomysis-Larve, ein sehr langsamer, und erst im 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metamysis-Larve, zeigt sich eine auffälligere Veränderung, während an der Postmysis-Larve die Entwicklung allmählich zum Abschluß kommt.

Im 1. und 2. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Eu- und

Mesozoea-Larve, hat das 1. Maxillarfußpaar dieselbe Struktur und Größe; es ist ein typischer 2ästiger Krebsfuß, in welchem ein Proto-, Exo- und Endopodit zu unterscheiden ist. Die 2 Glieder des Protopodits sind gut voneinander geschieden und am Innenrand mit steifen Borsten bewehrt. Das Endopodit ist aus 4 Gliedern zusammengesetzt, deren 3 proximale am Innenrand und an der Spitze mehrere kurze steife Borsten tragen, wogegen das letzte Glied an der Spitze mit mehreren feinen Borsten versehen ist (Taf. 25, Fig. 16). Das Exopodit ist walzenförmig, 2gliedrig, länger als das Endopodit, sichelförmig nach innen gekrümmt, an der Spitze mit 2 apicalen und 2 lateralen, sehr langen sowie mit 2 kurzen Borsten bewehrt.

Im 3. und 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metazoea- und Protomysis-Larve, ist das 1. Maxillarfußpaar hinsichtlich der Struktur durchaus dem der vorigen Larve gleich, bloß die Größenverhältnisse sind geändert, insofern das Protopodit, Endopodit und besonders das Exopodit merklich gestreckt und verdickt ist (Taf. 25, Fig. 17).

Im 5. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Mesomysis-Larve, zeigt das 1. Maxillarfußpaar bereits eine merklichere Veränderung. An den Protopoditgliedern haben die Borsten des Innenrands an Zahl und Länge zugenommen. Am Endopodit sind alle 4 Glieder kürzer, und infolgedessen ist naturgemäß auch das ganze Endopodit weit kürzer als vorher. Das Exopodit behält seine frühere Größe bei (Taf. 25, Fig. 18).

Bei der im 6. Entwicklungsstadium befindlichen Metamysis-Larve zeigt das 1. Maxillarfußpaar schon eine auffällige Veränderung. Die 2 Glieder des Protopodits sind nicht nur miteinander, sondern auch mit dem Endo- und Exopodit verwachsen, der Innenrand in 2 Vorsprünge geteilt, deren äußerer in Form eines breiten Zipfels sich erhebt, bzw. derart verlängert ist, daß seine Spitze fast die Spitze des Endopodits erreicht, der Innenrand ist mit kräftigen, im Verhältnis kurzen Borsten dicht bedeckt, wogegen von dem Rand des proximalen Vorsprungs wenig lange Borsten ausgehen (Taf. 25, Fig. 19). Das Endopodit ist gänzlich verkümmert, bzw. zu einem fingerförmigen Fortsatz umgestaltet, an welchem keine Borsten zugegen sind. Das Exopodit ist kräftig entwickelt, geht von breiter Basis aus und ist sichelförmig einwärts gekrümmt; in der proximalen Hälfte entspringen am Außenrand 6 gefiederte Borsten, an der Spitze sind die frühern langen Borsten noch vorhanden, während am Außen- und Innenrand 1—2 Paar feiner Borsten sitzen (Taf. 25, Fig. 19).



Bei den im 7. Entwicklungsstadium stehenden Postmysis-Larven ist das 1. Maxillarfußpaar einerseits nur in geringem Maße dem der vorherigen Metamysis-Larve, andererseits aber in ziemlich hohem Maß dem der nachfolgenden Postmysis-Larve ähnlich. Der äußere Vorsprung des Protopodits ist noch mehr gewachsen und gestreckt, und zwar so, daß derselbe das Endopodit weit überragt, das etwas gespitzt gerundete Ende ist einwärts gekrümmt, woher der Innenrand schwach gebuchtet ist, am Rand erheben sich steife, ziemlich dicke, dornartige Borsten, die Oberfläche der Seite ist behaart. Die Borsten des proximalen Vorsprungs sind zahlreicher und länger (Taf. 25, Fig. 20), das Endopodit ist unverändert geblieben, dagegen ist das Exopodit kräftiger, die bogige Basis verdickt, die Zahl der Randborsten gestiegen, das distale Ende keulenförmig aufgedunsen und mit 5—6 langen, steifen Borsten besetzt. Aus der dem Protopodit entsprechenden Partie beginnt ein fingerförmiges Epipodit herauszuwachsen (Taf. 25, Fig. 20). Bei den folgenden 4 Postmysis-Larven scheint das 1. Maxillarfußpaar zu seiner definitiven Form zu gelangen. Der distale Vorsprung des Protopodits unterscheidet sich von dem des vorigen Stadiums nur insofern, als der äußere Ast nicht gerundet, sondern abgeschnitten und behaart ist. Das Endopodit ist auffällig kurz, aber dicker als vordem (Taf. 25, Fig. 21). Das Exopodit ist scharf abgesondert in einen Basal- und einen Endteil; der Basalteil gleicht einer fast in der ganzen Länge gleichbreiten, gestreckt viereckigen Platte; der Außenrand ist schwach bogig, behaart, die äußere distale Spitze vorstehend, abgerundet, die innere Spitze geht in den Endteil über, welcher keulenförmig endigt. Der Außenrand ist in der ganzen Länge behaart, die an der Spitze angebrachten Borsten sind viel länger, das Epipodit des Protopodits nimmt allmählich an Größe zu (Taf. 25, Fig. 21). Bei der 6. Postmysis-Larve ist das 1. Maxillarfußpaar fast durchaus dem der früheren Larve gleich und unterscheidet sich von diesem insofern, als der Basalteil des Exopodits auch an der Seite dicht behaart ist, der Endteil aber nicht nur am Ende, sondern auch am Innen- und Außenrand mit langen, steifen Borsten besetzt ist und die Borsten des Innenrands nach außen gerichtet sind, d. i. mit den äußern in einer Richtung stehend.

## g) Entwicklungsgang des 2. Maxillarfußes.

Das 2. Maxillarfußpaar bleibt in den ersten 5 Entwicklungsstadien, d. i. von der Euzoea-Larve bis einschließlich zur Mesomysis-Larve, ein typischer 2ästiger Fuß, und eine auffälligere Veränderung desselben erfolgt erst im 6. Stadium, bzw. bei der Metamysis-Larve, es bleibt aber auch dann noch 2ästig.

Im 1. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Euzoea-Larve, stimmt das 2. Maxillarfußpaar mit dem 1. vollkommen überein, ist aber etwas größer. Das Protopodit besteht aus 2 Gliedern, die am Innenrand kurze, kräftige Borsten tragen. Das Endopodit besteht aus 4 gleichlangen und dicken Gliedern, deren apicales an der Spitze mit 3 Borsten bewehrt ist. Das Exopodit ist 2gliedrig, zylindrisch, sichelförmig nach innen gekrümmt, an der Endspitze mit 2 apicalen und 2 lateralen langen sowie mit 2 kleinen Borsten besetzt (Taf. 25, Fig. 22).

Im 2., 3. und 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Mesozoea-, Metazoea- und Protomysis-Larve, stimmt das 2. Maxillarfußpaar hinsichtlich der Struktur fast vollständig überein, insofern das Endopodit in 5 Glieder geteilt ist und an der Spitze des apicalen Glieds unter den Borsten auch 1 krallenförmiger, gezählter Dorn auftritt. Der 2. Maxillarfuß der Mesozoea-Larve unterscheidet sich insofern von dem der Metazoea- und Protomysis-Larve, als die Endopoditglieder gleichdick sind (Taf. 25, Fig. 23), während bei der Metazoea- und Protomysis-Larve die 2 distalen Glieder dünner sind als das 3. proximale (Taf. 25, Fig. 24). Das Exopodit ist auch hier sichelförmig nach innen gekrümmt und von derselben Struktur wie früher.

Im 5. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Mesomysis-Larve, beginnt am Basalteil des Protopodits des 2. Maxillarfußpaars das Epipodit heranzuwachsen, und zwar in Form des fingerförmigen Fortsatzes der künftigen Arthrobranchie. Am Innenrand beider Protopoditglieder sind die Borsten reduziert und paarweise angeordnet. Die 2 letzten Endopoditglieder sind noch mehr nach innen gebogen, so daß gleichsam ein keilförmiges Gelenk entsteht. Das Exopodit ist um wenig länger als im vorigen Stadium, sichelförmig nach innen gekrümmt, im übrigen gleich dem der vorherigen Metazoea- und Protomysis-Larven (Taf. 25, Fig. 25).

Bei der im 6. Entwicklungsstadium stehenden Metamysis-Larve beginnt der 2. Maxillarfuß schon an den des vollständig ent-

wickelten Tiers zu erinnern und verliert seinen ursprünglichen Larvencharakter. Die Arthrobranchie des Protopodits ist größer, am Innenrand des 1. Glieds erscheinen 2, an dem des 2. Glieds 3 lange Borsten (Taf. 25, Fig. 26). Am Endopodit sind die 2 proximalen Glieder zylindrisch, gleichdick und bilden einen Stiel, an welchem die eigentümlich modifizierten übrigen Glieder mit einem Kniegelenk derart sitzen, daß das Endopodit im ganzen einem Hammer gleicht, dessen Kopf seitlich zusammengedrückt, daher plattenartig ist; in der obern Hälfte sitzen 3 lange Borsten, in der untern Hälfte hingegen am Innenrand dornartige Borsten (Taf. 25, Fig. 26). Das Exopodit ist länger als im vorherigen Stadium, hinsichtlich der Struktur und Behaarung aber unverändert.

Im 7. Entwicklungsstadium zeigt das 2. Maxillarfußpaar der ersten 5 Postmysis-Larven eine identische Struktur und unterscheidet sich wesentlich weder von dem der Metamysis- noch dem der Postmysis-Larven. Die Arthrobranchie des Protopodits ist noch größer geworden und schon leicht zu erkennen. Das 2. Protopoditglied ist zur Ergänzung des Endopodits gestreckt und mit 8 nach innen gerichteten Borsten bewehrt (Taf. 25, Fig. 27). Die 2 Proximalglieder des Endopodits verbleiben bei ihrer ursprünglichen Aufgabe und Struktur; an den zu einer Platte verwachsenen Gliedern ist der Innenrand in einen obern kleinen und einen untern größern Vorsprung geteilt, vom obern gehen 7 lange Borsten aus, der untere ist mit zahlreichen dornartigen Borsten besetzt, innerhalb deren Reihe 4 lange Borsten entspringen (Taf. 25, Fig. 27). Das Exopodit ist auffällig langgestreckt, S-förmig gekrümmt, aber ebenso behaart wie im vorherigen Metamysis-Stadium.

Bei der 6. Postmysis-Larve erreicht die Arthrobranchie des 2. Maxillarfußes bereits die Höhe der vollständigen Entwicklung. An dem distalen Plattenteil des Endopodits sind die Vorsprünge noch mehr gewachsen, und am obern ist die Zahl der Borsten gestiegen; am Innenrand der 2 Proximalglieder treten nach innen gerichtete Borsten auf. Das Exopodit ist fast ganz gerade geworden, die proximalen Glieder sind am Außen- und Innenrand mit Borsten besetzt; in der apicalen Hälfte des distalen Glieds erheben sich innen und außen lange feine Borsten, wodurch es von dem des vorigen Larvenstadiums abweicht.

## h) Entwicklungsgang des 3. Maxillarfußes.

Der 3. Maxillarfuß bleibt in allen 7 Stadien der Entwicklung ein typischer 2ästiger Fuß, welcher eine allmähliche Umgestaltung ohne auffälligen Sprung durchmacht.

Bei der im 1. Entwicklungsstadium stehenden Euzoea-Larve ist das Endopodit kürzer als das Exopodit, besteht bloß aus 4 Gliedern, und das Endglied ist nur mit Borsten bewehrt; die Glieder sind fast gleichlang (Taf. 25, Fig. 26). Das Exopodit ist 2gliedrig, sichelförmig nach innen gekrümmt, die Spitze mit 2 apicalen und 2 lateralen langen sowie mit 2 seitlichen kleinen Borsten besetzt. Das Protopodit ist einfach, ohne Epipodit.

Im 2. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Mesozoea-Larve, ist das Protopodit und Exopodit des 3. Maxillarfußpaares nicht verändert, bloß größer. Das Endopodit besteht bereits aus 5 Gliedern und ist im ganzen länger, und zwar länger als das Exopodit, geworden, an der Spitze des letzten Glieds erscheint unter den Borsten ein längerer krallenförmiger, gezählter Dorn (Taf. 24, Fig. 19).

Im 3. und 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metazoea- und Protomysis-Larve, zeigt sich an dem 3. Maxillarfußpaar gegen das vorherige Stadium nur insofern eine Abweichung, als sich daran die Pleurobranchie bereits zu erheben beginnt, am 2. Protopoditglied 2 Borsten auftreten und der Endopodit länger ist, aber es behält seine frühere Struktur bei (Taf. 25, Fig. 30).

Bei der im 5. Entwicklungsstadium stehenden Mesomysis-Larve hat die Pleurobranchie des 3. Maxillarfußpaares bereits einen höhern Grad der Entwicklung erreicht und zeigt schon in geringem Maß die künftige vollständige Struktur. Am Innenrand der Protopoditglieder treten an der Spitze je 2 lange Borsten auf. Das Wachstum des Endopodits ist noch auffälliger als in den vorherigen Stadien, und zwar so, daß es das Exopodit bereits weit überragt, an der Spitze des letzten Glieds ist der krallenförmige Dorn länger und kräftiger. Das Exopodit ist kaum merklich länger als früher und seine Behaarung nicht verändert (Taf. 25, Fig. 31).

Im 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metamysis-Larve, beginnt das 3. Maxillarfußpaar sich bereits seiner definitiven Form und Struktur zu nähern. Die Pleurobranchie des Protopodits ist gut entwickelt, und auch das Epipodit zeigt sich in Form eines fingerförmigen Fortsatzes. Das Endopodit ist fast doppelt so lang wie das Exopodit, an der Spitze des letzten Glieds erheben sich

außer den kurzen Borsten auch 2 kleine Krallen an Stelle der im vorigen Stadium vorhandenen Dornkralle (Taf. 25, Fig. 32). Am Exopodit zeigt sich gegen das vorige Stadium keinerlei Veränderung.

Im 7. Entwicklungsstadium nähert sich der 3. Maxillarfuß der 1. Postmysis-Larve bereits in hohem Grad der definitiven Entwicklung, zumindest ist hierauf aus dem Umstand zu schließen, daß derselbe auch in den folgenden Entwicklungsstadien keine wesentliche weitere Umgestaltung aufweist, sondern bloß größer wird und die Zahl der Borsten- und Dornenanhänge zunimmt. Das Protopodit ist ebenso wie im vorherigen Entwicklungsstadium, mit dem Unterschied, daß am Innenrand der Glieder zahlreiche Borsten auftreten. Die Pleurobranchie ist größer und vollkommener (Taf. 25, Fig. 33). Das Endopodit ist im Verhältnis zum Exopodit auffällig länger, d. i. doppelt so lang; die Länge der Glieder wird typisch; am Außenrand und an den Seitenflächen des 3. Glieds treten in einer Längsreihe einzeln stehende Borsten auf, am Propodit, d. i. am vorletzten Glied, erscheinen an der Seitenfläche in 7 Querreihen dornartige, gefiederte Borsten, zu 3—5 in einer Reihe, und außerdem zeigen sich am Seitenrand und am distalen Rand einfache Borsten; am letzten Glied, am Dactylopodit, ragt an der Spitze eine kräftige Kralle hervor, und am Hinterrand sind 3 Zähnchen entwickelt (Taf. 25, Fig. 33). Das Exopodit ist etwas länger und dicker als im vorherigen Stadium, die Behaarung aber unverändert.

Der 3. Maxillarfuß der 6. Postmysis-Larve unterscheidet sich von dem der frühern Larvenformen nur in der Behaarung der einzelnen Astglieder. Am Endopodit ist das zweitvorletzte Glied länger als alle übrigen, an der Seitenfläche sitzen in 5 Querbündeln 45 kleine glatte Borsten, der distale Rand ist fein behaart; am vorletzten Glied bzw. am Propodit sind die in Querreihen stehenden gefiederten Borsten länger geworden, so daß sie gleichsam eine Bürste bilden; das Dactylopodit ist noch selbständig und trägt an der Spitze 1 kräftige Kralle, am Hinterrand aber 4—5 kleine Zähnchen. Das Exopodit ist auffällig kürzer und dünner geworden, auf der ganzen Oberfläche der distalen Hälfte mit feinen, einfachen, langen Borsten bedeckt, die an der Spitze aufragenden Borsten aber sind länger als die übrigen. Die Pleurobranchie erreicht ihre typische Größe und Struktur.

## i) Entwicklungsgang des 1. Greiffußes.

Ein allgemeiner Charakterzug im Entwicklungsgang des 1. Greiffußpaars ist es, daß derselbe bei allen Zoea- und Mysis-Larven, d. i. in den ersten 6 Entwicklungsstadien, noch typisch 2ästig ist, während er im 7. Entwicklungsstadium bzw. bei der 1. Postmysis-Larve lästig wird, d. i. seine definitive Form und Struktur nahezu vollständig erreicht.

Bei der in den Bereich des 1. Entwicklungsstadiums gehörigen jüngsten Euzoea-Larve erscheint das 1. Greiffußpaar nun erst in Form eines fingerförmigen Fortsatzes (Taf. 25, Fig. 34a), welcher indessen später größer wird (Taf. 25, Fig. 34b), schließlich gestaltet er sich 2ästig, ohne daß sich aber die Äste vom Stamm abgliedern (Taf. 25, Fig. 34c).

Im 2. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Mesozoea-Larve, sind die 2 fingerförmigen Fortsätze des 1. Greiffußpaares bereits vom Stamm abgegliedert; anfänglich sind beide Äste noch klein (Taf. 25, Fig. 34d), später aber werden beide Äste gleichmäßig länger und dicker; an der Spitze zeigen sich unter der Haut einige Borsten, die werdenden Apicalborsten (Taf. 25, Fig. 34e).

Im 3. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metazoea-Larve, gleicht das 1. Greiffußpaar dem 3. Maxillarfußpaar. Das Endopodit ist aus 5 Gliedern zusammengesetzt, die Glieder sind gleich lang und dick, an der Spitze des letzten Glieds erheben sich eine kräftigere und mehrere feine Borsten; es ist weit länger als das Exopodit, bogig nach vorn und innen gekrümmt. Das 2gliedrige Exopodit ist gleichfalls nach vorn und innen gekrümmt, an der Spitze mit den charakteristischen 2 apicalen und 2 lateralen Borsten versehen (Taf. 25, Fig. 35).

Im 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Protomysis-Larve, ist das 1. Greiffußpaar bloß länger geworden, unterscheidet sich indessen in der Struktur nicht von der Metazoea-Larve.

Bei der im 5. Entwicklungsstadium stehenden jüngern Mesomysis-Larve zeigt das 1. Greiffußpaar außerdem, daß es auffallend gewachsen ist, auch schon eine merkliche Veränderung. Am Protopodit ist das fingerförmige Epipodit, die künftige Pleurobranchie, aufgetreten bzw. etwas länger geworden. Das Endopodit ist stark verlängert und zwar so, daß es weit länger ist als das Exopodit, die 5 Glieder sind gestreckt, die distale innere Spitze des vorletzten Glieds ragt um 0,025 mm vor, trägt an der Spitze eine feine Borste

und bildet den Ausgangspunkt des künftigen unbeweglichen Scherenfingers (Taf. 25, Fig. 36). An der Endspitze des letzten Glieds sitzen 1 kräftigere und 2 schwache Borsten. Das Exopodit erscheint im Verhältnis zum Endopodit in der Entwicklung zurückgeblieben, obgleich es länger und dicker ist als im vorherigen Stadium, es ist bogig nach innen gekrümmt und mit den charakteristischen Borsten bewehrt.

Bei der ältern Mesomysis-Larve ist am Protopodit des 1. Greiffußpaars die künftige Pleurobranchie schon größer, zeigt aber die künftige definitive Form noch nicht. Das Endo- und Exopodit hat an Größe zugenommen, ihr früheres Verhältnis aber ist unverändert. Am Endopodit zeigen hauptsächlich die 2 letzten Glieder eine Veränderung, und zwar ragt die distale innere Spitze des vorletzten Glieds mehr hervor, auf 0,06 mm, und die künftige Schere wird bereits vollständig erkennbar, allein der zum innern Schenkel zu modifizierende Fortsatz erhebt sich bloß bis zur halben Länge des letzten Glieds und trägt an der Spitze 2 Borsten; an der Spitze des letzten Glieds ragen ein krallenartiger gerader, langer Dorn und einige feine Borsten empor (Taf. 25, Fig. 37). Die Struktur des Exopodits ist ebenso wie im vorigen Stadium.

Im 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metamysis-Larve, ist am Protopodit des 1. Greiffußpaars die Pleurobranchie bereits gut entwickelt und erscheint schon in ihrer definitiven Form, und sogar auch die Mastigobranchie tritt auf. Das Endo- und Exopodit sind größer geworden, aber das frühere Verhältnis zwischen ihnen ist nicht verändert. Am Endopodit zeigen hauptsächlich die 3 letzten Glieder eine Veränderung. Das zweitvorletzte Glied verliert seine frühere zylindrische, stäbchenartige Form und ist annähernd kegelförmig, wird bei 0,18 mm Länge am distalen Ende 0,1 mm dick, bzw. es ist bereits zu einem wirklichen Propodit umgewandelt, allein die obere Spitze ragt noch nicht empor (Taf. 26, Fig. 1). Das vorletzte Glied zeigt schon deutlich die Gliederung in die Palma und die Zehen, der Palmarteil ist auf 0,125 mm reduziert, aber fast auf 0,1 mm verdickt, die distale innere Spitze ist auf 0,11 mm verlängert und erreicht nahezu die Länge des letzten Glieds bzw. des äußern Scherenfortsatzes, an der Endspitze bilden die Borsten ein ziemlich dichtes Bündel; das letzte Glied ist dicker geworden und im ganzen zu dem äußern Scherenfortsatz umgewandelt, am apicalen Ende aber sind noch wenig Borsten vorhanden (Taf. 26, Fig. 1). Das Exopodit

ist im Verhältnis noch ziemlich lang, aber schon bedeutend dicker, die Behaarung ist indessen unverändert.

Im 7. Entwicklungsstadium ist der 1. Greiffuß der 1. Postmysis-Larve bereits als vollständig entwickelt zu betrachten, da derselbe die bisher erworbenen Eigenschaften auch in den folgenden Stadien beibehält und nur an Größe zunimmt. Am Protopodit sind dieselben Anhänge zugegen wie im vorigen Entwicklungsstadium, d. i. die größer gewordene Pleuro- und Mastigobranchie sowie das fingerförmige Epipodit. Am Endopodit ist das 3. Glied bzw. der Carpus gegen das distale Ende nicht nur auffällig verdickt (0,15 mm) und verlängert (0,3 mm), sondern die distale äußere Spitze ist etwas zurückgeblieben, seitlich vorstehend und mit 2 Borsten besetzt, wogegen die innere Spitze nach vorn verlängert ist und eine Gelenksvertiefung zur Aufnahme der Schere bildet (Taf. 26, Fig. 2). Das 4. und 5. Glied bildet bereits eine vollständige Schere; die Palma ist 0,2 mm lang, ihr Durchmesser 0,18 mm; die Zehen sind gleichmäßig 0,3 mm lang und tragen an der Spitze das charakteristische Borstenbündel. Das Exopodit ist gänzlich verschwunden, und solcherart tritt der 1. Greiffuß endgültig aus dem Larvenstadium heraus.

Bei den fernern Postmysis-Larven zeigt sich am 1. Greiffußpaar keinerlei wesentliche Veränderung, bloß seine Teile nehmen allmählich an Größe zu, und zwar so, daß z. B. der Carpus der 6. Postmysis-Larve 0,75 mm lang und am distalen Ende 0,38 mm breit ist; die Palma ist 0,5 mm lang und 0,4 mm breit, die Zehen haben eine Länge von 0,68 mm und sind an der distalen Spitze dicht behaart.

#### k) Entwicklungsgang des 2. Greiffußes.

Der 2. Greiffuß macht im Wesen dieselben Veränderungen in den einzelnen Entwicklungsstadien durch wie der 1. Greiffuß und erscheint in der frühesten Periode der Entwicklung gleichfalls in Form eines fingerförmigen Fortsatzes.

Im 1. Entwicklungsstadium beginnt erst bei den ältern Euzoea-Larven der 2. Greiffuß als kleiner fingerförmiger Fortsatz in bemerkbarer Weise sich zu zeigen.

Im 2. Entwicklungsstadium, d. i. bei den Mesozoea-Larven, erscheint der 2. Greiffuß gleichfalls nur als fingerförmiger Fortsatz, der indessen auffällig an Größe bzw. Länge zunimmt, ohne in Glieder geteilt zu sein (Taf. 26, Fig. 3a, b).



Bei den jüngsten der das 3. Entwicklungsstadium repräsentierenden Metazoea-Larven ist das 2. Greiffußpaar zu 2 von einem gemeinsamen Stamm ausgehenden Fortsätzen umgewandelt, die aber noch kurz und vom Stamm nicht abgegliedert sind (Taf. 26, Fig. 3e). Bei einer spätern Metazoea-Larve tritt bereits das 2ästige, typisch gegliederte und dem ersten in jeder Hinsicht gleiche 2. Greiffußpaar auf, an welchem schon das 2gliedrige Protopodit, das aus 5 Gliedern bestehende Endopodit und das 2gliedrige Exopodit zu erkennen ist. Das Endopodit ist weit kürzer als das Exopodit, sichelförmig nach innen gekrümmt, die Glieder gleichförmig, das letzte an der Endspitze mit einigen feinen Borsten bewehrt. Das Exopodit ist fast doppelt so lang wie das Endopodit, sichelförmig nach innen gekrümmt, am distalen Ende mit 2 apicalen und 2 lateralen sehr langen sowie mit 2 lateralen sehr kurzen Borsten besetzt (Taf. 26, Fig. 4).

Bei der im 4. Entwicklungsstadium stehenden Protomysis-Larve ist das 2. Greiffußpaar dem der ältesten Metazoea-Larve durchaus gleich, bloß die Größenverhältnisse haben zugenommen.

Im 5. Entwicklungsstadium erscheint am Protopodit des 2. Greiffußpaars der jüngern Mesomysis-Larve bereits eine kammförmige Pleurobranchie. Das Endopodit ist länger geworden, die distale innere Spitze des vorletzten Glieds etwas vorstehend, auf 0,03 mm verlängert und gleichsam den innern Fortsatz der werdenden Schere andeutend. Das letzte Glied ist viel dünner als die übrigen, am Ende mit einer kräftigen und 2 schwachen Borsten versehen (Taf. 25, Fig. 5). Das Exopodit ist noch gut entwickelt, fast so lang wie das Endopodit, die Behaarung ebenso wie vordem.

Bei der ältern Mesomysis-Larve beginnt die Pleurobranchie am Protopodit des 2. Greiffußpaars bereits ihre typische Form anzunehmen, ist aber noch ziemlich klein. Das Endopodit ist kräftiger geworden, weit länger als das Exopodit, die distale innere Spitze des vorletzten Glieds noch mehr verlängert (ca. 0,1 mm) und zum gut erkennbaren innern Fortsatz der kräftigen Schere umgewandelt, der aber an der Spitze auch bloß 2 Borsten trägt; das letzte Glied ist schmaler als alle übrigen, an der Endspitze mit einer kräftigen, gezähnten Dornenkralle und 2 Borsten bewehrt (Taf. 26, Fig. 6). Das Exopodit ist ebenso wie im vorherigen Stadium, indessen etwas kürzer und dünner.

Im 6. Entwicklungsstadium ist bei der jüngsten Metamysis-Larve die Pleurobranchie am Protopodit des 2. Greiffußpaars wenig

größer geworden. Am Endopodit des vorletzten Glieds hat die distale innere Spitze bereits derart an Länge zugenommen, daß sie <sup>2</sup>; der äußern überragt, woher die beiden Schenkel der Schere sich bereits ihrer vollständig entwickelten Form nähern und am Ende beider Fingerfortsätze tritt auch schon ein Teil des Borstenbündels auf. Das Exopodit ist noch mehr verkürzt. An den ältern *Metamysis*-Larven ist das Proto- und Exopodit nicht wesentlich verändert, außer der größer gewordenen Pleurobranchie erscheint aber auch die Mastigobranchie. Das Endopodit ist im ganzen verdickt, das distale 3. Glied gegen Ende verbreitert, 0,12 mm lang, die Umgestaltung zu einem Carpus ist bereits wahrnehmbar (Taf. 26, Fig. 7). Das vorletzte Glied ist schon eine wirkliche Palma und die innere Spitze zu einer förmlichen Zehe ausgewachsen, welche die Länge des letzten Glieds bzw. des äußern Schenkels erreicht; die Palma ist 0,17 mm lang, ihre größte Breite 0,1 mm; die Länge der Schenkel beträgt 0,15 mm, an ihrer Spitze nimmt die Zahl der Borsten zu (Taf. 26, Fig. 7). Das Exopodit zeigt Zeichen der Verkümmernng.

Im 7. Entwicklungsstadium weicht bei der jüngsten *Postmysis*-Larve das Protopodit des 2. Greiffußpaars von dem der ältesten *Metamysis*-Larve nicht ab. Das Endopodit wird typisch, das 3. Glied bzw. der Carpus ist länger (0,47 mm), das distale Ende dicker (0,14 mm); die äußere Spitze tritt etwas hervor, wird frei und trägt 2 Borsten. Der Palmarteil der Schere ist auf 0,15 mm verlängert, der größte Durchmesser beträgt 0,15 mm; die Länge der Zehen ist auf 0,31 mm gestiegen, die distale Spitze bereits mit dem charakteristischen Borstenbündel besetzt (Taf. 26, Fig. 8). Das Exopodit ist gänzlich verschwunden. Bei der ältern *Postmysis*-Larve zeigt das 2. Greiffußpaar bloß ein weiteres Wachstum, das Carpalglied hat z. B. 1,4 mm Länge erreicht, dagegen beträgt der größte Durchmesser bloß 0,25 mm, ist folglich über 5mal so lang wie die größte Dicke, die distale äußere Spitze ist etwas erhöht und stumpf abgerundet. Der Palmarteil der Schere ist 0,6 mm lang und 0,3 mm breit, während die Zehen bloß 0,3 mm lang sind und an der Spitze ein dichtes Borstenbündel tragen. Am Protopodit erreichen die Pleurobranchie und Mastigobranchie fast ihre definitive Größe.

#### 1) Entwicklungsgang des 1. Gehfußes.

Das 1. Gehfuß- bzw. das 3. Thoraxfußpaar fehlt an der im 1. Entwicklungsstadium stehenden jüngsten *Euzoea*-Larve noch

gänzlich und zeigt sich erst an den ältern Euzoea-Larven in Form eines subcutanen, kleinen, fingerförmigen Höckers.

Im 2. Entwicklungsstadium, d. i. bei den Mesozoea-Larven, erscheint das 1. Gehfußpaar als fingerförmiger Fortsatz hinter dem 2. Greiffußpaar. Auf derselben Entwicklungsstufe findet er sich auch bei der jüngsten Metazoea-Larve, während bei den ältern Metazoea-Larven das 1. Gehfußpaar durch 2 von einem gemeinsamen Stamm ausgehende fingerförmige Fortsätze repräsentiert wird, die allmählich heranwachsen und sich vom Stamm abgliedern.

Im 4. Entwicklungsstadium gestaltet sich das 1. Gehfußpaar der Protomysis-Larve bereits zu einem typischen 2ästigen Fuß, insofern daran das 2gliedrige Protopodit, das Endo- und Exopodit bereits abgesondert sind. Das Endopodit ist aus 5 Gliedern zusammengesetzt, die Glieder sind fast gleichlang, werden aber in distaler Richtung immer dünner; das letzte Glied ist mit einigen feinen und einer kräftigen Borste besetzt (Taf. 26, Fig. 9). Das 2gliedrige Exopodit ist etwas länger als das Endopodit und sichelförmig nach innen gekrümmt, die Spitze ist typisch behaart.

Im 5. Entwicklungsstadium wird am Protopodit des 1. Gehfußes der jüngern Mesomysis-Larve bereits die Pleurobranchie erkennbar. Das Endopodit wird länger als das Exopodit, seine sämtlichen Glieder sind länger und dicker, an der distalen Spitze des letzten Glieds tritt nebst einigen dünnen Borsten auch eine lange, gezähnte Dornenkralle auf (Taf. 26, Fig. 10). Das Exopodit ist kürzer und dünner geworden, die Behaarung aber unverändert.

Bei der ältern Mesomysis-Larve macht das 1. Gehfußpaar schon eine radikalere Veränderung durch. Am Protopodit erscheint die früher noch sehr kleine Pleurobranchie bereits in typischer Form. Gegenüber dem Exopodit wird das Endopodit auffällig kräftiger und länger, das vorletzte Glied bzw. das Propodit ist viel länger als die übrigen; das letzte Glied, d. i. das Dactylopodit, beginnt seine spätere Form anzunehmen, an der Endspitze tritt in Gesellschaft einiger Borsten ein ziemlich kräftiger, krallenförmiger, gezählter Dornfortsatz auf (Taf. 26, Fig. 11). Das Exopodit behält seine frühere Form und Struktur bei.

Im 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metamysis-Larve, nähert sich das 1. Gehfußpaar noch mehr seiner definitiven Form. Das Protopodit behält noch seine frühere Struktur. Das Endopodit wird weit länger und etwas dicker als vordem, das Verhältnis der Glieder zueinander bleibt das frühere, und bloß das Dactylopodit

zeigt eine beachtenswertere Veränderung, insofern an der Spitze in Gesellschaft von feinen Borsten ein größerer und ein kleinerer krallenartiger Anhang auftritt (Taf. 26, Fig. 12). Das Exopodit ist nicht halb so lang wie das Endopodit, übrigens aber ganz so wie früher.

Im 7. Entwicklungsstadium zeigt das 1. Gehfußpaar der 1. Protomysis-Larve sich bereits in definitiver Form. Am Protopodit erscheint außer der gut entwickelten Pleurobranchie auch die Mastigobranchie. Von den Gliedern des auffallend verlängerten Endopodits mißt das Propodit 0,7 mm und ist, mit Ausnahme des ebenso langen 2., weit länger als die übrigen, am Rand treten kurze Dornen auf; der Dactylopodit ist 0,15 mm lang, an der Endspitze entwickelt sich eine kräftige Kralle, während am Hinterrand 4 Dornenzähne erscheinen, die nach innen allmählich kürzer werden (Taf. 26, Fig. 13). Das Exopodit ist gänzlich verschwunden, und daher ist der Fuß zu einem vollständigen Gehfuß geworden.

Das 1. Gehfußpaar der ältern 6. Postmysis-Larve hat in erster Reihe bedeutend an Größe zugenommen, so erreicht das Propodit eine Länge von 2 mm, das Dactylopodit aber 0,41 mm. An der Endspitze des Dactylopodits ragt eine kräftige Kralle hervor, am Innenrand aber treten 9 kleine Dornenzähnen auf, die von außen nach innen allmählich kürzer werden, die Zahl der letztern nimmt mithin von der 1. Postmysis-Larve an allmählich zu, bzw. sie verdoppelt sich.

#### m) Entwicklungsgang des 2. Gehfußes.

Das 2. Gehfuß- bzw. das 4. Thoraxfußpaar zeigt sich an der im 2. Entwicklungsstadium stehenden Mesozoea-Larve als kleine, fingerförmige Erhöhung.

Im 3. Entwicklungsstadium ist das 2. Gehfußpaar der jüngsten Metazoea-Larve noch immer nur als fingerförmiger Fortsatz vorhanden, hat aber an Länge zugenommen. Bei der 2. Metazoea-Larve wird das 2. Gehfußpaar durch 2 von je einem Stamm ausgehende, aber noch nicht abgegliederte Fortsätze repräsentiert, wogegen bei der 3. Metazoea-Larve die Fortsätze verlängert, vom Stamm abgegliedert sind und von der distalen Spitze der innern Masse Borsten auftreten.

Im 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Protomysis-Larve, ist am Protopodit des 2. Gehfußpaars der Anfang der Pleurobranchie bereits zugegen. Das Endopodit ist wenig länger als das Exopodit,

aus 5 Gliedern zusammengesetzt, die Glieder sind fast gleich lang, walzenförmig. Das Exopodit ist gut entwickelt, sichelförmig nach innen gekrümmt, die Behaarung typisch.

Bei der im 5. Entwicklungsstadium stehenden jüngern Mesomysis-Larve erinnert das 2. Gehfußpaar noch an das der Protomysis-Larve, allein am Protopodit ist die Pleurobranchie bereits besser entwickelt, das Endopodit merklich größer als das Exopodit (Taf. 26, Fig. 15). Bei der ältern Mesomysis-Larve tritt die Pleurobranchie des Protopodits bereits in ihrer spätern Form auf, und neben denselben zeigt sich eine kleine epipoditartige Erhöhung. Das Endopodit ist auffällig kräftiger und länger, fast doppelt so lang wie das Exopodit; von den Gliedern ist das dem Propodit entsprechende vorletzte 0,25 mm lang und übertrifft in der Länge, mit Ausnahme des 2., alle übrigen bedeutend; das Dactylopodit ist annähernd kegelförmig, 0,15 mm lang, an der distalen Spitze tritt zwischen feinen Borsten eine kräftige Dornenkralle auf (Taf. 26, Fig. 16). Das Exopodit ist etwas dünner, die Behaarung aber ebenso wie bei der Protomysis-Larve.

Im 6. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metamysis-Larve, trägt das Protopodit des 2. Gehfußpaars außer der Pleurobranchie und dem kleinen epipoditartigen Fortsatz auch bereits die 2 Mastigobranchien. Das Endopodit hat an Größe zugenommen, die Glieder aber behalten das frühere Größenverhältnis zueinander bei; das dem Propodit entsprechende vorletzte Glied ist schon auf 0,36 mm angewachsen, der Dactylopodit ist 0,17 mm lang, an seiner Spitze erscheint eine größere apicale und eine kleinere laterale Dornenkralle (Taf. 26, Fig. 17). Das Exopodit ist merklich verkümmert, zeigt aber noch die frühere Struktur.

Im 7. Entwicklungsstadium erreicht das 2. Gehfußpaar der 1. Postmysis-Larve bereits fast den höchsten Grad der Entwicklung, insofern daran in den spätern Stadien keine Veränderung vor sich geht, höchstens schreitet sie im Wachstum vor, und die Zahl der Borsten und Dornen an den Gliedern nimmt zu. Das Protopodit hat dieselbe Struktur wie vorher. Das Endopodit ist auffällig verlängert, besonders das dem Propodit entsprechende Glied, welches die Länge von 0,7 mm erreicht, an der distalen Spitze ist eine kräftige Kralle entwickelt, am Hinterrand aber erscheinen 4 krallenartige kurze, kräftige Dornen (Taf. 26, Fig. 18). Das Exopodit ist spurlos verschwunden, was auf die vollständige Entwicklung hinweist.

Das 2. Gehfußpaar der 6. Postmysis-Larve unterscheidet

sich von den vorherigen Postmysis-Larven hauptsächlich nur mehr in den Größenverhältnissen. Das 2. Endopoditglied ist 0,67 mm lang und trägt am Innenrand 4 kräftige Dornen; das Propodit mißt 2,1 mm, die Ränder sind dicht behaart; das Dactylopodit ist 0,4 mm lang, am Hinterrand erheben sich 9 kleine Dornenkralen.

#### n) Entwicklungsgang des 3. Gehfußes.

Das 3. Gehfuß- bzw. das 5. Thoraxfußpaar erscheint zuerst im 3. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Metazoea-Larve, in Form eines fingerförmigen Fortsatzpaares hinter dem 4. Thoraxfußpaar.

Im 4. Entwicklungsstadium, d. i. bei der Protomysis-Larve, ist das 3. Gehfußpaar noch immer bloß ein fingerförmiger Fortsatz, aber bedeutend länger als vorher.

Bei der im 5. Entwicklungsstadium stehenden jungen Mesomysis-Larve ist das 3. Gehfußpaar bereits zu einer höhern Entwicklungsstufe gelangt. Das Protopodit ist in 2 Glieder geteilt, allein von der künftigen Pleurobranchie zeigt sich darum noch keine Spur. Das Endopodit besteht aus 5 Gliedern, die fast gleichlang sind, allein das letzte Glied ist gegen die distale Spitze allmählich verengt und trägt an der Spitze Borsten (Taf. 26, Fig. 19).

Bei der ältern Mesomysis-Larve erscheint am Protopodit des 3. Gehfußpaares die künftige Pleurobranchie in Form eines fingerförmigen Fortsatzes. Das Endopodit ist gegen das vorherige Stadium kräftiger und länger, das proximale 2. Glied und das dem Propodit entsprechende am längsten, letzteres mißt 0,25 mm; das dem Dactylopodit entsprechende letzte Glied ist 0,16 mm lang, an der Spitze erscheint unter den Endborsten eine kräftige, dornartige, gezähnte Kralle (Taf. 26, Fig. 20)

Bei der das 6. Entwicklungsstadium repräsentierenden Metamysis-Larve nähert sich das 3. Gehfußpaar bereits merklich seiner spätern definitiven Form. Am Protopodit erscheint die Pleurobranchie in ihrer definitiven Form. Das Längenverhältnis der Endopoditglieder ist dasselbe wie im vorigen Stadium. Das dem Propodit entsprechende vorletzte Glied ist 0,15 mm lang, das Dactylopodit erreicht die Länge von 0,15 mm und ist an der Endspitze mit 1 kräftigern apicalen und 2 kürzern lateralen Dornenzähnen bewehrt (Taf. 26, Fig. 21).

Im 7. Entwicklungsstadium zeigt sich bei der 1. Postmysis-Larve das 3. Gehfußpaar bereits in der definitiven Form und in den definitiven Maßverhältnissen. Am Protopodit erscheinen außer der

gut entwickelten Pleurobranchie auch die 2 Mastigobranchien. Am Endopodit ist das Propodit auf 0,7 mm herangewachsen, und die Zahl der Randborsten und Dornen ist gestiegen; das Dactylopodit ist bereits 0,25 mm lang, an der Spitze ist die kräftige Kralle zugegen, die Zahl der dornartigen Zähne am Hinterrand ist auf 13 gestiegen (Taf. 26, Fig. 22), an der Basis der Endkrallen erheben sich 3 feine Borsten: die apicalen kleinen dornartigen Krallen zeigen an einem Rand eine kleine Erhöhung.

Bei der 6. Postmysis-Larve unterscheidet sich das 3. Gehfußpaar von dem der vorherigen Postmysis-Larven hauptsächlich in den Größenverhältnissen sowie in der Behaarung des Dactylopodits und ist dem der vollständig entwickelten Exemplare ganz gleich.

Das Propodit ist 2,3 mm lang, an den Rändern dicht behaart: das Dactylopodit ist auf 0,6 mm herangewachsen und am Hinterrand ist die Zahl der kleinen Dornkrallen auf 50 gestiegen (Taf. 26, Fig. 23).

#### o) Entwicklungsgang der Abdominalfüße.

Für den Entwicklungsgang der Abdominalfüße im allgemeinen ist es charakteristisch, daß das 6. Paar den übrigen weit voran ist und sich bereits bei der Euzoea-Larve zeigt, während die andern erst an der Protomysis-Larve in Form von fingerförmigen Erhöhungen erscheinen (Taf. 24, Fig. 6).

Das 1. Abdominalfußpaar beginnt sich erst später zu entwickeln als alle folgenden. Im 5. Entwicklungsstadium, d. i. bei der jüngsten Mesomysis-Larve, ist das Exopodit 4mal so lang wie das Endopodit, eine relativ schmale, blattförmige Platte, an der Spitze nur mit wenig Borsten besetzt; das Endopodit ist ein fingerförmiger Fortsatz, an der Spitze mit 1 Dorn bewehrt (Taf. 26, Fig. 24). Bei der ältern Mesomysis-Larve bleibt das Verhältnis zwischen dem Endopodit und Exopodit im Wesen dasselbe wie früher, allein beide Äste sind verbreitert, das Endopodit gleicht schon mehr einem kurzen Blatt, und an der Spitze treten 2 Borsten auf (Taf. 26, Fig. 25). Bei der das 6. Entwicklungsstadium repräsentierenden Metamysis-Larve zeigt sich die weitere Entwicklung des 1. Abdominalfußpaares darin, daß das Exopodit fast 6mal so lang ist wie das Endopodit; es ist auffällig verbreitert, und die Randborsten nehmen nicht nur an Länge, sondern auch an Zahl zu (Taf. 26, Fig. 26). Im 7. Entwicklungsstadium herrscht beim 1. Abdominalfußpaar aller

Protomysis-Larven zwischen dem Endopodit und Exopodit im allgemeinen fast dasselbe Verhältnis wie bei den Metamysis-Larven, nur das Endopodit ist auffälliger verbreitert, und am Exopodit treten mehr Borsten auf (Taf. 26, Fig. 27).

Das 2., 3., 4. und 5. Abdominalfußpaar entwickeln sich in allen Entwicklungsstadien gleichzeitig und gleichförmig. Im 5. Entwicklungsstadium bzw. bei der jüngern Mesomysis-Larve ist das 2.—5. Abdominalfußpaar im ganzen nicht nur einander, sondern auch dem 1. Fußpaar ähnlich, insofern das Exopodit eine ziemlich schmale Platte, das Endopodit aber einen fingerförmigen Fortsatz bildet, aber schon  $\frac{1}{3}$  der Länge des Exopodits erreicht und an der Spitze mit 2—3 kleinen Borsten bewehrt ist, wogegen das Exopodit mit 3—4 Endborsten besetzt ist (Taf. 26, Fig. 28). Von der ältern Mesomysis-Larve bis zur 6. Postmysis-Larve erleiden die Abdominalfußpaare bereits eine wesentlichere, aber identische Veränderung. Das Endopodit und Exopodit zeigen nämlich nur ein verhältnismäßiges Wachstum, und die Zahl der Borsten nimmt nicht nur rapid zu, sondern am Endopodit in der Mitte des Innenrands tritt auch ein fingerförmiger Fortsatz auf (Taf. 26, Fig. 25), welcher in den weitern Entwicklungsstadien immer länger wird, doch derart, daß derselbe am 2., 3. und 4. Fußpaar stets länger ist als am 5. (Taf. 26, Fig. 30). Im 7. Entwicklungsstadium, d. i. bei den Postmysis-Larven, indessen unterscheidet sich das 5. Abdominalfußpaar darin von den übrigen, daß sich am 2. Protopoditglied an der Bauchseite eine Längsreihe von einigen nach unten gerichteten Borsten erheben (Taf. 26, Fig. 31).

Das 6. Abdominalfußpaar erscheint bereits bei den ältern *Euzoea*-Larven als zwei Zellenkomplexe im Innern des 6. Abdominalsegments und zwar am Ende desselben (Taf. 24, Fig. 11). An der im 2. Entwicklungsstadium stehenden *Mesozoea*-Larve ist schon eine weitere Entwicklung des 6. Abdominalfußpaars wahrzunehmen, insofern es sich hier als in die Substanz des 7. Abdominalsegments bzw. des Telsons eindringender, annähernd kegelförmiger Zellenkomplex zeigt (Taf. 24, Fig. 12). Im Telson der ältern *Mesozoea*-Larven hat sich aus dem Zellenkomplex bereits ganz kenntlich am 6. Abdominalfußpaar das Endo- und Exopodit ausgestaltet, deren letzteres besser entwickelt, länger ist und an der distalen Spitze sogar Borsten trägt, während das Endopodit kürzer, schwächer und unbehaart ist (Taf. 24, Fig. 13).

Im 3. Entwicklungsstadium, d. i. bei der *Metazoea*-Larve,



zeigt sich das 6. Abdominalfußpaar bereits fest in seiner typischen Form und frei, allein das Endopodit ist noch viel kleiner als in spätern Stadien (Taf. 24, Fig. 14). Von nun an nimmt das 6. Abdominalfußpaar fortwährend an Größe zu, die Zahl der End- und Randborsten des Exopodits und Endopodits aber steigt allmählich; im Mesomysis-Stadium nähert sich das Fußpaar bereits seiner definitiven Form und Struktur, bis es schließlich in den Postmysisstadien unstreitig seine vollständige Entwicklung erreicht, wo zugleich auch am Außenrand des Exopodits der charakteristische Dornfortsatz erscheint (Taf. 24, Fig. 16, 17).

Um über die Entwicklungsreihe der Extremitätsanhänge des Thorax und Abdomens ein übersichtliches und vollständiges Bild zu bieten, habe ich es für zweckmäßig erachtet, nachstehende Tabelle zusammenzustellen. In diese Tabelle habe ich der Vollständigkeit halber auch jene Entwicklungs- bzw. Larvenstadien aufgenommen, die ich zwar nicht unmittelbar beobachtet habe, deren Existenz jedoch, wie oben bemerkt, mit Recht vorauszusetzen, ja sogar sicher ist. In der Tabelle bedeutet a = Anlage, en = Endopodit, d. i. das Exopodit ist bereits gänzlich verschwunden, t = typisches 2ästiges Gliedmaßenpaar, Pth = Pes thoracalis, Pab = Pes abdominalis.

Larve	Pth 1	Pth 2	Pth 3	Pth 4	Pth 5	Pab 1—5	Pab 6
Euzoea	a	a	—	—	—	—	—
Mesozoea	a	a	a	a	—	—	a
Metazoea 1	t	a	a	a	—	—	t
Metazoea 2	t	t	a	a	a	—	t
Metazoea 3	t	t	t	a	a	—	t
Protomysis	t	t	t	t	a	a	t
Mesomysis	t	t	t	t	en	t	t
Metamysis 1	t	t	t	t	en	t	t
Metamysis 2	t	t	t	en	en	t	t
Metamysis 3	t	t	en	en	en	t	t
Metamysis 4	t	en	en	en	en	t	t
Postmysis	en	en	en	en	en	t	t

Aus dieser Tabelle geht zunächst hervor, daß das 1. Thorax- bzw. Greiffußpaar und das 6. Abdominalfußpaar gleichzeitig an der 1. Metazoea-Larve erscheinen; ferner geht daraus hervor, daß die Extremitätspaare des Thorax und Abdomens an der Mesomysis-Larve zuerst in voller Anzahl auftreten, indessen zeigen sie, mit Ausnahme des 5. Thoracal- bzw. des 3. Gehfußpaars noch den

Larvenzustand. Die allmähliche Weiterentwicklung der Thoracal-extremitätenpaare bzw. die Annahme der definitiven Struktur sowie der Verlust des Exopodits beginnt an der vorausgesetzten 2. Metamysis-Larve und kommt mit der Ausgestaltung der 1. Postmysis-Larve zum Abschluß.

Bezüglich der Entwicklung der Kiemen bzw. der Pleuro- und Arthrobranchie beschränke ich mich darauf, hier in Kürze Folgendes zu registrieren. Das 3. Maxillarfußpaar zeigt sich zuerst an der Metazoea-Larve, die Pleurobranchien der sämtlichen Thoraxfüße treten bei der Mesomysis-Larve bereits in definitiver Form auf, obgleich sie noch ziemlich klein ist.

Die Arthrobranchie des 2. Maxillarfußpaars erscheint zuerst bei der Mesomysis-Larve und vervollkommnet sich dann allmählich.

### 3. Vergleichung der Larvenstadien von *Caridina wyckii* (HICKS) mit denjenigen anderer Arten.

Die in den vorherigen Kapiteln beigebrachten Daten geben Zeugnis dafür, daß der postembryonale Entwicklungsgang von *Caridina wyckii* (HICKS), trotz des Aufenthalts im Süßwasser, eine vollständige und ununterbrochene Metamorphose aufweist und in dieser Hinsicht einerseits mit *Atyaephyra desmaresti* (MILLET) aus Süßwässern, andererseits aber mit *Palaemonetes varians* LEACH übereinstimmt.

Die von mir beobachtete und als 1. Entwicklungsstadium bezeichnete Euzoea-Larve von *Caridina wyckii* zeigt im allgemeinen Habitus bzw. in der Körpergliederung eine große Übereinstimmung mit der von P. MAYER beschriebenen Zoea-Larve des Genus *Palaemon* und der von *Palaemonetes varians* LEACH (5, p. 206), insofern das 6. und 7. Abdominalsegment nicht voneinander abgeschnürt und demzufolge das Telson selbständig geworden ist und außerdem auch das hintere Abdominale in Form und Struktur mit dem der genannten übereinstimmt.

Was die Zahl und Entwicklung der Anhänge des Rumpfs bzw. Cephalothorax betrifft, so erinnert die Euzoea-Larve von *Caridina wyckii* sehr lebhaft einerseits an die eben die Eihülle verlassende Zoea-Larve der von N. JOLY abgebildeten *Atyaephyra desmaresti* (3, tab. 4, fig. 65, 66), andererseits an die von C. CLAUS beschriebene *Hippolyte*-Zoea (s. 4, p. 459, fig. 301), nur daß sich hinter dem 3. Maxillarfußpaar schon die Spur des 1. und 2. Greiffußpaars zeigt.

Hinsichtlich der Entwicklung der Extremitätenanhänge des Cephalothorax gleicht aber die Euzoea-Larve von *Caridina wyckii* auch der Zoea-Larve von *Palaemonetes varians* LEACH aus dem Salzwasser, besonders in der Entwicklung der Maxillarfüße, weicht aber von derselben insofern ab, als sich bei dieser bereits auch die sämtlich nachfolgenden Thoraxfußpaare gleichzeitig in der Form von verschiedenen großen und entwickelten Rudimenten zeigen (1, tab. 23, fig. 1). Das 1. oder innere Antennenpaar hat dieselbe Struktur wie die von P. MAYER beschriebenen im 1. Entwicklungsstadium stehende Larve von *Palaemonetes varians* aus dem Süßwasser (5, tab. 10, fig. 1 I), befindet sich somit auf niedrigerer Entwicklungsstufe als die Zoea-Larve von *Atyaephyra desmaresti* (3, tab. 4, fig. 68); das 2. oder äußere Antennenpaar hat denselben Schnitt wie die Zoea-Larve von *Atyaephyra desmaresti* (3, tab. 4, fig. 67). In der Entwicklung der 2 Antennenpaare stimmt die Euzoea-Larve von *Caridina wyckii* aber auch mit der von G. O. SARS beschriebenen, im 1. Entwicklungsstadium stehenden Larve von *Athanas nitescens* LEACH einigermaßen überein (6, tab. 2, fig. 1, 6).

Im übrigen erinnert die Euzoea-Larve von *Caridina wyckii* (HICKS) hinsichtlich des Habitus und der Körpergliederung auch an die Zoea-Larve von *Gebia littoralis* (Risso) (s. 4, p. 170, fig. 309A), zeigt indessen bezüglich der Extremitätenanhänge einen höhern Entwicklungsgrad, denn sie weist nicht bloß 2 Maxillarfußpaare wie jene, sondern deren 3 Paare auf.

Die unter der Bezeichnung Mesozoea beschriebene 2. Larvenform von *Caridina wyckii* (HICKS) stimmt hinsichtlich des äußern Habitus und der Körpergliederung mit der 1. Larvenform von *Atyaephyra desmaresti* (MILLET) überein (3, tab. 4, fig. 66), ebenso wie mit der *Hippolyte-Zoea* und der von P. MAYER abgebildeten im 1. Entwicklungsstadium stehenden Larve von *Palaemonetes varians* aus dem Süßwasser (5, tab. 10, fig. 17), insofern das 6. und 7. Abdominalsegment bereits voneinander gesondert sind, bzw. das Telson bereits selbständig geworden ist (Taf. 24, Fig. 4).

Was die Zahl der Extremitätenanhänge des Rumpfs bzw. des Cephalothorax betrifft, so erinnert die Mesozoea-Larve von *Caridina wyckii* (HICKS) in erster Reihe an ihre eigne Euzoea-Larve, sie gleicht aber auch der Zoea-Larve von *Atyaephyra desmaresti*, von der sie sich hauptsächlich dadurch unterscheidet, daß sich das 1. Greiffußpaar bereits in der Form eines 2ästigen fingerförmigen Fortsatzes zeigt und hinter demselben auch die nächstfolgenden

3 Thoraxfußpaare immer mehr hervorragen. Die entwickelten Extremitätsanhänge des Cephalothorax weisen dieselbe allgemeine Struktur auf wie die 1. Larven von *Atyaephyra desmaresti*, und bloß das 1. Antennenpaar bildet eine Ausnahme (3, tab. 4, fig. 67 bis 74). Am Abdomen fehlen sämtliche Abdominalfüße ebenso wie an den 1. Larven von *Atyaephyra desmaresti* und *Palaemonetes varians* aus dem Süßwasser sowie an der *Hippolyte*-Zoea.

Hinsichtlich der Körpergliederung stimmt das als Metazoea bezeichnete 3. Entwicklungsstadium von *Caridina wyckii* mit der im 3. Entwicklungsstadium stehenden Larve von *Palaemonetes varians* aus dem Süßwasser überein (5, tab. 10, fig. 19) sowie mit der 1. Larvenform von *Athanas nitescens* (6, tab. 1, fig. 1), insofern neben dem Telson auch das 6. Abdominalfußpaar erscheint (Taf. 24, Fig. 5).

Hinsichtlich der Zahl der Extremitätspaare des Cephalothorax stimmt die *Caridina*-Metazoea mit der 1. Larve von *Athanas nitescens* überein (6, tab. 1, fig. 1, 2) und unterscheidet sich von derselben nur dadurch, daß während bei ersterer das 3. Gehfußpaar bzw. das 5. Thoraxfußpaar gut entwickelt ist, es bei letzterer sich bloß in Form eines kleinen, fingerförmigen Fortsatzes zeigt (Taf. 24, Fig. 5). Der Grad der Entwicklung des 1. Antennenpaares ist wie im Mesozoa-Stadium mit demjenigen der im 3. Stadium stehenden Larve von *Palaemonetes varians* aus dem Süßwasser übereinstimmend (5, tab. 1, fig. 1 III), erinnert aber auch zugleich an das letzte Larvenstadium von *Athanas nitescens* (6, tab. 2, fig. 3). Das 2. Antennenpaar erinnert im ganzen an das der Zoea-Larve von *Atyaephyra desmaresti* (3, tab. 4, fig. 67) sowie an dasjenige der 1. und etwas spätern Larvenformen von *Athanas nitescens* (6, tab. 2, fig. 6, 7), unterscheidet sich aber von demselben doch darin, daß die Antennengeißel mit Beibehaltung ihrer frühern Form nunmehr in 2 Glieder geteilt ist.

Die im 4. Entwicklungsstadium stehende Larve von *Caridina wyckii*, die ich unter der Benennung *Protomysis* beschrieben habe, erinnert hinsichtlich der Entwicklung einigermaßen an jene Larve von *Athanas nitescens*, die G. O. SARS auf tab. 1, fig. 3 abbildet, insofern als an den ersten 5 Abdominalsegmenten die Abdominalfüße sich in Form von fingerförmigen Fortsätzen zeigen (Taf. 24, Fig. 6), unterscheidet sich indessen von derselben in erster Reihe dadurch, daß die ersten 4 Thoraxfußpaare bereits erschienen sind, während das 5. nur noch in Form eines fingerförmigen Fortsatzes zugegen ist, in zweiter Reihe aber unterscheiden sie sich auch durch die Struktur

der Extremitäten des Cephalothorax. Die Geißeln des 1. und 2. Antennenpaares sind fast ebenso eingelenkt wie bei der im 4. und 5. Stadium stehenden Larve von *Palaemonetes varians* (5, tab. 10, fig. 1IV, V), sind mithin auf derselben Entwicklungsstufe angelangt wie an den oben erwähnten Larven von *Athanas nitescens*. Dasselbe gilt auch hinsichtlich der Entwicklungsstufe der Geißel des 2. oder äußern Antennenpaares, nur daß die Protomysis-Larve von *Caridina wyckii* in dieser Hinsicht mit dem 1. Larvenstadium von *Palaemonetes varians* übereinstimmt (vgl. 5, tab. 10, fig. 2I und Taf. 24, Fig. 6). Das 1. und 2. Greiffußpaar gleicht noch durchaus dem vorherigen Maxillarfußpaar sowie der nachfolgenden 2 Gehfußpaare, und am vorletzten Glied derselben zeigt sich noch keine Spur der Umänderung in eine Schere (Taf. 24, Fig. 6), unterscheidet sich mithin in dieser Beziehung sowohl von der Larve von *Palaemonetes varians* als auch von der 2. Larvenform von *Athanas nitescens* (5, tab. 10, fig. 18; 6, tab. 1, fig. 3).

Übrigens halte ich es auch für erwähnenswert, daß die Protomysis-Larve von *Caridina wyckii* (Hicks) annähernd auch mit der von G. O. Sars beobachteten Mysis-Form von *Gebia littoralis* (Risso) (4, p. 470, fig. 309 $\beta$ ) übereinstimmt, sich indessen von derselben dadurch unterscheidet, daß das 4. Thoraxfußpaar bereits gut entwickelt ist, dieselbe Struktur aufweist wie die vorhergehenden Stadien und auch das 1. Abdominalfußpaar sich gleich wie die übrigen in Form von fingerförmigen Fortsätzen zeigt, wogegen an der erwähnten Larve von *Gebia littoralis* das 4. Thoraxfußpaar nur in Form von fingerförmigen Fortsätzen vorhanden ist und das 1. Abdominalfußpaar noch gänzlich fehlt.

Die im 5. Entwicklungsstadium stehende Larve von *Caridina wyckii*, die ich unter der Benennung Mesomysis beschrieben habe, erinnert bezüglich ihrer Entwicklung einigermaßen an jene Larve von *Athanas nitescens*, welche G. O. Sars auf tab. 1, fig. 4 abbildet, allein die Geißeln des 1. Antennenpaares bestehen aus mehr Gliedern, und das 1. und 2. Gehfußpaar ist noch typisch entwickelt, d. i. 2ästig. An den ersten 2 Thoraxfußpaaren bzw. den werdenden 2 Greiffußpaaren zeigt das vorletzte Glied nur insofern den werdenden innern Schenkel der Schere, als die distale innere Spitze desselben etwas hervorsteht (Taf. 24, Fig. 7; Taf. 25, Fig. 36, 37), während an der vorhin erwähnten Larve die Umgestaltung zur Schere weiter fortgeschritten ist (6, tab. 1, fig. 4). Sämtliche Abdominalfußpaare nähern sich schon so ziemlich der definitiven

Form und sind besser entwickelt als an der oben erwähnten Larve von *Athanas nitescens*.

Die als 6. Entwicklungsform hingestellte Metamysis-Larve von *Caridina wyckii* mit ihren vorausgesetzten 4 Formen hat in gewissem Grade eine niedrigere, in gewissem Grade eine übereinstimmende und in gewissem Grade höhere Struktur als jene Larve von *Atyaephyra desmaresti*, welche M. JOLY auf tab. 4, fig. 36 abgebildet hat. Die ersten 4 Thoraxfußpaare der jüngsten Metamysis-Larve sind nämlich noch typisch 2ästig, und die Umgestaltung des vorletzten Glieds der 2 Greiffußpaare zur Palma und zum innern Schenkel der Schere ist noch nicht vollständig abgeschlossen, insofern der Stiel noch schmal und der innere Schenkel kürzer ist als der äußere. In den darauffolgenden Metamysis-Stadien verliert die Larve nach und nach das Exopodit des 2. Greiffußpaars, sodann auch dasjenige des 1. Gehfußpaars, während sie der von N. JOLY abgebildeten Larve von *Atyaephyra desmaresti* (3, tab. 4, fig. 36) sowie der 2. bis 4. Larve von *Palaemonetes varians* (5, tab. 10, Fig. 18, 19) ähnlich wird. Die letzte Metamysis-Larve verliert schließlich auch das Exopodit des 2. Greiffußpaars und erreicht hierdurch das 5. Larvenstadium von *Palaemonetes varians*, an welcher das 1. Greiffußpaar nur mehr ein verkümmertes Exopodit aufweist.

Zu Beginn der als Postmysis-Larve beschriebenen Entwicklungsstadien entspricht die Larve von *Caridina wyckii* vollständig der von G. O. SARS abgebildeten letzten Larve von *Athanas nitescens* bzw. dem ersten postlarvalen Zeitraum derselben (3, tab. 1, fig. 5) und wird fast identisch mit dem von P. MAYER beschriebenen 6. und 7. Entwicklungsstadium von *Palaemonetes varians* (5, p. 211).

Die eingehendere Schilderung der übrigen Postmysis-Larven muß ich in Ermangelung des gesamten Vergleichungsmaterials unterlassen, umsomehr als die Umgestaltung derselben je nach der Art zweifellos ganz eigentümlich und charakteristisch sein dürfte, ja sein muß.

Hinsichtlich der allmählichen Umgestaltung der Mandibeln und Maxillen sowie der Maxillarfüße bemerke ich bloß, daß dieselbe im ganzen und hier und da auch in den Details fast vollständig in derjenigen von *Atyaephyra desmaresti* und *Athanas nitescens* übereinstimmt und in geringem Maß auch an die von *Palaemonetes varians* aus dem Süßwasser erinnert (cf. 3, 5, 6). Übrigens erleidet der 1. und 2. Maxillarfuß von *Caridina wyckii* in dem als Metamysis bezeichneten 5. Entwicklungsstadium eine derartige Umgestaltung

wie die 2. Larve von *Atyaephyra desmaresti* (3, tab. 4, fig. 38) und *Athanas nitescens* im ersten postlarvalen Zustand (6, tab. 3, Fig. 3, 7),

Die ununterbrochene Reihenfolge des Entwicklungsgangs sowohl der beobachteten Larvenstadien als auch der einzelnen Extremitätenpaare liefert als Endresultat den Nachweis, daß *Caridina wyckii* (HICKS) trotz der Anpassung an den Aufenthalt im Süßwasser doch den Urtypus seiner Metamorphose vollständig beibehalten hat und darin nicht die geringste Reduktion eingetreten ist. Ich halte es sogar für wahrscheinlich, daß dies auch hinsichtlich der übrigen Arten der Familie *Atyidae* der Fall sein wird, was der Entwicklungsgang der von N. JOLY untersuchten, öfters erwähnten *Atyaephyra desmaresti* einigermassen zu beweisen scheint.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. BOAS, J. E. V., Kleinere carcinologische Mittheilungen, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Syst., 1889, p. 793, tab. 23, Textfig. 4.
  2. HILGENDORF, F., Die Land- und Süßwasser-Dekapoden Ost-Afrikas, in: Thierwelt Deutsch-Ost-Afrika, 1898, Vol. 4, No. 7, tab. 1, Textfig. A—C.
  3. JOLY, N., Études sur les moeurs, le développement et les métamorphoses d'une petite Salicoque d'eau douce (*Caridina Desmarestii*), suivies de quelques réflexions sur les métamorphoses des Crustacés Décapodes en général, in: Ann. Sc. nat., Zool. (2), Vol. 19, 1843, p. 34, tab. 3, 4.
  4. KORSCHOLT-HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Heft 1, 1890, p. 459, fig. 301.
  - 4a. DE MAN, J. G., Decapoden des Indischen Archipels, in: WEBER, Zool. Erg. einer Reise in Nederl. Ostindien, Leiden 1892, Vol. 2, p. 265—527, tab. 15—29.
  5. MAYER, P., Carcinologische Mittheilungen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, 1881, Vol. 2, p. 197, tab. 10.
  6. SARS, G. O., Postembryonal development of *Athanas nitescens* LEACH, in: Arch. Math. Naturvid., 1906, Vol. 27, No. 10, tab. 1—4.
  7. WEBER, M., Zur Kenntniss der Süßwasser-Fauna von Süd-Afrika, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Syst., 1897, p. 135, tab. 15.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 24.

- Fig. 1. Euzoea von oben. REICH. Ok. 5, Obj. 2. Habitusbild.  
 Fig. 2. Euzoea von der Seite. REICH. Ok. 5, Obj. 2. Habitusbild.  
 Fig. 3. Euzoea von der Seite. REICH. Ok. 5, Obj. 2. Habitusbild.  
 Fig. 4. Mesozoea von der Seite. REICH. Ok. 5, Obj. 2. Habitusbild.  
 Fig. 5. Metazoea von der Seite. REICH. Ok. 5, Obj. 2. Habitusbild.  
 Fig. 6. Protomysis von der Seite. REICH. Ok. 1, Obj. 2. Prisma.  
 Habitusbild.  
 Fig. 7. Mesomysis von der Seite. REICH. Ok. 1, Obj. 2. Prisma.  
 Jüngerer Stadium.  
 Fig. 8. Mesomysis von der Seite. REICH. Ok. 1, Obj. 2. Prisma.  
 Älteres Stadium.  
 Fig. 9. Postmysis von der Seite. REICH. Ok. 1, Obj. 2. Prisma.  
 Habitusbild.  
 Fig. 10. Telson von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 0.  
 Fig. 11. Telson von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 0.  
 Fig. 12. Telson von Mesozoea. REICH. Ok. 5, Obj. 0.  
 Fig. 13. Telson von Mesozoea. REICH. Ok. 5, Obj. 0.  
 Fig. 14. Telson von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 0.  
 Fig. 15. Telson von Protomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 0.  
 Fig. 16. Telson von Mesomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 17. Telson von Postmysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 18. 1. Antenne von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 19. 1. Antenne von Mesozoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 20. 1. Antenne von Protomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 21. 1. Antenne von Mesomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 22. 2. Antenne von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 23. 2. Antenne von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 24. Telson von Postmysis, nach REICH. Ok. 5, Obj. 0.  
 Fig. 25. 2. Antenne von Mesomysis 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 26. 2. Antenne von Metamysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.



## Tafel 25.

- Fig. 1. Mandibel von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 2. Mandibel von Mesozoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 3. Mandibel von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 4. Mandibel von Postmysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 5. 1. Maxille von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 6. 1. Maxille von Mesozoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 7. 1. Maxille von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 8. 1. Maxille von Mesomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 9. 1. Maxille von Metamysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 10. 1. Maxille von Postmysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 11. 2. Maxille von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 12. 2. Maxille von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 13. 2. Maxille von Mesomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 14. 2. Maxille von Metamysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 15. 2. Maxille von Postmysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 16. 1. Maxillarfuf von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 17. 1. Maxillarfuf von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 18. 1. Maxillarfuf von Mesomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 19. 1. Maxillarfuf von Metamysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 20. 1. Maxillarfuf von Postmysis 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 21. 1. Maxillarfuf von Postmysis 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 22. 2. Maxillarfuf von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 23. 2. Maxillarfuf von Mesozoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 24. 2. Maxillarfuf von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 25. 2. Maxillarfuf von Mesomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 26. 2. Maxillarfuf von Metamysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 27. 2. Maxillarfuf von Postmysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 28. 3. Maxillarfuf von Euzoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 29. 3. Maxillarfuf von Mesozoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 30. 3. Maxillarfuf von Protomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 31. 3. Maxillarfuf von Mesomysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 32. 3. Maxillarfuf von Metamysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 33. 3. Maxillarfuf von Postmysis. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 34. 1. Thoraxfuf, a, b, c von Euzoea, d, e von Mesozoea. REICH.  
 Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 35. 1. Thoraxfuf von Metazoea. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 36. 1. Thoraxfuf von Mesomysis 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 37. 1. Thoraxfuf von Mesomysis 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.

## Tafel 26.

- Fig. 1. 1. Thoraxfuß von *Metamysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 2. 1. Thoraxfuß von *Postmysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 3. 2. Thoraxfuß, a, b von *Mesozoea*, c—e von *Metazoea*.  
 REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 4. 2. Thoraxfuß von *Metazoea*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 5. 2. Thoraxfuß von *Mesomysis* 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 6. 2. Thoraxfuß von *Mesomysis* 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 7. 2. Thoraxfuß von *Metamysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 8. 2. Thoraxfuß von *Postmysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 9. 3. Thoraxfuß von *Protomysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 10. 3. Thoraxfuß von *Mesomysis* 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 11. 3. Thoraxfuß von *Mesomysis* 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 12. 3. Thoraxfuß von *Metamysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 13. 3. Thoraxfuß von *Postmysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 14. 4. Thoraxfuß von *Metazoea*. Kombiniert nach dem Schema  
 des 2. Fußpaars.  
 Fig. 15. 4. Thoraxfuß von *Mesomysis* 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 16. 4. Thoraxfuß von *Mesomysis* 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 17. 4. Thoraxfuß von *Metamysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 18. 4. Thoraxfuß von *Postmysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 19. 5. Thoraxfuß von *Mesomysis* 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 20. 5. Thoraxfuß von *Mesomysis* 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 21. 5. Thoraxfuß von *Metamysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 22. 5. Thoraxfuß von *Postmysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 23. Dactylopodit des 5. Thoraxfußes einer spätern *Postmysis*  
 REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 24. 1. Abdominalfuß von *Mesomysis* 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 25. 1. Abdominalfuß von *Mesomysis* 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 26. 1. Abdominalfuß von *Metamysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 27. 1. Abdominalfuß von *Postmysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 28. 2. Abdominalfuß von *Mesomysis* 1. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 29. 3. Abdominalfuß von *Mesomysis* 2. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 30. Abdominalfuß 2—5 von *Metamysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.  
 Fig. 31. 5. Abdominalfuß von *Postmysis*. REICH. Ok. 5, Obj. 2.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über die Rückbildung der Flügel- und Halterenscheiben bei *Melophagus ovinus*.

Von

**Paul Stange.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 27–28 und 3 Abbildungen im Text.

---

## Einleitung.

Einer der bekanntesten Vertreter der auf Säugetieren und Insecten schmarotzenden Lausfliegen ist die in der Wolle des Schafs lebende, blutsaugende Schafzecke, *Melophagus ovinus*.

Die Forscher vergangener Zeiten haben diese bizarren Insecten nicht immer als Fliegen erkannt, sondern sie vielmehr zu den Läusen in Beziehungen gebracht, mit denen sie auch in Gestalt, Farbe, Bewegung und Lebensweise eine unverkennbare Ähnlichkeit haben. LATREILLE (1825) vereinigte die im System verstreuten Tiere zur Gruppe der *Pupipara* und betrachtete sie als eine einheitliche Gruppe der Dipteren. Dabei leitete ihn die Idee, daß man die einzelnen Tierformen nicht nach wenigen äußern Merkmalen, sondern nach ihrem gesamten anatomischen Bau und ihrer Entwicklung beurteilen müsse.

1858 untersuchte LEUCKART *Melophagus* und legte mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte die engen verwandtschaftlichen Beziehungen

zu andern Dipteren, zu *Musca*, dar. Auf Grund dieser Arbeit wie eigener Studien konnte BRAUER zum erstenmal die Pupiparen für aberrante Musciden erklären.

Bekanntlich ist bei den Dipteren von den Flügeln nur das vordere Paar entwickelt; das 2. ist von den Halteren ersetzt, kleinen wie Paukenschlägel mit einer Anschwellung endenden Schwingkölbchen, die durch ihren Reichtum an Nerven sich als Sinnesorgane zu erkennen geben und, wie man jetzt wohl allgemein annimmt, für die Erhaltung des Gleichgewichts beim Flug von Wichtigkeit sind.

Von häutigen Flugorganen sieht man nichts bei *Melophagus*. Man weiß aber durch neuere Untersuchungen eines Engländers, PRATT, daß die Flügelanlagen in der Larve vorhanden sind und auch einen Anlauf zu einer weitem Entwicklung nehmen. Das weist deutlich auf eine Periode der phyletischen Entwicklung hin, wo noch Flügel da waren. Die Vorfahren haben solche besessen und sie offenbar eingeübt, weil ihnen, als Parasiten im dichten Vließ des Schafs, Flügel eher hinderlich als förderlich sein mußten.

Die Halteren sollen nach PRATT<sup>1)</sup> höchst rudimentär sein; er beschreibt sie als „zwei kleine paarige, kolbenartige Vorsprünge, die am hintern Thorax sitzen und von der mit Borsten besetzten gewöhnlichen Körperwand überzogen sind“.

Nun aber tut man gut, diese Angaben mit einer gewissen Vorsicht aufzunehmen, da meines Wissens an diesem Objekt noch niemand die Entwicklung der Flügel- und Schwingeranlagen in der Puppe bis zu dem Augenblick, wo das vollendete Insect auskriecht, verfolgt hat.

Unter diesen Verhältnissen mußte es lohnend erscheinen, mit Hilfe moderner Untersuchungsmethoden das Schicksal dieser beiden Anlagen zu erforschen.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. WEISMANN unternommen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten und gütigen Lehrer Herrn Geheimrat WEISMANN für die freundliche Anleitung und lebenswürdigste, tatkräftige Unterstützung bei Beschaffung des Materials meinen innigsten Dank auszusprechen.

Zu herzlichem Dank verpflichtet bin ich auch dem Assistenten

---

1) H. S. PRATT, Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen, in: Arch. Naturg., Jg. 59, Bd. 1, p. 193.

Herrn Privatdozent Dr. SCHLEIP, der mit unermüdlichem Interesse den Fortgang meiner Arbeit verfolgt hat.

### Material.

Beim Sammeln des Materials ließ ich es mir zuerst angelegen sein, möglichst viele trüchtige Weibchen in meinen Besitz zu bekommen. Diese sollten ihre Larven ablegen.

Auf diese Weise dachte ich mir eine vollständige Reihe von allen möglichen, dem Alter nach genau zu bestimmenden Entwicklungsstadien zu beschaffen. Ich verfuhr dabei derart, daß ich die hochschwangeren Exemplare, durch deren dünne gedehnte Bauchdecken die Larven weißlich hindurchschimmern, mir heraussuchte, sie mit etwas Wolle in ein Gläschen tat und dieses, einer gleichmäßigen Wärme wegen, in meiner Westentasche bei mir trug. In den meisten Fällen wurde auch der Inhalt des trüchtigen Uterus ausgestoßen, doch entwickelten sich die Fruchtkörper in nur 2 Fällen weiter. Danach legte ich mich darauf, möglichst viele Puppen zu sammeln, zu fixieren, in Schnitte zu zerlegen und die verschiedenen Stadien auf Grund ihrer histologischen und organologischen Differenzierung zwischen die wenigen, dem Alter nach mir bekannten einzugliedern. Wenn dieses Verfahren auch zeitraubend war, weil ich alle Puppen ohne Auswahl schneiden mußte, gelang es mir doch, eine ziemlich vollständige Serie herzustellen.

Hinsichtlich des Vorkommens möchte ich noch erwähnen, daß *Melophagus* in den Sommermonaten sehr schwer zu haben ist. Das hängt damit zusammen, daß sich der Parasit nach der Schafschur, die etwa Mitte Mai vorgenommen wird, auf dem eine Zeitlang fast nackten Körper des Schafs schwer halten kann. Bei dieser Gelegenheit geht jedenfalls ein großer Teil der Schaffläuse zu Grunde. Die, welche auf ganz jungen Lämmern sitzen, bleiben verschont, weil ihr Wirt nicht der Wolle beraubt wird. Wohl nur so ist es zu erklären, daß ganz junge Schäflein so viel Parasiten haben. Die Schäfer freilich, die das sehr wohl beobachtet hatten, wollten das mit der Blutbeschaffenheit in Zusammenhang bringen, die so gern für alles verantwortlich gemacht wird.

### Methoden.

Zum Studium der Insectengewebe ist ein Fixierungsmittel erforderlich, welches das Chitin leicht durchdringt. Das scheint für die von PETRUNKEWITSCH angegebene Modifikation des GILSON'schen

Sublimatgemisches zuzutreffen. Die trächtigen Tiere wurden dekapitiert, mit einer Schere kleine Öffnungen in der Abdominalwand ohne Verletzung der Larve geschaffen, um ein leichteres und sicheres Eindringen der heiß angewandten Sublimatlösung zu sichern. Die Hypodermis soll durch die Hitze fixiert werden, während auf die tiefer liegenden Stellen das Sublimat wirkt. In ähnlicher Weise wurden auch die Puppen am hintern Körperende, welches ich ja ruhig verletzen konnte, gefenstert. Das Material blieb für  $2 \times 24$  Stunden in der Fixierlösung, wurde dann gründlich mit 70% Iodalkohol ausgewaschen und in der üblichen Weise für Einbettung in Paraffin vorbereitet. Um die Schwierigkeiten, die das Schneiden des Chitins macht, möglichst aus dem Wege zu räumen, habe ich die Larven aus dem mütterlichen Körper herauspräpariert, was bei dem gut gehärteten Gewebe meist glatt ging. Bei der Puppe konnte ich nicht also verfahren, da die Gewebe infolge der histolytischen Prozesse bröcklig sind und sehr leicht auseinanderfallen. In diesem Fall habe ich das sehr harte und spröde Chitin der Puppenhaut durch Eau de Javelle erweicht. Ich verwandte dazu eine Verdünnung von 1:5 und ließ die Objekte  $3 \times 24$  Stunden in derselben. Mir hat das genützt. Die Puppen ließen sich nun schneiden, was vorher, wo ich nicht erweichte, absolut nicht gelingen wollte. Es mag aber auch wohl ein etwas zu langes Verweilen der Objekte in Xylol an den ersten Mißerfolgen schuld sein. Immerhin blieb auch jetzt noch die Anfertigung von tadellosen Schnitten eine sehr schwierige Aufgabe. Dünne Schnitte erlaubte das Material nicht. Ich mußte mich meistens mit Querschnitten von  $10 \mu$  Dicke begnügen und auf histologische Feinheiten, so sehr ich mich darum bemühte, verzichten. Unter den verschiedenen angewandten Färbungsmitteln habe ich die Kombination von Hämatoxylin und Eosin nacheinander angewandt bevorzugt.

Für das Verständnis der zum Teil recht komplizierten räumlichen Verhältnisse habe ich mich der Rekonstruktionsmethoden bedient. Oft genügte es schon, mehrere Schnitte aufeinander oder nebeneinander zu zeichnen und sich Verbindungen gezogen zu denken, um zu einer körperlichen Vorstellung zu gelangen. Bei schwer zu verstehenden Stellen, wo es sehr darauf ankam, habe ich Plattenmodelle angefertigt — ein zeitraubendes, aber sehr nützliches Verfahren.

Die Zeichnungen wurden alle mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen, durchgehends mit derselben Vergrößerung LEITZ Okular 0, Objektiv 6.

### Historisches.

Daß Flügel und Beine des vollendeten Insects nicht zuerst in der Puppe erscheinen, sondern schon in den letzten Tagen des Larvenlebens in der Anlage vorhanden sind, war bereits SWAMMERDAM bekannt. In der „Bibel der Natur“ (1752) teilt er mit, daß in der Larve von *Culex*, *Apis* und *Pieris* die Anlagen der Flügel unter der thoracalen Haut liegen und durch geschicktes Abstreifen derselben zum Vorschein gebracht werden können. LYONNET und später AGASSIZ<sup>1)</sup> beschrieben die Flügelanlagen einer Raupe als „deutliche, angeschwollene, aber etwas abgeplattete Blasen“, die von der äußern Haut ihren Ursprung nehmen sollten.

Muß es solchen Tatsachen gegenüber nicht wunderlich scheinen, daß einem LEUCKART<sup>2)</sup> die Bedeutung von jenen Zellenkomplexen, die er im Vorderkörper der *Melophagus*larve auffand, unklar blieb? Seine „Zellenkörper“ beschreibt er als kuglige oder nierenförmige Gebilde von ca. 0,15 mm im Durchmesser. Die Wandungen sollten ziemlich dick sein und aus „Zellen von einer ziemlich indifferenten bläschenförmigen Bildung mit einem scharf kontourierten soliden Kern“ bestehen. Äußerlich sollten sie von einer strukturlosen Zellgewebshülle bekleidet sein, auf der sich zahlreiche und ansehnliche Tracheen verbreiteten. Sie sollten nach ihm schon in früher Zeit des Embryonallebens entstehen in engem Zusammenhang mit den Muskeleindrücken der Haut: „indem das Muskelblatt hinter den drei vorderen Eindrücken je eine scheibenförmige Verdickung, den Zellenkörper, bildet.“

Er meinte, sie könnten sich nach Art der gleichfalls hohlen Wirbelplättchen der Vertebraten später noch in eine ganze Reihe verschiedener Organe auseinanderlegen und vielleicht die Augen oder andere Sinnesorgane anlegen.

Der Erste, der die Imaginalscheiben studierte, war WEISMANN.<sup>3)</sup> Ihre Bedeutung ist von ihm zuerst ganz erkannt und in zwei grund-

1) L. AGASSIZ, The classification of Insects from embryonical data, in: Smithsonian Contribution to Knowledge, Vol. 2, Art. 6, 1857.

2) LEUCKART, Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen, Halle 1858, p. 48.

3) A. WEISMANN, Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in Larve und Puppe, 1863.

A. WEISMANN, Entwicklung der Dipteren, Leipzig 1864.

A. WEISMANN, Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*, 1866.

legenden Arbeiten über *Corethra* und *Musca* dargelegt worden. Er gab diesen ruhenden Bildungsherden auch den Namen, weil sie funktionslos für das Larvenleben, in der Puppe sich entwickelnd, gewisse Organe der Imago: Kopf, Flügel, Schwinger und vor allen Dingen die Beine, liefern.

Seitdem haben sich viele Autoren mit dem Studium der Imaginalscheiben befaßt, von denen besonders GANIX, VIALLANES, KOWALEWSKY und VAN REES zu nennen sein dürften.

Diese haben fast alle ihre Studien an *Musca* und deren Verwandten angestellt, für die dadurch die imaginalen Verhältnisse sehr genau bekannt geworden sind.

*Melophagus* ist nach dieser Richtung hin von einem Schüler LEUCKART'S, dem schon erwähnten HENRY SHERRING PRATT, studiert. In einer ältern Arbeit ergänzt er auf Grund des Studiums von Serienschritten die grundlegende LEUCKART'Sche Arbeit, „Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen“. In der letzten (1901) behandelt er ausführlicher die embryonale Entwicklung der Imaginalscheiben. Diese habe ich zur Basis meiner Untersuchungen gemacht.<sup>1)</sup>

Nach ihm stülpen sich Flügel- und Halterenscheibe nicht während des embryonalen Lebens ein, sondern treten vielmehr erst spät, in der jungen Larve, auf, ursprünglich als einfache Verdickungen des Ectoderms. Diese sinken gewissermaßen unter die Oberfläche und trennen sich vom Ectoderm, welches sich alsdann wieder darüber schließt. So entstehen hohle, mit einer serösen Flüssigkeit erfüllte Blasen, deren Wandungen nach der Peripherie des Körpers dünn, nach der Achse desselben dick erscheinen. Mit VAN REES<sup>2)</sup> möchte ich einer präzisen Ausdrucksweise halber den Hohlraum kurz als „Peripodalraum“, die dünne Wand als „Peripodalmembran“ bezeichnen.

### Spezieller Teil.

Auf dem jüngsten Stadium, das ich unter meinem Larvenmaterial gefunden habe, liegen Flügel- und Halterenscheiben hintereinander, mehr lateral als dorsal, über den zugehörigen Beinscheiben, mit denen

1) H. S. PRATT, The embryonic history of imaginal discs, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 29, 1901, p. 268.

2) J. VAN REES, Beiträge zur inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1889, p. 25.



sie durch Tracheenstämmchen führende Zellenstränge verbunden sind. Etwas dorsal über ihnen, mehr nach innen, zieht jederseits ein großer Längstracheenstamm von hinten nach vorn. Diese luftführenden Kanäle sind von allen Autoren, die über *Melophagus* berichten, gesehen worden. Nach DUFOUR<sup>1)</sup> sollten sie sich erst kurz vor dem Austritt der Larve aus dem Uterus bilden und allein organisiert sein, während er dem übrigen Körper des „Fötus“ ein „chaos pulpeux“ zuschrieb. Nach ventral gibt jeder Tracheenstamm eine Anzahl von Querästen ab, und jede der Scheiben liegt an einem solchen Querast angeschlossen.

In der Größe prävalieren die Flügelscheiben um ein Geringes: sie messen in der Höhe 0,14 mm, in der Breite 0,056 mm, während die entsprechenden Zahlen für die Halterenscheiben 0,105 und 0,049 mm sind.

Verglichen mit den ventralen Scheiben, die untereinander ziemlich gleichgroß sind, sind die dorsalen kleiner. Damit man sich eine Vorstellung davon machen kann, teile ich auch von den Beinscheiben die Zahlen mit: Höhe 0,2275, Breite 0,07 mm.

Mit den vordern Enden liegen die Scheiben in nischenartigen Vertiefungen, der Hypodermis hart an; mit den hintern Enden sind sie von derselben weiter entfernt. Die Hypodermis selbst ist eine einschichtige Epithellage aus zylindrischen Zellen, die einen großen Kern besitzen. An der ventralen und dorsalen Fläche des Vorderkörpers, welcher die Imaginalscheiben für Kopf und Thorax birgt, ist sie verhältnismäßig dünn (0,014 mm). Nach beiden Seiten zu verdickt sie sich bis zu einer maximalen Stärke von 0,0595 mm: die Zellen werden hoch und schlank und treten nach der lateralen Mittellinie zur Bildung eines eigen differenzierten Zellenstrangs zusammen. Diesen habe ich auf meinem Präparat nur über den Flügel- und Halterenscheiben ausgeprägt gefunden.

In Fig. 1, Taf. 27 ist Halterenscheibe und Hypodermisstrang quer getroffen. Von beiden Seiten her krümmen sich die schlanken Hypodermiszellen und neigen sich schließlich so zusammen, daß sie einige Zellen einschließen. Die Lücken zwischen den Zellen dürfen nicht weiter irritieren; es sind wahrscheinlich Kunstprodukte, die durch Schrumpfung entstanden sind.

Über der Nische, in welcher die Scheibe liegt, hat man außen

---

1) L. DUFOUR, I. Sur les Pupipares, in: Ann. Sc. nat., 1845, Vol. 3; II., in: Mém. prés. Acad. Institut, 1851.

eine Eintiefung. Das ist das typische Bild der in die Flügel- und Halterenregion fallenden Schnitte. Ins Plastische übersetzt heißt das: in der Region über den Flügel- und Halterenscheiben verläuft ein Hypodermiszellenstrang, der von hohen schlanken Zellen wie in ein Rohr eingebettet ist. Durch die Anordnung und eigentümliche Form der letztern entstehen zu beiden Seiten des Zellenstrangs Wälle, die außen und innen einen Graben zwischen sich haben.

Durch solche Bilder bin ich auf den Gedanken gekommen, daß der Zellenstrang möglicherweise mit der Entstehung der dorsalen Scheiben in Zusammenhang zu bringen ist. Beweisen kann ich diese Vermutung nicht, da ich ein Stadium haben müßte, auf dem die Einstülpung der Imaginalscheiben sichtbar ist. Sie wird aber unterstützt durch die Ähnlichkeit der Scheibenzellen mit den schlanken Hypodermiszellen. Die Wand der Scheibe ist einschichtig; sie erscheint dick, weil sich die Zellen in ihrer ganzen Höhe berühren, und erscheint dünn in der Peripodalmembran, weil hier die Zellen schräg hintereinander wie eine nach einer Seite auseinandergefallene Geldrolle liegen. Ferner stimmt die Richtung der Peripodalmembranzellen mit derjenigen der dünn ausgezogenen Enden der schlanken, gekrümmten Wallzellen wunderbar überein. An manchen Stellen hat es den Anschein, als ob die Zellen ineinander übergingen. Ich meine, das Vorhandensein dieses Grabens, besser gesagt, dieser Furchung an der Außenseite muß einen auf die Idee bringen, daß hier früher eine Einstülpung vor sich gegangen ist.

PRATT hat diesen Strang zuerst beschrieben und ihn ganz für die Bildung der Bogennaht in Anspruch genommen.<sup>1)</sup> Ganz allgemein gesagt, stellt diese einen feinen, nach innen zu kaum sichtbaren Spalt vor, dessen Ausfüllungsmasse, wie das aus der abweichenden Färbbarkeit resultiert, von der normalen Cuticula abweicht. Diese verschiedene cuticulare Substanz soll von den Zellen des Hypodermisstrangs ausgeschieden werden. Man muß sich vorstellen, daß diese abnorme cuticulare Substanz leicht eintrocknet, brüchiger ist und die Stelle vorbereitet, wo beim Ausschlüpfen der Fliege die Puppenhaut aufspringt. Dieselbe Funktion hat auch die Ringnaht, die erst später auftritt und nur eine seichte Furche im Chitin vorstellt. Liegt es da nicht nahe, anzunehmen, daß die komplizierte Bogennaht, die schon da ist, wenn von der Ringnaht noch keine Spur vorhanden ist, in der jungen Larve noch eine

1) PRATT, Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen, p. 163.

andere Bedeutung hat? Ist es nicht merkwürdig, daß die Natur das eine mal den komplizierten Apparat nötig hat, um ein Ziel zu erreichen, welches sie das andere mal, in der Ringnaht, so einfach erreicht?

Auf dem nächsten ältern Stadium, welches ich untersuchte, sind die Scheiben größer; sie sind gewachsen. Die Zellen haben sich vermehrt und bilden in ihrer Gesamtheit das eigentümliche, kleinzellige, sogenannte „imaginale Epithel“, welches sehr charakteristisch ist und eine Imaginalscheibe auf den ersten Blick erkennen hilft: die Mitte der dicken Wand wird von einer Kernzone eingenommen, in der massenhaft kleine Kerne angehäuft sind, die Ränder von einer Faserzone. Von Zellgrenzen sieht man wenig. Die dicke Wand, die das eigentliche Imaginalorgan — sei es nun ein Bein oder ein Flügel — anlegt, stülpt sich in den Peripodalraum aus.

Bei der Flügelscheibe erfolgt die Ausstülpung der Länge nach von vorn nach hinten und repräsentiert eine Falte, die sich nach hinten vertieft. Dadurch kommt es zustande, daß das hintere Ende zusammengeknickt erscheint und mit einer konischen Verjüngung endigt. Am besten glaube ich meine Darstellung durch die Wiedergabe von 3 etwas schematisierten Querschnitten durch ein und dieselbe Flügelscheibe unterstützen zu können. Der Zusammengehörigkeit wegen sind sie als Textfig. A (S. 305) zusammengestellt. Denkt man sich die der vordern, mittlern und hintern Region entnommenen Schnitte in der richtigen Reihenfolge aufeinandergelegt und verbunden, wird man sich unschwer eine körperliche Vorstellung von diesem Gebilde machen können.

Ebenso wie die dargestellte Flügelscheibe verhält sich — nur im verkleinerten Maßstabe — die Halterenscheibe. Die Ähnlichkeit beider ist so groß, daß es, ohne die ganze Serie von vorn durchzugehen, auf den bloßen Anblick nicht mit Sicherheit zu bestimmen ist, welche von beiden man vor sich hat. Diesem Stadium gehören die Figg. 2 u. 3, Taf. 27 an, beides Querschnitte aus der vordern Region der Flügelscheibe (Fig. 2) und der Halterenscheibe (Fig. 3). Wir erkennen die Kern- und Faserzone, die Lage unter dem differenzierten Hypodermisstrang und die schon sehr dicke Cuticula mit der Bogennaht. Gleichzeitig illustrieren sie auch das Abrücken der Scheiben von der Oberfläche. Damit, scheint mir, gewinnen sie den nötigen Raum, welcher für die durch die Ausstülpung bedingte Volumzunahme nötig ist, wenn nicht die sich entwickelnden Anhänge auf die Hypodermis drücken und die betreffenden Partien hervor-

wölben sollen. Ich kann die Beschreibung dieses Stadiums nicht schließen, ohne mit ein paar Worten die Lage der Scheiben erörtert zu haben.

Bekanntlich ernährt sich die im Uterus der Mutter heranwachsende Larve durch das milchartige Secret von 2 Paar Drüsen-schläuchen, die mit der Samentasche in Verbindung stehen oder, wie neuerdings BERLESE<sup>1)</sup> will, durch das Sperma in der Samentasche. Gleichgültig wie. Jedenfalls füllt sich der Magen und wird prall. Die Wirkung dieser Turgeszenz wird sich, wie auch PRATT meint, auf die Scheiben erstrecken. Sie werden nach vorn gedrängt und zusammengeschoben, so daß auf einigen Querschnitten beide in Rede stehenden Scheiben zugleich getroffen werden. In Fig. 3, Taf. 27, welche einen den vordern Regionen entstammenden Querschnitt der Halterenscheibe darstellt, ist die Flügelscheibe noch mitgetroffen (*F*).

Als nächstes Stadium wählte ich eine Larve einige Stunden nach der Geburt. Kurz nach derselben ist die Haut noch weiß bis auf die gebräunten Partien am Hinterkörper: Stigmenplatte und Afterring. Bei gut ausgetragenen Larven habe ich — in Übereinstimmung mit LEUCKART — am Bauch und Rücken eine hellbräunliche Längsbinde mit regelmäßig gezackten Rändern gefunden. Die Cuticula ist sehr mächtig; am vordern Ende, welches die zusammengedrängt liegenden Imaginalscheiben birgt, ist sie noch verstärkt und wohl geeignet, die innern Teile gegen äußere Insulte gut zu schützen. Einige Stunden nach der Geburt fängt sie an, sich zu bräunen und härter zu werden. Zu dieser Zeit fand ich die Scheiben schon sehr weit nach vorn geschoben, ziemlich genau über den zugehörigen Beinscheiben. Vom Magen ist bereits nichts zu sehen; sie haben ihn hinter sich gelassen und liegen nun zwischen Hypodermis und der dorsalen Kopfscheibe, der letztern ziemlich nahe. Zwischen ihnen verläuft der Tracheenquerast zum dorsalen Längsstamm. Im allgemeinen sind sie bedeutend gewachsen, wie das durch Vergleich der diesem Stadium zugehörigen Fig. 4 u. 5, Taf. 27 mit denen des vorigen Stadiums 2 und 3 ohne weiteres zu konstatieren ist. Man überzeugt sich leicht davon, daß sie noch weiter von der Oberfläche entfernt sind, obwohl ein so bedeutender Abstand, nach der gegenwärtigen Differenzierung der Ausstülpung zu schließen, nicht benötigt zu werden scheint. Das kann man eventuell als eine Reminiscenz an eine weit zurückliegende Zeit auffassen, wo noch

1) Referat von R. HEYMONS, in: Zool. Ctrbl., Jg. 8, No. 7, p. 241.

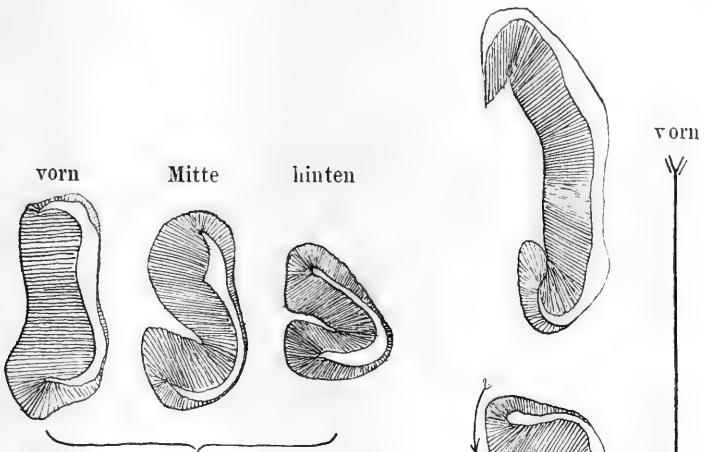


Fig. A.

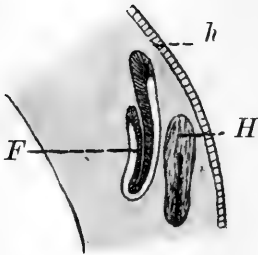


Fig. C.

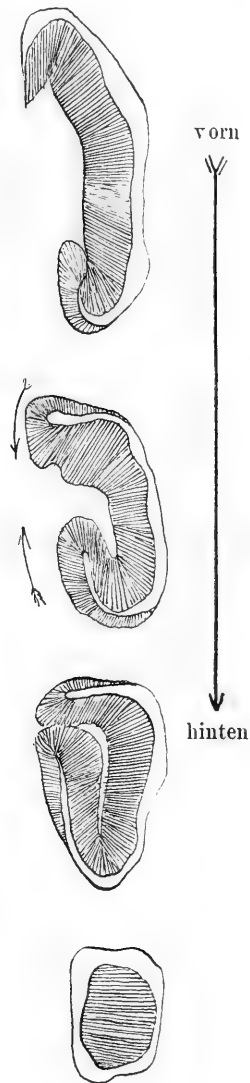


Fig. B.

Flügel vorhanden waren, die Flügelscheiben sehr bedeutend waren und Raum forderten.

Doch das ist eine Vermutung, und wir wollen lieber zu den Tatsachen zurückkehren und die Flügelscheibe zuerst ins Auge fassen. Die Ränder der Flügelfalte, die — wie erinnerlich sein dürfte — sich schräg nach hinten vertieft, sind vom hintern Pol her zusammengewachsen. Der Peripodalraum hat sich zu einem vollständigen Ring geschlossen, in den das Ende der ehemaligen Falte als Zapfen frei hineinragt. Dadurch, daß dieser Prozeß von hinten her vorschreitet, wird ein zapfenförmiges Flügelgebilde immer mehr isoliert.

Hierzu wollen wir wiederum 4 Querschnitte durch eine Flügelscheibe derselben Seite wie die vorige betrachten (Textfig. B).

Denkt man sich diese aufeinanderfolgen, kann man sich so ein Gebilde leicht plastisch vorstellen: Der Zapfen selbst beginnt also mit einer breiten Basis; er spitzt sich nach hinten allmählich zu; er ist nicht drehrund, sondern seitlich komprimiert; die Leibeshöhle setzt sich als ein gegen die Spitze sich mehr und mehr verengernder Spalt in den Zapfen fort.

Nun zur Halterenscheibe. Was diese betrifft, so ist zu konstatieren, daß das ursprüngliche Größenverhältnis zur Flügelscheibe ungefähr gewahrt geblieben ist. Wichtig ist aber, daß sie die letzte Differenzierung der Falte zu einem Zapfen nicht mitmacht, sondern bei der Faltenbildung stehen bleibt. In der Hauptsache würde also Fig. A — nur größer gedacht, weil die Scheibe gewachsen ist — Geltung haben.

Damit erklärt es sich auch, warum in der Textfig. C die Halterenscheibe *H* so abweichend von der Flügelscheibe *F* eingetragen ist. Diese kleine Skizze soll eigentlich die Lage der Scheiben zueinander, die später noch von Bedeutung ist, demonstrieren. Ich habe mir einen Schnitt durch die betreffende Region parallel zur Rückenfläche gedacht. Von der Flügelscheibe (*F*) würde man dann die zapfenförmige Ausstülpung mit dem feinen Spalt in der Mitte sehen. Die Halterenscheibe (*H*) habe ich mir um 90° gedreht gedacht, so daß man an ihrer Oberfläche die Einfaltung sieht. Diese ist durch einen Strich angedeutet, der nach dem sich zuspitzenden Hinterende der Scheibe zieht. Mir kommt es hier aber darauf an, zu zeigen, daß die Scheiben mit ihren hintern Portionen tiefer im Körper (gran) drinstecken, daß die Flügelscheibe *F* mit

der Hypodermis *h* einen spitzen Winkel bildet, in den sich die Halterenscheibe *H* mit ihrem vordern Abschnitt hineinlegt.

Etwa  $2 \times 24$  Stunden nach der Geburt, die übrigens sehr rasch von statten geht, hat die Cuticula ein gleichmäßiges Mahagonibraun angenommen: die Verpuppung ist vor sich gegangen. Die Larvenhaut wird bekanntlich zur Puppenhaut. Da von dem Moment der Geburt an auch die Nahrungsaufnahme von seiten der Larve aufhört, schrumpfen die Mundpapillen in sich zusammen, und der Vorderkörper rundet sich ab: es entsteht die für die Musciden so charakteristische Tönnchenpuppe.

Da ich die Puppenhaut immer mitschneiden mußte, habe ich unwillkürlich mein Augenmerk auch auf sie gerichtet. Ich habe 3 Schichten gut unterscheiden können. In Fig. 6 habe ich einen Querschnitt davon abgebildet. Gegen die Außenwelt grenzt eine sehr hart und fest erscheinende, im durchfallenden Licht gelb erscheinende Chitinschicht, die in einen hellern Teil übergeht ( $\alpha$ ). Nach innen zu folgt eine durch feine Querstrichelung imponierende Schicht ( $\beta$ ), die sich in jungen Puppen schwach rötlich färbt. Darin gleicht sie der Ausfüllungsmasse der Bogennaht, und man könnte daran denken, daß sie eine ähnliche Bedeutung haben könnte. Die innerste Schicht ( $\gamma$ ) ist in jungen Puppen farblos und färbt sich mit dem Hämatoxylin bläulich wie die junge Cuticula einer Larve. Sie ist offenbar also eine junge Schicht, die später verhornt und dann einen gelblichen Ton annimmt. Durch Messungen konnte ich feststellen, daß die Puppenhaut mit ihren vielen Schichten just so dick ist wie die Cuticula der neugeborenen Larve. Daraus muß man schließen, daß sich die Querstrichelung in der Larvenhaut herausbildet. Meine Präparate stimmen damit überein. Die Querstrichelung wird bei alten Puppen deutlicher.

Wenn die dorsalen Scheiben die letzte Entwicklungsstufe, wie sie früher dargestellt wurde, erreicht haben, finden wir sie zu beiden Seiten des Körpers, eben über der lateralen Mittellinie. Mit ihnen sind alle Scheiben bedeutend gewachsen, die Beinscheiben berühren sich in der Mittellinie des Bauchs. Alle bilden in der Gesamtheit gewissermaßen eine Kappe um das Zentralnervensystem. Mit ihren vordersten Teilen liegen die Beinscheiben der larvalen Hypodermis hart an. Durch das Wachstum und die Streckung der Glieder ist die Peripodalmembran immer dünner ausgezogen und scheint ganz vorn mit der Hypodermis verschmolzen zu sein, zu einer Schicht, die den Peripodalaum nach außen abschließt. Da demnach die

Peripodalmembran vergänglich und nur eine vorübergehende Bildung sein würde, bezeichnete sie VIALLANES<sup>1)</sup>, der an *Musca* studiert hatte, auch als „provisorische Membran“. In der Tat verhält sich die Sache nicht so; VAN REES hat darauf aufmerksam gemacht. Wie wir gleich einsehen werden, existiert die Peripodalmembran da gar nicht mehr.

Wir müssen nun die Frage nach dem Hervortreten der Gliedmaßen und zugleich die nach dem Modus der Thoraxbildung berühren. Dieser Prozeß scheint mir damit eingeleitet zu werden, daß die Peripodalmembranen vorn einreißen. Gleichzeitig damit zieht sich die larvale Hypodermis zurück. Dieser letzte Prozeß beginnt vorn und ventral und schreitet im Thorax von vorn nach hinten fort; er muß sich füglich an den am weitesten nach vorn gelegenen Scheiben zuerst zeigen. Da nun alle Scheiben, ventrale und dorsale, so orientiert sind, daß sie mit ihren hintern Enden nach der Körperachse zu konvergent sind, werden die vordersten Teile der Scheiben bereits frei liegen, wenn die hintern Teile, von der Peripodalmembran umhüllt, im Körper drinstecken.

Betrachten wir dazu einige Skizzen nach Querschnitten durch eine junge Puppe (Fig. 7 u. 8). Die imaginalen Teile sind durch Punktierung wiedergegeben; die Punkte entsprechen Kernen. Das übrige Gewebe, auf das es hier nicht so ankommt, ist mit einem leichten grauen Ton und einigen Zellen (Bindegewebezellen) angedeutet. Ich muß noch voranschicken, daß ich aus der Ungleichheit der beiden Seiten, links und rechts, auf eine schräge Schnittführung schließe, obwohl das, nach andern Stellen zu urteilen, nicht so prägnant sein kann, wie es bei den Flügel- und Halterenscheiben der Fall ist. In Fig. 7 sind die Peripodalräume der Beinscheiben  $B^1$  und  $B^2$  geöffnet. Die larvale Hypodermis (*hl*) hat sich vom Chitin (*ch*) retrahiert, nach beiden Seiten zu. Auf der linken Seite ist bei *o* der Peripodalraum der Flügelscheibe *F* noch geöffnet, während er weiter nach hinten — in der Figur rechts — geschlossen ist und etwa das Bild einer Imaginalscheibe aus der erwachsenen Larve bietet. Aus der linken Seite geht auch hervor, daß das Basalstück des Flügelzapfens (*bs. F*) mit dem des 2. Beins (*bs. B<sup>2</sup>*) seitlich verwachsen ist. Bei der zusammen-

---

1) Siehe VAN REES, Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose, p. 33. VIALLANES, Recherches sur l'histologie des Insectes etc., in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 14, 1882.



geschobenen Lage der Scheiben ist natürlich auch die Halterenscheibe (*H*) getroffen. In der vordern Region, wo die Scheibe noch keine Faltung hat und breit ist, steht der Peripodalraum weit offen (*o*). Auf dem 4. folgenden Schnitt nach hinten (Fig. 8) ist er links noch geöffnet, rechts schon geschlossen. Durch Vergleich von rechts und links erkennt man, daß das Basalstück der Halterenscheibe (*bs. H*) verwachsen ist mit dem des 3. Beins (*bs. B<sup>3</sup>*); ebenso ist die Peripodalmembran der Halterenscheibe (*pm. H*) bei der Stelle *v* mit derjenigen der 3. Beinscheibe verwachsen (*pm. B<sup>3</sup>*), und letztere liegt der larvalen Hypodermis an. Gleichzeitig bestätigt diese Figur, daß weiter nach hinten die Glieder von den Peripodalmembranen umhüllt sind. Um zu zeigen, wie sich die uns hier besonders interessierenden Scheiben im einzelnen verhalten, habe ich die Partien aus den besprochenen Querschnitten, welche Flügel- und Halterenscheibe bei geöffnetem Peripodialraum darstellen, in den Figg. 9 u. 10 besonders abgebildet. Dadurch, daß die alte Hypodermis und die Peripodalmembranen sich zurückziehen und schwinden, gelangen die Gliedmaßen an die Oberfläche. In demselben Maß wie das Schwinden dieser Hüllen erfolgt, verlöten die sich berührenden Basalstücke und bilden den neuen Thorax. Fig. 11 ist aus zwei Querschnitten durch eine etwas ältere Puppe kombiniert. Man erblickt rechts den vordern Teil des Flügelzapfens (*F*), von dem links — also auf einem weiter nach hinten liegenden Schnitt — der im Querschnitt runde Endzapfen (*F*) sichtbar ist. Auf diesem Stadium ragt füglich der nach hinten gekrümmte Flügelzapfen frei in den Puppenraum. In Fig. 12 ist die Partie, aus Fig. 11, die den vordern Teil des Flügelzapfens zeigt, vergrößert abgebildet. Auffällig ist es, daß von den Halterenscheiben, die auf den letzten Stadien als mächtige Falten imponierten, so wenig sichtbar ist. Ich hatte schon erwähnt, daß die Peripodalmembranen der 3. Bein- und Halterenscheibe verschmelzen. Hierdurch wird ein einheitlicher Metathoracal-Peripodialraum gebildet, in welchem das 3. Bein liegt. In Fig. 13 ist ein Querschnitt davon. Wir sehen die weite imaginale Hauttasche, in der *B<sup>3</sup>* sichtbar ist. Der Grund dieser Tasche wird von einem imaginalen Epithel gebildet, das aus den miteinander verwachsenen Basalstücken des Beins und der Halterenfalte besteht. Von einem Basalstück der Halterenscheibe dürfen wir, streng genommen, nicht mehr reden, da ja die ganze Halterenfalte als Basalstück zur Bildung der dorsalen Hälfte des Metathorax verwendet wird.

Daß damit die Funktion der Scheibe erschöpft ist, ist nach

dem, was wir bei andern Insecten über die Verwendung der Imaginalscheiben wissen, nicht wahrscheinlich. Denken wir nur einmal an die obern Prothoracalscheiben, welche gewöhnlich außer dem dorsalen Thoracalstück des Prothorax noch ein Respirationsorgan bilden. Bei der Puppe der *Corethra* bilden sie je ein Stigmenhorn, welches frei in das Wasser hineinragt, bei der Puppe von *Musca* ein einfaches Stigma, welches auf einem kleinen konischen Zapfen sitzt. Auch in diesem Fall begnügt sich die Halterenscheibe nicht damit allein, ihren Teil zur Bildung des Thorax beizusteuern, sondern sie tritt auf den folgenden Stadien mit dem Tracheensystem in Verbindung.

Inzwischen ist die Bildung des Puppenthorax zu Ende geführt. Nach dem Schwinden der alten Haut und dem stetigen Ausgleich der imaginalen Hauttaschen liegen alle Gliedmaßen bis zu ihren Spitzen frei an der Oberfläche, und die Falten sind verstrichen. Ich will noch hervorheben, daß sich auf dem Rücken zwischen den Flügelbasen und Halterenstücken einige Zeitlang noch die alte larvale Hypodermis vorfindet; das erklärt sich ja daraus, daß sich dieselbe von vorn — ventral schräg nach hinten — dorsal zurückzieht. Später fallen wohl die Reste der Degeneration anheim, und durch Wucherung des imaginalen Epithels kommt der Verschuß zustande. Wie das nun im einzelnen vor sich geht, habe ich in Ermangelung des betreffenden Stadiums nicht feststellen können. Wenn 4 Tage seit der Geburt der Larve verstrichen sind, hat sich der auf den letzten Blättern beschriebene Prozeß bereits abgespielt. Die Flügelzapfen haben sich — von ihrer Hülle befreit — von der Körperwand entfernt und eine fast horizontale Lage angenommen. Sie sind sehr weit nach vorn gelegen über den Insertionsstellen des 2. Beinpaars. Auf dem nächsten Stadium hat sich die Kopfblase schon hervorgestülpt, der Thorax ist dadurch nach hinten geschoben, und wir finden jetzt unsere Organe da, wo wir sie normalerweise erwarten. Von einem Flügelzapfen dieses Stadiums habe ich ein Plattenmodell gefertigt und dieses in Fig. 14 abgebildet. Es ist von vorn gesehen ein zapfenförmiges Gebilde, welches einmal nach unten und gleichzeitig nach hinten gekrümmt ist. In Fig. 15 ist der Flügelzapfen eines etwas ältern Stadiums längsgetroffen dargestellt. Wir sehen die imaginale Hypodermis (*hi*), die sich auf den Thorax fortsetzt; an der Spitze ist das imaginale Epithel noch besonders mächtig und füllt den Zapfen solide aus. In der Nähe eines Tracheenstamms (*tr*) tritt ein feiner dünner Strang in das Organ ein, gibt nach allen Seiten zarte Äste ab, zwischen denen

Bindegewebszellen liegen, und löst sich in ein Büschel feiner Äste auf.

Die Differenzierung der Halterenstücke ist schwer zu verfolgen, vor allem vermag ich nicht mit Sicherheit zu bestimmen, wie groß dieses dorsale Stück des Metathorax ist. In Fig. 16 ist ein Querschnitt, der sicher in der betreffenden Region liegt, wiedergegeben. In dem verdickten, imaginalen Epithelstreifen, der sich nach oben in die Hypodermis des Rückens und nach unten in das Thoracalstück ( $B^3$ ) des 3. Beins fortsetzt, scheint sich bei  $s$  eine Einstülpung zu bilden. In dem verdickten Epithel sieht man einen Tracheenstamm quergetroffen und nicht weit davon, tiefer im Körper liegend, einen zweiten. Auf dem Stadium, dem Fig. 15 entnommen ist, fand ich an dieser Stelle schon ein Stigma vor, freilich nur eine einfache Mündung des Tracheenstamms nach außen. Schließlich geht aber ein echtes Stigma daraus hervor. Inzwischen hat sich auf der Oberfläche des Körpers eine feine, strukturlose Membran gezeigt. Es ist derselbe Prozeß der Cuticularbildung, welcher auch bei jeder Häutung der Larve nach Abstoßung des alten Chitinskelets eintritt. Während dort aber die neue Haut der Hypodermis unmittelbar aufgelagert bleibt, verdickt sie sich hier rasch, hebt sich von ihr ab und bildet die Puppenscheide. Sobald sich diese abgehoben hat, scheidet die Hypodermis von neuem eine Cuticula aus, die eine definitive Bildung ist: das Chitinskelet der Fliege. Dieses überzieht die Körperoberfläche in ziemlich gleichmäßiger Dicke und ist bekanntlich nur an den Stellen, wo gelenkige Verbindungen erzielt werden sollen, zu einem zarten Gelenkhäutchen verdünnt. So gut wie die Beine erhalten auch die Flügelzapfen ihre Chitinschicht und ihren Borstenbesatz. Seit dem letzten Stadium sind sie nicht gewachsen; sie scheinen im Gegenteil kleiner geworden zu sein und sich kontrahiert zu haben, wodurch gleichzeitig die Krümmungen ausgeglichen sind. Indessen sind diese Angaben nicht so ganz einwandfrei, weil Schrumpfungen mit hineinspielen. Diese sind bei der Behandlung ganzer Objekte, die durch eine nur schwer von Flüssigkeiten durchdringbare Haut geschützt sind, nicht ganz zu vermeiden. Fig. 17 gibt einen Querschnitt. Der Flügelzapfen ist der Länge nach getroffen. Er ist überzogen von einer verhältnismäßig dünnen Chitinschicht ( $ch$ ), die von einer einfachen Lage von regelmäßigen Hypodermiszellen abgeschieden worden ist. Bei  $b$  ist das Chitinkleid unterbrochen; an dieser Stelle steht eine Borste, von der noch weiter nach außen, doch innerhalb der runzligen Puppenscheide  $p$ , ein Stück

von derselben längsgetroffen zu sehen ist. An der Spitze des Flügelzapfens ist das Chitin verdünnt und heller gefärbt. Es umschließt einen auf diesem Schnitt solide erscheinenden Endzapfen, der durch eine halsförmige Einschnürung vom übrigen Zapfen abgegliedert wird. Im Innern sieht man einen blassen Strang mit kleinen Kernen sich gegen die Spitze zu verästeln. Einen Ast schickt er auch zu der Bildungszelle der Borste, und gerade diese Tatsache hat mich in der Vermutung bestärkt, daß es sich hier um Nerven handelt. Bezüglich der Entstehungsweise der Borsten scheint zwischen Flügelzapfen und Thorax ein Unterschied zu herrschen. In der Thoraxwand beobachtet man zu dieser Zeit auffallend große Zellen oder Zellgebilde, deren Protoplasma eigentümlich kurz gefasert erscheint und sich mit dem Hämatoxylin ganz dunkel gefärbt hat. Besonders groß und deutlich sind diese Gebilde auf den Schnitten, die die Flügelzapfen treffen. Auf jeder Seite der dorsalen Thoracalwand bemerkte ich 4 solcher Zellgebilde. Diese liegen in Vertiefungen der Cuticula, welche mit kleinen Erhebungen faltiger Natur derselben regelmäßig alternieren. Bei scharfer Einstellung konnte ich deutlich erkennen, daß es sich hier um 2 Zellen handelt, von denen die äußere ohne Zweifel die Borste aus sich hervorgehen läßt. Die Funktion der 2. darunter liegenden offenbar gleichen Zelle ist mir unklar geblieben, ebenso wie die Bedeutung der 3 spindelförmigen schlanken Zellen, die in der Erhebung der Cuticula liegen und mit ihren Ausläufern die großen dunklen Zellen berühren. Letztere führen an ihrem Grunde einen großen, 0,0175 mm im größten Durchmesser messenden ovalen Kern, dessen Chromatin eigentümlich angeordnet ist. Im ganzen erinnern die beschriebenen Zellen sehr an Eizellen. Im Flügelzapfen habe ich solche Zellen nie gesehen, und es scheinen hier nicht besondere Zellen zu sein, von welchen die Borstenbildung ausgeht, sondern die Zellen der Hypodermis scheinen hier die Bildung zu übernehmen. Die Borsten stehen bei dem Flügelzapfen, der sich aus der horizontalen Lage noch weiter nach oben gehoben hat, auf der medianen Seite. So weit war meine Arbeit gediehen. Aus der histologischen und organologischen Differenzierung des ganzen Puppenkörpers schloß ich, daß der junge *Melophagus* bald ausgeschlüpft wäre. Nun sagte ich mir: wenn die Flügelzapfen noch auf diesem Stadium, wo sie schon von Chitin umscheidet sind und Borsten haben, vorhanden sind, dann können sie sich unmöglich mehr zurückbilden und müssen sich auch bei dem erwachsenen Tier so gut wie bei einem jungen finden. Als ich nachsah, entdeckte ich

sie in der Tat zu meiner großen Freude und Überraschung unter den langen Borsten des Rückens versteckt, an den Stellen, wo ich sie nach meinen Schnitten vermutete: schräg nach hinten über dem 2. Beinpaar. Da erst erfuhr ich durch die Lektüre der ersten PRATT'schen Arbeit, daß bei *Melophagus* kleine rudimentäre Halteren beschrieben werden, die „am hintern Thorax sitzen und von der mit Borsten besetzten gewöhnlichen Körperwand überzogen sind“. Da das die einzigen dorsalen Anhänge sind, die *Melophagus* besitzt, glaube ich durch diese Untersuchung, die Schritt für Schritt die Entwicklung der Flügelscheiben in der Larve bis zu den rudimentären Flügelzapfen der jungen Imago verfolgt, bewiesen zu haben, daß die beschriebenen Gebilde „am hinteren Thorax“ keine Halteren, sondern Flügel — rudimentäre Flügel sind. Da aber, wo sonst die Halteren inserieren, findet sich bei *Melophagus* das Stigma. Die ungenauen und fehlerhaften Angaben, die über diesen Gegenstand in der Literatur verbreitet sind, machen eine genaue Beschreibung dieser Region wünschenswert. Hierzu wollen wir Fig. 18 zur Hilfe nehmen, welche von der linken, dorsalen Thoraxhälfte das, worauf es hier ankommt, wiedergibt. Das Präparat, nach welchem gezeichnet ist, ist in der Weise hergestellt, daß mit einem feinen Messerchen die betreffende Partie herausgelöst wurde, mit Kalilauge gekocht und endlich in Canadabalsam eingelegt wurde. Die rudimentären Flügelzapfen stehen ziemlich weit nach außen, nahe dem Rand, der einen braun gefärbten, mit schwarzen Haaren besetzten vordern Teil des Rückens gegen einen hellbraun gefärbten, unbehaarten hintern Teil abgrenzt. Letzterer fällt von diesem Rand gegen die Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen schräg ab und enthält links und rechts, etwas nach außen gelegen, das Stigma. Der Durchmesser derselben beträgt 0,2275 mm: von oben gesehen sieht der ganze Apparat mit seinen Chitinleisten wie eine Fischreuse aus. Die Zapfen sind schräg nach oben und außen gerichtet und etwas nach hinten geneigt. In der Farbe unterscheiden sie sich nicht von ihrer Umgebung; sie sind 0,175 mm lang und 0,098 mm breit. An der Basis ist das Chitin sehr stark verdünnt. Diese weichhäutige Stelle ist durch die starken Borsten des Rückens, die sich schräg über die Flügelzapfen legen, einigermaßen geschützt. Diesen gegenüber verschwinden die Borsten der Zapfen, die auf der medianen Seite derselben stehen, fast vollständig.

Soviel über die Topographie; nun zu einer eingehenden Besprechung der Flügelzapfen. In Fig. 19 habe ich den Flügelzapfen

eines ganz jungen, noch nicht ausgeschlüpften weiblichen Tiers in optischem Durchschnitt abgebildet. Das Chitin war hellgelb; es überzog den Zapfen in einer Stärke von 0,008 mm ziemlich gleichmäßig. Wie in der Abbildung ersichtlich, sitzt dem eigentlichen Zapfen noch ein kleines Zäpfchen (*Z*) auf, welches ich nach meinem letzten Schnitt für die abgegliederte Spitze des Flügelzapfens halten muß. Es ist 0,035 mm lang und 0,021 mm breit.

Bei vielen Exemplaren habe ich in meinen Totalpräparaten diese Endzäpfchen nicht gesehen (Fig. 21). Ich dachte schon, daß sie vielleicht nur den weiblichen Tieren zukämen, bei denen ich sie zuerst gefunden hatte. Allein ich fand sie auch bei männlichen Tieren, bei alten und jungen. Füglich darf ich wohl annehmen, daß sie in den Fällen, wo sie fehlten, bei der Präparation verloren sind. Um über die Funktion Klarheit zu gewinnen, habe ich die Flügelzapfen sorgfältig herausgelöst und die nicht verletzten Exemplare zu schneiden versucht. Das war eine keineswegs leichte Aufgabe, da man die mit bloßem Auge eben noch sichtbaren Gebilde leicht dabei verliert. Außerdem sind sie kaum zu orientieren, und man muß daher mit den Schnitten, so wie sie kommen, vorlieb nehmen. Fig. 20 stellt einen schrägen Schnitt durch die Spitze des Flügelzapfens dar. Wir überzeugen uns leicht davon, daß die Cuticula des blasenartigen Endzäpfchens sehr zart und dünn geblieben ist. Es kommuniziert durch einen ziemlich weiten Kanal mit dem Hohlraum des Zapfens. In diesem zieht ein Nerv in die Spitze und tritt durch den Kanal in das Endzäpfchen ein, wo er sich gabelt und an der Peripherie verästelt (*n*). Man wird daher wohl nicht fehlgehen, wenn man das Endzäpfchen als ein nervöses Organ deutet, welches zur Perception von gewissen Reizen dient. An der Spitze scheint der Flügelzapfen selbst solid zu sein: man findet regelmäßig polygonale Zellen mit deutlichen Zellgrenzen und großen Kernen.

### Übersicht der Entwicklungserscheinungen.

Bevor ich zu einer Besprechung meiner Resultate schreite, dürfte es nicht unerwünscht sein, wenn ich das wesentlichste in knapper Fassung zusammenstelle:

1. Flügel und Halterenscheiben sind in der ganz jungen Larve einfache Blasen. Ihre Wände bestehen anfangs aus einschichtigem Epithel und gleichen der Hypodermis. Die dem Körperinnern zuliegende Wand erscheint dick, weil sich die hohen schlanken

Cylinderzellen in ihrer ganzen Länge berühren; die als Peripodalmembran bezeichnete peripher liegende Wand erscheint dünn, weil hier die Zellen schräg hintereinander liegen.

2. Ich vermute, daß der differenzierte Hypodermisstrang unter der Bogennaht mit der Entstehung der Scheiben in Zusammenhang steht.

3. Die Flügelscheiben prävalieren gegenüber den Halterenscheiben in Größe und Differenzierung von Anfang an. Beide Scheiben legen eine Ausstülpung an: bei der Flügelscheibe wächst diese zu einem nach hinten gekrümmten Zapfen aus; bei der Halterenscheibe bildet sie nur eine große Falte, die mit der Längsrichtung des Tiers zusammenfällt.

4. Alle Scheiben — ventrale und dorsale — konvergieren nach hinten gegen die Körperachse. Mit den vordern Teilen berühren die dünn ausgespannten Peripodalmembranen der Imaginalscheiben die larvale Hypodermis. An den Stellen öffnen sie sich. Gleichzeitig zieht sich die alte Haut von vorn-ventral schräg nach hinten und dorsal zurück. Dadurch werden die Spitzen der Imaginalteile zuerst frei. In dem Maße, in welchem dieser Prozeß nach hinten vorschreitet, erfolgt das seitliche Zusammenwachsen der Basalstücke der Thoracalanhänge. Unter stetigem Ausgleich der imaginalen Hauttaschen treten die Glieder bis zu ihren Spitzen an die Oberfläche.

5. Die Flügelzapfen ragen nun frei in den Puppenraum; die Halterenfalteln bilden das dorsale Stück des Metathorax. Die Flügelzapfen drehen und heben sich. Die Bewegung wird am besten nachgeahmt, wenn man seine Arme schräg nach hinten und unten ausstreckt und sie langsam unter gleichzeitiger Hebung in eine horizontale Lage nach außen führt. Damit ist die Bewegung nicht abgeschlossen. Man müßte nun seine Arme nach oben führen.

6. Die Flügelzapfen bekommen eine Chitinschicht und Borstenbesatz: die Spitze gliedert sich ab, zu einem kleinen bläschenförmigen Endzäpfchen. In diesem treten Nerven auf, die sich unter der zarten und dünnen Cuticula verästeln. Die von den Halterenfalteln gebildeten dorsalen Metothoracalstücke bilden ein Stigma.

7. Flügelzapfen und Stigma finden sich beim ausgeschlüpften Tier an den Stellen, wo man sonst Flügel und Haltere findet. Die frühere Ansicht von einem Vorhandensein von rudimentären Halteren „am hintern Thorax“ ist also irrig. Was früher dafür angesehen wurde, sind die rudimentären Flügel. Wahrscheinlich

sind es nervöse Organe. Halteren fehlen; an ihrer Stelle liegt ein Stigma.

Bei der nahen Verwandtschaft der Pupiparen mit den Musciden wird man unwillkürlich dazu getrieben, Vergleiche zwischen beiden anzustellen. Da die postembryonale Entwicklung von *Musca* sehr genau bekannt geworden ist, glaubte ich, solcher vergleichenden Betrachtungen hier um so weniger entraten zu dürfen. In Ermanglung eigener Untersuchungen habe ich mich dabei hauptsächlich auf die Arbeiten von WEISMANN und VAN REES gestützt. Ich selber hatte vorher die Imaginalscheiben bei der *Corethra*-Larve und Puppe an der Hand der WEISMANN'schen Arbeit eingehender studiert, und da sich in mancher Beziehung eine gewisse Ähnlichkeit und Übereinstimmung ergibt, möchte ich auch die bekannte Tipulide in meine Betrachtungen hineinziehen.

Wie PRATT gezeigt hat, entstehen Flügel- und Halterenscheiben erst in der Larve als Einstülpungen des Ectoderms, während die ventralen Scheiben schon im Embryo in derselben Weise angelegt werden. In dieser Beziehung gleicht die *Melophagus*-Larve der *Corethra*-Larve, nur mit dem Unterschiede, daß bei der letztern sämtliche thoracalen Scheiben larvalen Ursprungs sind. Außerdem legt auch die *Corethra* ihre Flügelscheiben von vorn herein größer an als ihre Beinscheiben. Bei der *Corethra* sind die Imaginalscheiben dauernde Einstülpungen der Hypodermis, bei *Melophagus* werden sie von der Hypodermis vollständig getrennt und bleiben als hohle Blasen in der Nähe derselben; bei *Musca* wandern sie von ihrem Entstehungsorte in die Tiefe und bleiben im Innern des Körpers liegen. Hinsichtlich der Lage nehmen also die Scheiben von *Melophagus* eine Art Mittelstellung ein. Phylogenetisch stehen sie aber am Ende einer Reihe, die mit einer einfachen Verdickung und dauernden Einstülpung ihren Anfang nahm. Fassen wir den Modus, nach welchem die Bildung der Thoracalanhänge vor sich geht, näher ins Auge, so müssen wir sagen, daß er im Prinzip bei allen dreien der gleiche ist und darin besteht, daß sich die dem Körperinnern zugekehrte Scheibenwand ausstülpt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung differenziert sich die Scheibe zu einem Thoracalstück und zu einem Anhang. Die Thoracalstücke treten zusammen und bilden den Puppenthorax. Bei der Frage nach der Entstehung des Puppenthorax scheidet *Corethra* ganz aus, denn bei ihr wandelt sich der larvale Thorax, der schon in der Larve als besonderer Segmentkomplex kenntlich ist, direkt in den der Puppe um. Der Erste, der über den Bildungsmodus des Puppenthorax



für *Musca* nachdachte, war WEISMANN.<sup>1)</sup> Nach ihm löst sich die alte Hypodermis vom Chitin; gleichzeitig zerfällt oder reißt „die Hülle“, das ist die Peripodalmembran, ein Vorgang, der sich sehr rasch abspielen muß, da er nie beobachtet werden konnte. Die bis zur Berührung herangewachsenen Scheiben beginnen dann zusammenzuwachsen. So dachte sich ungefähr WEISMANN den Aufbau des neuen Thorax. Später beschäftigte sich ganz besonders VIALLANES mit dieser Frage und gelangte zu einer ähnlichen Vorstellung. Er gibt an, daß sich die Scheiben an die Hypodermis anschmiegen, daß die provisorische Membran, das ist die Peripodalmembran, mit der Hypodermis verschmilzt zu einer Schicht, die sich „en grandes écailles“ abhebt. Vor 17 Jahren hat dann VAN REES in seinen „Beiträgen zur Kenntnis der innern Metamorphose von *Musca vomitoria*“ wiederum das Problem studiert und ist zu dem Resultat gekommen, daß „eigentlich die WEISMANN'sche Beschreibung noch vollkommene Geltung hat“. Er setzt sich in dem Kapitel über die Thoraxbildung ganz speziell mit VIALLANES auseinander. Er bestätigt die Angabe, daß die Scheiben die Hypodermis berühren, widerlegt aber die Auffassung, daß die Peripodalmembranen an den Berührungsstellen mit der larvalen Hypodermis verschmelzen und daß sich die letztere in Fetzen abhebt. Er läßt die alte Haut sich von vorn nach hinten zurückziehen, wodurch die vordern Spitzen der Imaginalscheiben zuerst freigelegt werden; die Peripodalräume öffnen sich und erweitern sich, „indem auf das Epithel anhaltend in mehreren Richtungen ein Zug ausgeübt wird“. Auf eine ausführliche Wiedergabe der VAN REES'schen Auffassung kann ich hier verzichten, da die Beschreibung, die ich über den Bildungsmodus des Thorax für *Melophagus* geliefert habe, im wesentlichen mit seiner Darstellung für *Musca* übereinstimmt. Nur auf einen Punkt möchte ich hinweisen, der mir noch kontrovers scheint. Es handelt sich darum, ob nach Eröffnung der Peripodalräume und Streckung der Glieder zwischen den Thoracalstücken noch Reste der alten Hypodermis liegen. WEISMANN hält dafür, daß die dünne verbindende Zellenlage, welche als schmaler Streif zwischen den Segmenten angetroffen wird, sekundär entstanden ist, während sie nach VAN REES nichts weiter als die noch nicht ersetzte alte Hypodermis ist. Ich muß — für *Melophagus* — die WEISMANN'sche Ansicht bestätigen. Mir ist auch nicht klar, daß sich nach dem Zurückziehen der alten

---

1) WEISMANN, Dipteren, p. 166.

Haut, welches doch kontinuierlich erfolgt, noch Reste derselben finden können. Ich habe nur auf dem Rücken zwischen den Flügelbasen noch längere Zeit hindurch alte Hypodermis beobachtet. Das erklärt sich aber meines Erachtens dadurch, daß sie sich von vorn-ventral an beiden Seiten schräg nach hinten-dorsal zurückzieht.

Wie ich in der Arbeit zu zeigen versucht habe, wandelt *Melophagus* in der Entwicklung der Flügel- und Halterenscheiben seine eignen Bahnen. Die Flügelscheiben lassen rudimentäre Flügelzapfen hervorgehen, die Halterenscheiben jederseits ein großes Stigma. Merkwürdig ist es nun, daß die Flügelzapfen auch einen Borstenbesatz aufweisen, wie ihn *Musca* an der Außenseite der Flügel besitzt — ein Erbstück von jenen Tagen, wo *Melophagus* noch nicht in der Wolle parasitierte und vielleicht noch wohlausgebildete Flugorgane trug.

Freiburg im November 1906.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- LEUCKART, RUD., Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen, Halle 1858.
- PRATT, HENRY SHERRING, Beiträge zur Kenntnis der Pupiparen, in: Arch. Naturg., Jg. 59, Vol. 1.
- , The embryonic history of imaginal discs, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 29, 1901.
- VAN REES, J., Beiträge zur inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1889.
- WEISMANN, AUG., Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in Larve und Puppe, 1863.
- , Die Entwicklung der Dipteren, 1864.
- , Die Entwicklung der *Corethra plumicornis*, 1866.
-

### Erklärung der Abbildungen.

#### Durchgehende Bezeichnungen.

<i>a</i> Bogennaht	<i>i</i> imaginales Epithel
<i>B</i> <sup>1</sup> , <i>B</i> <sup>2</sup> , <i>B</i> <sup>3</sup> 1., 2., 3. Bein	<i>n</i> Nerv
<i>bs</i> Basalstück	<i>o</i> Öffnungsstelle
<i>bs.</i> <i>B</i> <sup>1</sup> , <sup>2</sup> , <sup>3</sup> Basalstück des 1., 2., 3. Beins	<i>p</i> Puppenscheide
<i>bs. F</i> Basalstück des Flügels	<i>pm</i> Peripodalmembran
<i>bs. H</i> Basalstück der Haltere	<i>pm.</i> <i>B</i> <sup>1</sup> , <sup>2</sup> , <sup>3</sup> Peripodalmembran der 1., 2., 3. Beinscheibe
<i>b</i> Borste	<i>pm. F</i> Peripodalmembran der Flügelscheibe
<i>ch</i> Chitin	<i>pm. H</i> Peripodalmembran der Halterenscheibe
<i>F</i> Flügelscheibe	<i>pr</i> Peripodalraum
<i>Fr</i> Flügelrudiment	<i>s</i> Einstülpung
<i>H</i> Halterenscheibe	<i>tr</i> Trachee
<i>Hr</i> Stigma	<i>v</i> Vereinigungsstelle
<i>h</i> Hypodermis	<i>z</i> Endzäpfchen
<i>hd</i> differenzierter Hypodermisstrang	
<i>hi</i> imaginale Hypodermis	
<i>hl</i> larvale Hypodermis	

#### Tafel 27.

Fig. 1—5. Schnitte durch Larven.

Fig. 1. Querschnitt von Halterenscheibe und Hypodermis einer sehr jungen Larve. Lücken durch Schrumpfung entstanden. Man beachte die verschiedene Lage der einzelnen Zellen in der dicken Wand der Scheibe (*i*) und der Peripodalmembran (*pm*), außerdem die Gleichheit der Zellen in Scheibe und Hypodermis. An der verdünnten Stelle der differenzierte Strang (*hd*), wie in ein Rohr eingebettet. LEITZ, Ok. 0,  $\frac{1}{12}$  Öl-Imm.

Fig. 2 u. 3. Querschnitte durch Flügel- und Halterenscheiben eines ältern Stadiums. In der dicken Wand der Scheiben das typische imaginale Epithel (*i*) mit Kern- und Faserzone. Peripodalmembran dünn aus-

gespannt ( $\mu\mu$ ). Scheiben unter dem differenzierten Strang ( $hd$ ), Cuticula ( $ch$ ); in derselben die Bogennaht ( $a$ ) sichtbar. Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 2. Flügelscheibe.

Fig. 3. Halterenscheibe. Flügelscheibe ( $F$ ) mitgetroffen.

Fig. 4 u. 5. Querschnitte der Flügelscheibe (Fig. 4) und Halterenscheibe (Fig. 5) einer Larve kurz nach der Geburt. Scheiben sehr gewachsen, faltige Ausstülpung der dicken Wand zu erkennen. Flügelscheibe größer und mehr differenziert. Scheiben mit Peripodalmembran ( $\mu\mu$ ) weiter von der Hypodermis ( $h$ ) entfernt.  $tr$  Trachee. Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 6. Querschnitt durch Puppenhaut ( $ch$ ). 3 Schichten:  $\alpha$  äußere,  $\beta$  Querstrichelung,  $\gamma$  jüngste Schicht. Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 7 u. 8. Schrägschnitte aus dem vordern Teil junger Puppe. Linke Hälfte mehr nach vorn gelegen. Ok. 5, Obj. 2. Imaginale Teile punktiert, übriges Gewebe durch grauen Ton angedeutet. Links: Peripodalaum der Flügelscheibe ( $F'$ ) und schon des vordersten Teils der Halterenscheibe ( $H$ ) geöffnet. Bei  $o$  Kommunikation mit Peripodalaum der 2. Beinscheibe ( $B^2$ ). Basalmembranen ( $bs$ ) der Mesothoracalscheiben verwachsen ( $bs. F, bs. B^2$ ). Zwischen der Peripodalmembran der Flügelscheibe ( $\mu\mu. F'$ ) und der Halterenscheibe sekundäres Gewebe. Rechts: Peripodalaum von  $F'$  geschlossen: echtes Imaginalscheibenbild. Halterenscheibe ansehnlicher.

Fig. 8. 4. Schnitt nach hinten. Links: Halterenscheibe geöffnet, ihr Peripodalaum kommuniziert (bei  $o$ ) mit dem des 3. Beins ( $B^3$ ). Basalmembranen der Metathoracalscheiben ( $bs. H$  und  $bs. B^3$ ) und Peripodalmembranen ( $\mu\mu. H$  und  $\mu\mu. B^3$  bei  $v$ ) derselben miteinander verwachsen. Rechts: Halterenscheibe geschlossen. Flügelscheibe auf beiden Seiten mitgetroffen ( $F$ ). Ventral fehlt die larvale Hypodermis ( $hl$ ), dorsal noch vorhanden, dem Chitin ( $ch$ ) anliegend.

Fig. 9 u. 10. Vergrößerte Partien der linken Hälften von Fig. 7 u. 8. Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 9. Vorderer Teil der Flügelscheibe bei geöffnetem Peripodalaum. Bei \* sekundäres Gewebe.

Fig. 10. Vorderer Teil der Halterenscheibe bei geöffnetem Peripodalaum. Der Zusammenhang der Hypodermiszellen besonders in der Nähe der Vereinigungsstelle mit Peripodalmembran des 3. Beins ( $\mu\mu. B^3$ ) gelockert.

Fig. 11. Kombiniertes Querschnitt aus vorderem Teil älterer Puppe. Thoracalanhänge frei. Peripodalmembran reduziert. Rechts: Flügelscheibe längsgetroffen ( $F'$ ); links: die nach hinten gebogene Spitze quer getroffen ( $F'$ ). Rechts: Anfang der Halterenscheibe; links: faltiger Teil quergetroffen ( $H$ ).

Fig. 12. Vergrößerter Flügelscheibe aus Fig. 11. Längsschnitt. Bei der mit \* bezeichneten Stelle sekundäres Gewebe.

## Tafel 28.

Fig. 13. Querschnitt durch die letzte imaginale Hauttasche (= vereinigte Peripodalräume der Metathoracalscheiben; in derselben 3. Beinzapfen  $B^3$  quer getroffen. Im Grunde derselben die Halterenfalten ( $H$ ), die sich rechts in die Basalmembran des 3. Beins ( $bs. B^3$ ) fortsetzen, links mit der Peripodalmembran ( $pm$ ) an die Hypodermis ( $hl$ ) anschließen. Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 14. Plattenmodell vom Flügelzapfen dieses Stadiums. Von vorn gesehen. 2 Krümmungen nach unten und hinten.

Fig. 15. Längsschnitt durch Flügelzapfen.  $hi$  imaginale Hypodermis, an der Spitze sehr mächtig.  $tr$  Trachee. Im Zapfen zarter Strang, der sich gegen die Spitze büschelförmig verästelt. Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 16. Querschnitt durch die Seite des Metathorax, bei  $s$  Einstülpung der alten, jetzt verstrichenen Halterenfalten, die nur durch Verdickung angedeutet werden.  $tr$  Tracheengefäße. Nach oben Fortsetzung in die imaginale Hypodermis ( $hi$ ), nach unten Fortsetzung in das Thoracalstück des 3. Beins ( $B^3. bs$ ). Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 17. Querschnitt durch die dorsale Hälfte des Puppenthorax.  $p$  Puppenscheide, innerhalb welcher Borsten ( $b$ ) quergetroffen sind. Cuticula ( $ch$ ) noch dünn. Regelmäßiges Alternieren in der Thoraxwand von Berg und Tal. Im Tal sind Borsten, von dunkel getriebenen Zellen mit 1 großem Kern gebildet. Im Berg 3 schlanke Zellen. Flügelzapfen längs getroffen. Bei  $b$  steht eine Borste. Unter der Cuticula regelmäßige Zellenlage. Im Innern ein Nerv ( $n$ ), Endspitze ( $z$ ) solide, fängt offenbar an sich abzugliedern. Ok. 0, Obj. 6.

Fig. 18. Übersichtsbild nach aufgehelltem Präparat.  $Fr$  rudimentäre Flügelzapfen, von langen starken Borsten bedeckt.  $Hr$  großes metathoracales Stigma. Reusenartig.

Fig. 19. Flügelzapfen eines noch nicht ausgeschlüpften Weibchens im optischen Durchschnitt; nach Totalpräparat. Endzäpfchen ( $z$ ) abgegliedert.

Fig. 20. Schrägschnitt durch die Spitze eines Flügelzapfens. Unter der dünnen Cuticula verästelt sich ein Nerv ( $n$ ).  $1/12$  Öl-Imm.

Fig. 21. Flügelzapfen vom erwachsenen Tier, herauspräpariert.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Der Bau von *Echiurus chilensis* (Urechis n. g. chilensis).

Von

**Philipp Seitz.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 29–31.

Ein „*Echiurus Chilensis*“ des Berliner Museums wird zum erstenmal von MAX MÜLLER erwähnt (1852, p. 21), der sich mit Angaben über die Länge des Tiers ( $6\frac{1}{2}$ “) und der Analschläuche ( $1\frac{3}{4}$ “) begnügt. Später werden diese Angaben von DIESING (1859, p. 778) und GREEFF (1879, p. 144) wiederholt. Eine kurze Anatomie des Tiers gibt dann COLLIN (1891, p. 463 u. 464), der folgende Merkmale hervorhebt: zerstreute Anordnung der Papillen, kurzer Kopflappen, 3 Paar Segmentalorgane mit Spiraltuben. Ferner weist der Verfasser auf die nahe Verwandtschaft mit *Echiurus uncinatus* v. DR. hin. Für diese Form ist schon reichlichere Literatur vorhanden. Sie wird zum erstenmal, wenn auch nicht unter besonderem Namen, von WILLEMOES-SCHM erwähnt (1876, p. CII). Von DRASCHE, der Autor des Namens, gibt uns dann die erste Beschreibung (1880, p. 621–628). Nach dieser fehlte den von ihm untersuchten Exemplaren der Kopflappen. Er geht auf die gröbere Anatomie ein und hebt einige Unterschiede gegenüber *Echiurus pallasii* (der nach den Nomenklaturregeln *Echiurus echiurus* zu nennen sein dürfte und im Folgenden unter diesem Namen aufgeführt werden wird) hervor.

Auch SELENKA berichtet kurz über *Echiurus uncinatus* (1885, p. 1—25). Erweitert werden diese Befunde durch eine Arbeit von Miss EMBLETON, in der neben anatomischen auch histologische Verhältnisse berücksichtigt werden (1900, p. 77—97).

Das mir zur Untersuchung von *Echiurus chilensis* zur Verfügung stehende Material stammte von Herrn Prof. PLATE und war auf seiner chilenischen Expedition im Juli 1894 an der Küste bei Tumbes gesammelt worden. Leider ließ die Erhaltung der innern Organe zu wünschen übrig, so daß ich oft nicht näher auf histologische Untersuchungen eingehen konnte.

*Echiurus chilensis* hat einen walzenförmigen Körper (Taf. 29, Fig. 1). Seine Dimensionen schwanken innerhalb weiter Grenzen. Das durchschnittliche Maß für die Länge beträgt ungefähr 12 cm, für die Breite  $2\frac{1}{2}$  cm. Das größte Exemplar war 15 cm lang und  $3\frac{1}{2}$  cm dick. Manche Tiere zeigten mehr gedrungenen, andere einen äußerst schlanken Habitus. An der ventralen Seite des Vorderendes liegt der Mund, dorsal und lateral von einem kaum  $\frac{1}{2}$  cm langen halbmondförmigen Kopflappen überragt. Dieser kleine Kopflappen hat nur noch sein Gegenstück bei *Echiurus uncinatus*, während alle übrigen Echiuriden mit einem längern Kopflappen ausgestattet sind. Durch die Kürze des Kopflappens gelangte v. DRASCHE zur Annahme, daß ein solcher seinen Tieren fehle (1881, p. 3). In geringer Entfernung voneinander ragen kaum 2 mm hinter der Mundöffnung 2 Bauchborsten 1 mm weit hervor, deren gebogene Spitzen medianwärts gerichtet sind. Der After ist endständig und genau im Zentrum des Hinterendes gelegen, wo er von einem Analborstenring umgeben wird. Dieser zeigt wie bei allen sonst bekannten *Echiurus*-Arten eine, allerdings nicht sehr auffällige, Unterbrechung an der ventralen Seite, indem hier die Lücke zwischen den Borsten annähernd doppelt so groß ist wie die zwischen den übrigen. Die Zahl der Analborsten ist schwankend, bei der Mehrzahl der Exemplare 10 oder 11, gelegentlich aber bis zu 13. Äußerlich treten sie übrigens nicht alle hervor, da vielfach die eine oder andere davon ausgefallen ist, wodurch Unterbrechungen entstehen, oder selbst alle. Auf der Innenseite findet man an den entsprechenden Stellen die Borstenscheiden und oft Ersatzborsten. Die Oberfläche des Tiers ist mit papillenartigen Erhebungen bedeckt. In der hintern ungefähr 2 cm langen Region werden diese etwas höher. Eine ausgesprochen ringförmige Anordnung, wie man sie bei andern



Echiuriden findet, ist hier nicht vorhanden, wenn auch die Papillen zu einer queren Anordnung neigen. Die Abbildung Fig. 1 ist in dieser Hinsicht möglichst genau nach dem besterhaltenen Exemplar gezeichnet. Die ventrale Kopflappenseite entbehrt der Papillen überhaupt. Hier verlaufen wulstförmige Erhebungen vom Kopflappenrand nach der Mundöffnung hin. Da hier auch das Epithel von anderer Beschaffenheit ist als auf dem übrigen Körper und die Muskulatur des Kopflappens eine besondere Ausbildung zeigt, so will ich dem Kopflappen weiter unten eine spezielle Betrachtung widmen und behandle vorerst den Rumpf.

Einleitend schicke ich noch eine kurze Orientierung über die Topographie der innern Organe voraus. In zahlreichen Windungen durchzieht der Darm die geräumige Leibeshöhle. An der ventralen Seite zieht als gleichmäßig dicker Strang das Bauchmark hin, das sich vorn in 2 gleiche Hälften teilt, die um das Mundrohr herumführen und durch ihre Vereinigung im vordern Teil des Kopflappens einen überall gleichmäßig dicken Schlundring bilden, an dem ein gesondertes Gehirn nicht zu unterscheiden ist. Wir finden ferner 3 Paare von Segmentalorganen, die alle hinter den Bauchborsten ausmünden. In ihnen werden die Geschlechtsprodukte gesammelt. Schließlich wären noch 2 Analschläuche zu erwähnen, die im hintern Teil der Leibeshöhle liegen, wo ihr Ausführungsgang kurz vor dem After die ventrale Darmwand durchbricht.

### Die Leibeswand.

Die Leibeswand ist in der Mitte des Tiers am dünnsten. Nach beiden Enden gewinnt sie an Stärke, besonders nach dem After zu, wo sie oft 2 mm erreicht. Allgemein folgen von außen nach innen 6 Schichten aufeinander und zwar: 1. Cuticula, 2. Epidermis, 3. Corium, 4. äußere Ringmuskellage, 5. Längsmuskellage, 6. innere Ringmuskellage. Nur an der ventralen Medianseite des vordern Körper Viertels werden die Verhältnisse komplizierter, da dort auf der Innenseite der Leibeswand ein Längsmuskel liegt, der zweifelsohne als Retractor funktioniert (Fig. 2 r). Auch am Hinterende innerhalb des Analborstenrings ergeben sich einige Abweichungen, worauf ich weiter unten noch zu sprechen komme.

Die Cuticula (Fig. 3 c) überzieht als eine außerordentlich dünne Hülle die ganze Oberfläche. Unter ihr liegt die Epidermis. Diese ist ein Cylinderepithel mit kurzovalen Kernen (Fig. 3 u. 4 ep). Als solches ist es nur in den Rinnen zwischen den Papillen gut zu

erkennen. Die Epidermis wird von zahlreichen ein- und mehrzelligen Drüsen durchsetzt, die je nach ihrem Inhalt in Gestalt und Größe sehr variieren und oft tief in das unter der Epidermis gelegene Corium hineinragen. Die Drüsenzellen sind meistens flaschenförmig (Fig. 5), manchmal mehr sack- (Fig. 6) oder schlauchförmig (Fig. 4).

Seltner finden sich Formen mit langem, fadenförmigem Ausführungsgang und mehr oder weniger kugligem secernierendem Teil (Fig. 3). Meist sind die Drüsenzellen mit Secret gefüllt, das sich in Hämatoxylin intensiv dunkelblau färbt, so daß der Drüsenkörper und der Ausführungsgang der äußern Form noch gut zu erkennen sind. In weniger stark gefärbten Drüsenzellen kann man in dem basalen Teil, nahe an der Wand, einen Kern bemerken. Diese Organe sind unregelmäßig über den ganzen Körper zerstreut. In manchen Papillen sind sie äußerst zahlreich, in andern in geringer Zahl vorhanden. Sie bleiben auf die Höhe der Papillen lokalisiert, wo auch ihre Mündungen liegen. An manchen Stellen sind sie derartig gehäuft, daß man die einzelnen Ausführungsgänge nicht mehr auseinanderhalten kann.

Diesen Drüsenzellen sind durch äußere Form, durch Secret und Anordnung mehrzellige Drüsen zum Verwechseln ähnlich. Sind beide Arten mit Secret gefüllt, so ist an eine Trennung nicht zu denken, zumal die kleinern Drüsen und die größern Drüsenzellen sich kaum in ihrer Größe unterscheiden. Im Innern dieser Drüsen liegen zahlreiche Zellen, die sich allem Anschein nach unter Verwandlung in Secret allmählich auflösen (Fig. 7 u. 8). Bei breiterm Mündungsfeld bildet die Cuticula durch Einsinken einen kleinen Porus (Fig. 9). In manchen Fällen tragen sie wesentlich zum Aufbau der Papillen bei.

Außer diesen kommen in den Papillen einer bestimmten Region im Vergleich zu den vorhergehenden noch ungeheuer große zusammengesetzte Drüsen vor. Sie beschränken sich auf eine breite gürtelartige Zone der vordern Rumpfregion, an dessen ventraler Seite die Mündungen der Segmentalorgane liegen. Genauer begrenzt hebt diese Zone 1 mm vor den Bauchborsten an. In ihrer hintern Begrenzung kommt uns der oben schon erwähnte Retractor in willkommener Weise zu Hilfe, da mit dessen Hinterende das dieser Zone genau zusammenfällt. Im Bereich dieses Gürtels tritt auch äußerlich deutlicher eine quere Anordnung der Papillen hervor als am übrigen Rumpf (s. Fig. 1).

Was ich über den Bau dieser Drüsen ermitteln konnte, ist

folgendes: In Längsschnitten (Fig. 10) sind sie oval bis birnförmig, im Querschnitt rund. Verschieden groß, liegen sie einzeln oder zu 2—3 in einer Papille, die sie dann fast vollkommen ausfüllen. Von der Mitte der Drüsen führt ein starker Gang nach außen, der stets auf der Höhe der Papillen mündet. Den Kanal kleiden besondere helle Zellen aus, die vorwiegend kubisch, hier und da auch schmal sind. Am freien Ende des Gangs legen sie sich an die Epidermiszellen an.

Um diesen Gang gruppieren sich in radialer Anordnung dünnwandige Schläuche von verschiedener Länge, die im Innern mit einem platten secernierenden Epithel ausgestattet sind. Ihr Secret färbt sich weniger intensiv, sodaß sich die Drüsen durch ihre helle Farbe von dem umgebenden stark gefärbten Corium scharf abheben. Über die Mündung der Schläuche in den Gang konnte ich aus meinen Präparaten nichts in Erfahrung bringen. Ähnliche Drüsen beschreibt EMBLETON für *Echiurus uncinatus* (1900, p. 80). In bezug auf Größe und Anordnung herrscht vollkommene Übereinstimmung mit *Echiurus chilensis*. Sie schildert diese als flaschenförmige Organe mit axialem, dunklem und nicht von besondern Zellen ausgekleidetem Gang, um den sich Drüsenzellen in radiärer Anordnung gruppieren.

Das Corium, eine Bindegewebsschicht, liegt vorwiegend zwischen der Epidermis und der äußern Ringmuskulatur. Letztere wird häufig von ihr durchbrochen. Auch zwischen der äußern Ringmuskulatur und der Längsmuskulatur ist eine dünne Lage davon vorhanden. Die mächtigste Ausbildung erlangt das Corium in der hintern Partie des Tiers, wo es einerseits als beträchtlich dicke Schicht der Muskulatur auflagert und andererseits die Papillen fast ausschließlich aufbaut. Nach vorn wird es allmählich schwächer, besonders in der Region der Gürteldrüsen, wo es durch diese fast vollkommen verdrängt wird. Das Corium besteht aus einer blassen Intercellularsubstanz mit runden Kernen. Richtige Zellkörper sind nicht zu finden. Die Substanz wird von groben, ungeheuer langen, regellos angeordneten und dicht verfilzten Fasern durchzogen. In der Tiefe, nach der Ringmuskulatur hin, sind sie dichter angeordnet, nach der Oberfläche werden sie lockerer, und die Intercellularsubstanz tritt bedeutend mehr hervor. In der Mitte führen sie in einer sich weniger stark färbenden Erweiterung einen langgestreckten Kern (Fig. 11). In ihrem Aussehen ähneln sie Muskelzellen und sind an manchen Stellen oft nur durch ihre besondere Färbung von diesen zu trennen.

Die Muskulatur besteht aus 3 Schichten, einer äußern Ring-, einer mittlern Längs- und einer innern Ringmuskelschicht. Da letztere auch noch bei *Echiurus uncinatus* vorkommt, so weichen beide Arten höchst auffallend von *Echiurus echiurus* ab, wo die Fasern der innersten Muskellage schräg gerichtet sind. Die einzelnen Muskelzellen zeigen eine regelmäßige, röhrenförmige Ausbildung. Die Längsmuskellage ist stärker als je eine der beiden Ringmuskellagen. Am Hinterende, wo sie innerhalb des Analborstenrings sehr schwach wird, löst sie sich in einzelne Bündel auf, die hier den von beiden Ringmuskelschichten gebildeten Sphincter radiär durchziehen. Die innere Ringmuskellage verjüngt sich allmählich nach vorn und läuft ein wenig vor den Bauchborsten vollkommen aus. Komplizierter gestalten sich die Verhältnisse am ventralen Vorderende, im Zusammenhang mit der Ausbildung des Retractors. Hier bilden nämlich median die Ringmuskellagen keine vollkommen geschlossenen Ringe mehr, sondern beide treten in kreuzweise Verbindung miteinander (Fig. 12). Die Fasern der innern Ringmuskulatur verlaufen schräg durch die Längsmuskulatur nach den gegenüberliegenden Fasern der äußern Ringmuskulatur. Hierbei wird ein starkes Längsmuskelband, der Retractor, aus der Längsmuskellage herausgeschält. Nach hinten zu wird diese kreuzweise Verbindung allmählich aufgehoben, und der Retractor geht unter Auflösung in einzelne Bündel wieder in die Längsmuskelschicht über (Fig. 2). Nach vorn teilt sich der Retractor in 2 Bündel, die sich an die Ventralseite des Mundrohrs anlegen; schließlich führen beide Äste um den Mund herum (Fig. 22 r), erstrecken sich in den Kopflappen und lassen sich auf Querschnitten an dessen lateralen Rändern als kaum gesonderte Muskelpartien noch weiter verfolgen.

### Der Kopflappen.

Schon bei makroskopischer Betrachtung fällt der verschiedene Bau der dorsalen und ventralen Seite des Kopflappens ins Auge. Die dorsale, konvex gebogene Oberfläche ist wie der Rumpf mit Papillen, die ventrale, konkav gebogene, mit Längswülsten ausgestattet. Letztere sind auf Wucherungen des Coriums zurückzuführen und werden um so höher, je stärker der Kopflappen kontrahiert ist. Das Epithel der dorsalen Seite stimmt mit dem Rumpfepithel vollkommen überein, auch die Drüsen mit Ausnahme der Gürteldrüsen kehren in derselben Weise wieder. Die ventrale Oberfläche wird von einem Cylinderepithel bedeckt, das an seiner Ober-

fläche stark bewimpert ist. Am entgegengesetzten Ende tritt ihre geschlossene Begrenzung nach dem Corium hin im Gegensatz zu den Epidermiszellen scharf hervor. Die Grenze zwischen beiden Epithelien ist auf Schnitten sehr markant. Sie verläuft auf dem Kopflappenrand und wird durch eine Rinne bezeichnet (Fig. 13 *ri*), die einerseits von dem äußersten Längswulst der ventralen Kopflappenseite und andererseits von dem etwas übergreifenden Kopflappenrand der dorsalen Seite gebildet wird. Man sieht diese Rinne auch an dem unversehrten Tier sehr deutlich (s. Fig. 1). Zwischen den Epithelzellen liegen kürzere und längere Drüsenzellen, die tief in das Corium hineinreichen. Besonders reich an solchen ist der an die Rinne angrenzende Wulst, in welchem auch zahlreiche zusammengesetzte Drüsen zu finden sind. Die Muskulatur ist sehr reich entwickelt. Sie setzt sich aus Bündeln zusammen, die einander durchflechten und vielfach Faserstränge austauschen. Die Mehrzahl von ihnen nimmt einen longitudinalen Verlauf und durchsetzt den Kopflappen in seiner ganzen Dicke von der ventralen bis zur dorsalen Seite. Ihre Masse wird aber durch zwei Lagen von Quermuskeln zerlegt in je eine dünnere dorsale und ventrale und eine stärkere mittlere Lage. Jene Quermuskeln verlaufen bogenförmig, die eine Lage mehr dorsal, die andere mehr ventral, sie mögen der dorsale und der ventrale Muskelbogen heißen (Fig. 13). Der dorsale erweist sich als eine Fortsetzung der äußern Ringmuskulatur, der ventrale als solche des später zu besprechenden Mundsphincters. Die mittlere Längsmuskellage tritt nach hinten mit der Längsmuskulatur des Rumpfs in Verbindung, die dorsale läuft nach dem Rumpf hin allmählich aus. Sämtliche Muskelschichten werden schließlich noch von zahlreichen Muskelbündeln in radiärer Richtung durchzogen (Fig. 13). Allem Anschein nach zweigen diese von der ventralen Längsmuskulatur nach der dorsalen Seite hin ab, wo sie unter Auflösung in einzelne Fasern sich nach der Haut hin fortsetzen.

Der Bau des Kopflappens gestaltet sich aber durch die Ausbildung zweier Hohlräume noch weit verwickelter. Der eine liegt in der mittlern Längsmuskulatur, der andere direkt ventral von dem ventralen Muskelbogen. Nennen wir diesen den ventralen, jenen den dorsalen Hohlraum (Fig. 13 *cöv* u. *cöd*). Da sie von den radiär ziehenden Muskelbündeln säulenartig durchsetzt werden, so stellen sie auf Querschnitten sich als zahlreiche Lücken dar. Ihr gegenseitiges Verhältnis beobachtet man mit Vorteil an Serien von Quer-

schnitten. Hier ergibt sich nun folgendes: Die beiden Hohlräume sind im Kopflappen vollkommen voneinander getrennt. Der ventrale erstreckt sich bedeutend weiter nach vorn als der dorsale. Beide stehen aber nach hinten mit ein und derselben Höhle, der Leibeshöhle, in Zusammenhang. Der dorsale Hohlraum bildet die direkte Fortsetzung der Leibeshöhle, die sich als eine taschenartige, nach vorn sich zuspitzende Vertiefung in den Kopflappen erstreckt, was sich durch Verfolgung der Schnittreihen leicht feststellen läßt. Weniger leicht tritt der Übergang des ventralen Hohlraums in die Leibeshöhle zutage. In der Mitte schließt sich der ventrale Hohlraum nach hinten. Aber die an dem Kopflappenrand gelegenen Teile desselben führen in Form zweier Kanäle (Fig. 22 *cöv*) um den Mund herum. Dann vereinigen sie sich ventral von diesem zu einem unpaaren Gang (Fig. 19 *cöv*), der seitlich von 2 Mesenterien begrenzt wird, die vom Darm nach dem Retractor führen (Fig. 2 u. 19 *ms*). An der Stelle, wo diese seitliche Begrenzung in Wegfall kommt, hängt dann der ventrale Hohlraum mit der Leibeshöhle zusammen.

Diese Resultate finden bei vergleichender Betrachtung ihr Gegenstück nur noch bei *Echiurus uncinatus* und hier in so frappanter Weise, daß die Schilderung für die eine Art fast vollkommen für die andere gelten kann. Aus der Abbildung eines Querschnitts, den EMBLETON gibt (1900, tab. 9, fig. 26), geht hervor, daß in bezug auf Muskulatur und Hohlräume eine große Übereinstimmung besteht. Auf den Zusammenhang der Hohlräume mit der Leibeshöhle hat EMBLETON schon hingewiesen, da in diesen Geschlechtsprodukte, die bei den Tieren frei in der Leibeshöhle umherschweben, anzutreffen sind (1900, p. 90). Von dem genauern Verlauf des ventralen Hohlraums gibt sie jedoch keine Schilderung. Ihre Bemerkung, daß man die beiden Hohlräume ein efferentes und ein afferentes System darstellen dürften, worauf sie bei der Behandlung des Blutgefäßes zu sprechen kommt (1900, p. 84), veranlaßt mich, noch einmal besonders hervorzuheben, daß beide Hohlräume im Kopflappen vollkommen getrennt sind und nicht etwa ineinander übergehen. Von einem zu- und abführenden System kann daher keine Rede sein.

#### Die Borsten.

Was Zahl und Anordnung der Borsten betrifft, so verweise ich auf die oben schon gemachten Angaben. Da Bauch- und Analborsten in einigen Punkten voneinander abweichen, so behandle ich dieselben getrennt.

Die Bauchborsten werden im Durchschnitt 1 cm lang und ragen 1 mm weit frei aus der Haut hervor. An jeder Borste können wir 2 Teile unterscheiden: 1. den goldglänzenden, leicht gekrümmten Haken, 2. den fast gleichmäßig dicken zylindrischen Schaft von heller metallglänzender Farbe (Fig. 14). Der Haken erreicht eine Länge von  $2\frac{1}{2}$  mm. Er ist zu dem Schaft schwach geneigt und so gestellt, daß seine Spitze genau in die verlängerte Achse des Schaftes fällt. Der Haken läuft ein wenig konisch zu. Dieses Verhalten setzt sich jedoch nicht bis zum äußern Ende hin fort. In der distalen Hälfte ist er abgeplattet, und der Querschnitt zeigt hier eine ovale Form (Fig. 16). Von seiner konkaven oder konvexen Seite her betrachtet endet der Haken breit und abgerundet (Fig. 15). Die Borste besteht aus einer chitinartigen Masse und zeigt nur am innern Ende eine weichere Konsistenz. Unter dem Mikroskop läßt sie eine feine Längs- und Querstreifung erkennen. Diese faßt SPENGLER bei *Echiurus echiurus* als Ausdruck geringer Unregelmäßigkeiten im Wachstum der Borste auf, jene leitet sich aus der Zusammensetzung der Borste aus feinen Längsfasern her, was man sowohl an Schnitten als auch an plattgedrückten proximalen Borstenteilen zur Genüge erkennen kann. Jede Borste ruht in einem Sack, einer sogenannten Borstenscheide, die frei in die Leibeshöhle hineinragt und die Borste von derselben trennt. Die Borstenscheide ist dünnwandig und durchscheinend. Sie wird von einem Epithel ausgekleidet, das proximal und distal ein Cylinderepithel, in der Mitte der Scheide niedriger ist. Am distalen Ende der Scheide, wo die Epithelzellen mit den Epidermiszellen in direkter Verbindung stehen, tragen jene eine überaus mächtige Cuticula. Nach der Mitte des Borstensacks läuft sie allmählich aus. Im übrigen besteht die Borstenscheide hauptsächlich aus Längsmuskulatur, von spärlichem Bindegewebe durchsetzt. Eine Kontraktion der Muskulatur muß eine Verkürzung der Scheide zur Folge haben, und da die Borste am äußern Schaftende befestigt ist, eine festere Fassung derselben bewirken. Diese Befestigung macht sich schon geltend, sobald man eine Borste aus ihrer Scheide herauszureißen sucht, wobei ein gewisser Widerstand bemerkbar ist. Die Scheide schmiegt sich der Borste überall eng an, besonders innig aber an der Übergangsstelle vom Haken zum Schaft, so daß beim Herausziehen der Borste Teile der Scheide mitgerissen werden. Unter dem Mikroskop gesehen legen sich diese wie ein Kragen um die Borste. Sein Außenrand ist zerfetzt (Fig. 14 *kr*). Anfänglich könnte man einen Auswuchs

der Borste vermuten, der den Zweck hätte, ein Hervorrutschen aus der Scheide zu verhindern. Bei genauerer Untersuchung stellt man aber fest, daß man in dem Kragen nur Teile der Borstenscheide vor sich hat, die bei der gewaltsamen Trennung mitgerissen wurden. Am distalen Ende der Scheide beobachten wir in der Leibeswand eine kleine vorhofartige Vertiefung (Fig. 18 v).

Die Borsten werden durch besondere Muskeln bewegt, deren Benennung ich der SPENGL'Schen Arbeit über *Echiurus echiurus* entlehnt habe, wo die Befunde den unsern ähneln. Ein mächtiger Interbasalmuskel verbindet die proximalen Enden der Scheiden (Fig. 2 *ib*). Die distalen Enden werden ebenfalls durch einen Quermuskel verbunden, der in der Leibeswand eingebettet liegt und unter dem Retractor hinzieht (Fig. 18 *id*). Alle übrigen Muskeln stehen einerseits mit der Leibeswand und andererseits mit der Scheide in Verbindung. Zahlreiche dünne Muskelfäden treten vom proximalen Ende nach dem Hautmuskelschlauch hin, die man in vordere, laterale und hintere Basiparietalmuskeln einteilen kann. Eine genaue Abgrenzung dieser Gruppen läßt sich nicht durchführen. Vom distalen Ende geht nur ein Muskel aus. Er verläuft diagonal zur Längs- und Querachse des Tiers schräg nach vorn und außen und heftet sich hier an den Hautmuskelschlauch an (Fig. 2 *mds*).

Von der Beschaffenheit der Bauchborsten weichen die Analborsten wenig ab. Sie sind etwas kleiner als jene. Das frei hervorragende Ende ist nicht gekrümmt, sondern gerade zugespitzt, von goldglänzender Farbe. Der Schaft ist weißlich, metallglänzend. In ihrer Struktur gleichen sich Anal- und Bauchborsten vollkommen. Auch im Bau der Scheiden herrscht große Übereinstimmung. Wieder haben die Epithelzellen, die am distalen Ende der Scheide lagern, eine mächtige, nach der Tiefe schwächer werdende Cuticula abgeschlossen.

Was die Bewegungsmuskulatur der Analborsten anbelangt, so treffen wir hier ebenfalls Interbasalmuskeln, die sich zu einem vollkommenen Ring geschlossen haben. Von der Außenseite des Rings führen zahlreiche Basiparietalmuskeln nach der Leibeswand, auf der Innenseite Basiintestinalmuskeln nach dem Afterrohr hin.

Zu einem genauern Studium über die Entwicklung der Borsten reichten meine Präparate nicht aus. Was ich in dieser Beziehung für *Echiurus chilensis* feststellen konnte, sind nur Bruchstücke, die in allem darauf hindeuten, daß in den Hauptpunkten Übereinstimmung mit der Borstenbildung bei *Echiurus echiurus* (s. SPENGL) besteht.



Neben vollkommen ausgebildeten Borsten findet man bei manchen mehr oder weniger ausgebildete Ersatzborsten, die bei den Bauchborsten lateral, bei den Analborsten vorwiegend an der dem Afterrohr zugekehrten Seite liegen. Die Follikel dieser jungen Borsten sind in die Scheidewände der Hauptborsten eingebettet und mit einem hohen Cylinderepithel ausgestattet (Fig. 17 *fep*).

Am distalen Follikelende wird auf einem verhältnismäßig frühen Stadium schon eine Cuticula von beträchtlicher Stärke abgeschieden. Über die Follikelbildung selbst konnte ich mich an meinen Präparaten nicht orientieren. Am Grunde mehrerer junger Follikel fand ich je eine große plankonvexe Zelle mit großem bläschenförmigem Kern und Kernkörperchen (Fig. 17 *bz*). Wir haben hier eine Bildungszelle vor uns, wie sie SPENGLER für *Echiurus echiurus* näher beschrieben hat.

Beim Vergleich mit andern *Echiurus*-Arten werden wir auch hier wieder an *unicinctus* erinnert. Vor allen zeichnen sich beide Tiere durch den einzigen Analborstenring aus, der auch bei *Echiurus unicinctus* nach den Angaben von EMBLETON ventral eine schwache Unterbrechung haben soll. Auf einen genauen Vergleich über die Scheiden können wir hier nicht eingehen, da uns EMBLETON keine genügende Schilderung dieser Teile gibt. Sie erwähnt nur, daß die Borsten in Muskulatur und eine protoplasmatische Masse eingebettet lägen, in der schon junge Ersatzborsten zu beobachten seien.

### Das Nervensystem.

Das Nervensystem lehnt sich in seinem Bau an das der andern Echiuriden an. Ventral verläuft dicht über dem Hautmuskelschlauch das Bauchmark frei in der Leibeshöhle, als ein dünner, gleichmäßiger Strang. Vorn teilt sich das Bauchmark in 2 gleich starke Schenkel, die um das Mundrohr herumführen (Fig. 22 *ss*) und dann, nachdem sie in den Kopflappen eingetreten sind, an dessen Seitenrändern entlang laufen (Fig. 13 *ss*). Am Vorderrand des Kopflappens vereinigen sich beide Schenkel durch ein Querstück zu einem vollkommen geschlossenen Ring, der sich leicht bloßlegen läßt. Entsprechend der Kürze des Kopflappens nähert sich der Schlundring der Kreisgestalt. Die Ausbildung des vollkommen geschlossenen Rings beweist uns aber auch, daß der Kopflappen in seiner vollständigen Länge erhalten war, und nicht etwa ein Teil davon beim Fang der Tiere verloren gegangen sein konnte, wie es bei *Echiurus*

*echiurus* sehr häufig geschieht. Im Querschnitt ist das Bauchmark oval (Fig. 21). Die nervösen Elemente werden von 2 besondern Hüllen umgeben. Die äußere wird von einem dünnen peritonealen Überzug gebildet, der aus flachen Zellen besteht mit ovalen Kernen (Fig. 21 *p*). Die innere Hülle besteht aus Bindegewebe. In der Mitte der ventralen und lateralen Seiten findet man größere Bindegewebsmengen. Dorsal und ventral bildet diese Hülle kammartige Vorsprünge nach dem Innern, was einen hantelförmigen Umriß der nervösen Partie auf den Querschnitten bedingt. In der Umgebung der nervösen Partie zeigt das Bindegewebe vorwiegend faserige Struktur, dem sich dorsal und lateral solches von mehr gallertiger Beschaffenheit anfügt. In dem letztern begegnet man runden bis ovalen Zellen, die einen ebenso geformten Kern führen (Fig. 21 *rz*). In dem äußern Teil der innern Hülle verlaufen Längsmuskelfasern. Diese liegen namentlich an der dorsalen Seite gehäuft, aber auch lateral sind sie noch zahlreich anzutreffen (Fig. 21 *ml*).

Die Nervensubstanz läßt eine bilateralsymmetrische Anordnung erkennen und baut sich aus Fasern und Ganglienzellen auf. Die quer verlaufenden Fasern bilden unregelmäßige Brücken zwischen den beiderseits gelegenen Ganglienzellen. Die Längsfasern präsentieren sich auf Querschnitten als fein punktierte Felder. Dorsal und ventral führen zahlreiche Bindegewebsfasern nach dem Innern, die oft kaum von den Nervenfasern zu trennen sind. Hier und da findet man im zentralen Fasergewebe einzelne Bindegewebszellen mit mehreren radial angeordneten Ausläufern. Die Ganglienzellen liegen in größerer Menge an der lateral-dorsalen Seite des Bauchmarks. Sie sind anscheinend vorwiegend unipolar, von birnförmiger Gestalt und variieren stark in ihrer Größe. Die stärkern sind mit einem großen, kreisrunden, manchmal auch ovalen Kern ausgestattet, in dem ein großes Kernkörperchen besonders hervortritt. Bei den kleinern Ganglienzellen, die mehr nach dem Innern gelagert sind, trifft man kleine, sich dunkel färbende Kerne. Bi- und multipolare Ganglienzellen sind in sehr geringer Zahl vorhanden. Leicht läßt sich an Querschnitten ein Neuralkanal bestätigen, der auch den andern *Echiurus*-Arten zukommt. Er verläuft in der Medianebene ein wenig oberhalb vom Zentrum des Bauchmarks. Denken wir uns eine röhrenförmige Lücke in dem untern Teil des dorsalen Bindegewebs, so haben wir ein Bild von unserm Neuralkanal. Besondere Hüllen in Form eines Epithels oder eines anders gearteten Bindegewebs sind nicht vorhanden. Im Innern findet man eine homogene,

sich gleichmäßig färbende Masse von gallertigem Aussehen, die den Kanal nicht vollkommen ausfüllt, was wohl auf eine Schrumpfung bei der Konservierung zurückzuführen ist (Fig. 21 *nc*). An einigen Sagittalschnitten konnte ich beobachten, daß der Inhalt nicht überall eine einheitliche Masse war, sondern aus 2 nebeneinander liegenden Strängen von ungleicher Stärke bestand. Eine andere Stelle zeigte eine Gabelung des Strangs, wobei der schwächere Abzweig nach der Ventralseite hinwies. Leider war nur die Wurzel dieser Verzweigung sichtbar, eine weitere Verfolgung war nicht möglich. An Schnitten durch das Vorder- und Hinterende des Bauchmarks war ein Kanal nicht mehr nachzuweisen. Über seine Enden konnte ich genaueres nicht in Erfahrung bringen, auch ein etwaiger Zusammenhang der Neuralkanäle mit Ganglienzellen ließ sich auf meinen Präparaten nicht nachweisen.

Die Befestigung des Bauchmarks wird ausschließlich durch die peripherischen Nerven bewirkt. Ein Mesenterium, das bei *Echiurus echiurus* Bauchmark und Hautmuskelschlauch verbindet, ist hier nicht vorhanden. Die Nerven treten an der ventral-lateralen Seite aus dem Bauchmark, sie verlaufen auf einer kurzen Strecke frei in der Leibeshöhle und durchbrechen dann in vorwiegend senkrechter Richtung die innere Ring- und die darauf folgende Längsmuskulatur. Danach biegen sie nach außen um und verlaufen zwischen der äußern Ringmuskellage und der Längsmuskelschicht weiter. Eine symmetrische Anordnung der Nerven, die man bei manchen Gephyreen trifft, ist bei *Echiurus chilensis* nicht vorhanden. Unser Bild (Fig. 20) zeigt uns, wie die Nerven in ungleicher Stärke und unregelmäßiger Anordnung aus dem Bauchmark austreten. Immerhin ist jedoch bemerkenswert, daß auf einer größern Strecke die Zahl der beiderseits austretenden Nerven einander gleich ist. SPENGLER konnte bei *Echiurus echiurus* zeigen, daß die rechts- und linksseitigen Nerven, wenn auch ihre Wurzeln nicht direkt einander gegenüber lagen, sich doch zu einem vollkommenen Ring auf dem Rücken des Tiers schlossen. Für *Echiurus chilensis* konnte ich diesen Nachweis nicht liefern. Schon kurz nach ihrem Eintritt in den Hautmuskelschlauch zweigen von den peripherischen Nerven Seitenäste ab. Einige verlaufen in der Muskulatur, andere ziehen quer durch die äußere Ringmuskelschicht und lösen sich hier unter baumförmiger Verästelung in dünnere Stränge auf. Diese dienen zum Teil zur Innervierung der Hautdrüsen, zum Teil aber begeben sie sich direkt nach dem

Epithel. Gerade an solchen Stellen hoffte ich am sichersten Sinnesorgane finden zu können, was mir jedoch nicht gelungen ist.

Die vom Bauchmark entspringenden Nerven bauen sich aus feinen Fibrillen auf mit zerstreut liegenden Kernen. Ganglienzellen treten nicht auf sie über. Nach außen werden sie von einer faserigen Bindegewebsschicht umgeben, die in dem frei liegenden Teil der Nerven noch von dem Peritoneum überzogen ist. Führt man die Serien der Sagittalschnitte durch das Bauchmark so weit, daß schließlich die peripherischen Nerven im Querschnitt getroffen werden, so kann man leicht folgende Beobachtung machen: Ein großer Teil der Nerven geht nicht aus einem einzigen Bündel von Fibrillen hervor, sondern aus zwei oder drei, die durch Bindegewebe getrennt nebeneinander entspringen. Erst in einiger Entfernung vom Bauchmark verschmelzen diese durch allmähliche Verringerung der trennenden Bindegewebsschichten zu einem gemeinsamen Strang.

Über das Hinterende des Bauchmarks unterrichten wir uns am besten an Querschnitten. Hier macht sich zuerst eine Annäherung des Bauchmarks an das Afterrohr bemerkbar. Dann teilt es sich durch eine dorso-ventral gerichtete Scheidewand in zwei seitliche Hälften mit je einem Ganglienhaufen. Die beiden Zweige sind sehr kurz. Sie weichen ein wenig auseinander, schmiegen sich dem Afterrohr vollends an und schicken nun je einen starken Nerven in das Afterrohr, der sich bald verästelt. Wir haben darin das letzte Paar der peripherischen Nerven vor uns.

Wie sich das Bauchmark an seinem Vorderende verhält, habe ich schon vorausgeschickt. Die Schenkel des Schlundrings zeigen auf Querschnitten ovale Form (Fig. 23), während der Bogen auf Sagittalschnitten kreisrunde Gestalt aufweist (Fig. 25 *sb*). Die Ganglienzellen des Bauchmarks haben sich auf beide Schenkel verteilt, sind jedoch hier nicht mehr so scharf lokalisiert. Größere Haufen findet man an der median-dorsalen Seite. In geringern Mengen kann man sie an den Wurzeln von Seitennerven beobachten, auf deren basale Enden sie sogar noch übertreten. Im Bogen sind die Ganglienzellen noch unregelmäßiger verteilt und treten der Zahl nach so bedeutend zurück, daß er mehr den Charakter einer Commissur annimmt. Vom Schlundring gehen nach allen Richtungen Nerven aus, hauptsächlich lateral und medial. Die erstern ziehen nach der Rinne am Kopflappenrand, wo sie sich verästeln. Die einzelnen Zweige treten an den Grund und an die Seitenwände der Rinde heran. Die medialen Nerven entspringen teils dorsal, teils

ventral. Sie nehmen in der mittlern Längsmuskulatur des Kopflappens einen queren Verlauf, ohne die Mittellinie zu überschreiten, und verzweigen sich spärlich.

### Der Darm.

Bei der Untersuchung des Darms stellten sich manche Schwierigkeiten ein. Die Epithelien erfüllten meist in tausend Trümmern das Darmlumen oder hatten sich zum mindesten von der Darmwand abgehoben. Es hing sozusagen vom Zufall ab, unter einer Menge von Schnittpräparaten an wenigen die tatsächlichen Verhältnisse noch konstatieren zu können. Zu Schnittpräparaten wählte ich nur solche Stücke aus, die bei makroskopischer Betrachtung das beste Resultat versprachen. Dafür kamen in den meisten Fällen nur ganz kurze Strecken in Betracht. Großen Einfluß auf die Maceration schreibe ich dem Darminhalt zu und dies aus folgenden Gründen: Im ganzen war die Erhaltung des Vorderdarms weitaus besser als die der mittlern und hintern Darmpartien, eine Tatsache, die mit dem Mangel an Darminhalt in jenen Teilen vollkommen im Einklang steht. Die folgenden mehr oder weniger gefüllten Darmteile waren durchweg ihrer Epithelien beraubt. Nur bei einem Exemplar, das sich vor allen andern durch die Leere seines Darms auszeichnete, habe ich ein zu mikroskopischen Schnitten geeignetes Stück aus der mittlern Partie gefunden, wohingegen für einen großen Teil des Enddarms das Material vollkommen unzureichend war.

Schneidet man das Tier dorsal der Länge nach auf, so sieht man den Darm in zahlreichen Windungen, die hauptsächlich längs verlaufen (Fig. 26). Die Regelmäßigkeit der Anordnung leidet durch die äußerst schwache Befestigung mancher Darmteile. Nur da, wo starke Frenula an den Darm herantreten, bewahrt derselbe eine regelmäßige Lage. Der Darm erreicht eine enorme Länge, die im Durchschnitt das Zehnfache der Körperlänge beträgt.

Wenn auch die Benennung der einzelnen Darmteile frühern Arbeiten über Echiuriden entlehnt worden ist und, in groben Zügen betrachtet, bereits bekannte Verhältnisse wiederkehren, so bieten sich doch bei genauerm Studium interessante Eigentümlichkeiten, wie sie bisher noch nicht bekannt gewesen sind. Zur Einteilung des Darms wählte ich die schon von JAMESON für *Thalassema neptuni* eingeführte Haupteinteilung in Vorder-, Mittel- und Enddarm. Mittel- und Enddarm offenbaren sich schon an und für sich bei makroskopischer Betrachtung als einheitliche Teile.

Anders liegen die Verhältnisse beim Vorderdarm. Hier scheinen die äußere Form und die vermutlich sehr verschiedene physiologische Aufgabe der einzelnen Teile eine Zusammenfassung zu verbieten. Beachtet man jedoch, daß äußere Längs- und innere Ringmuskulatur sämtliche unter dem Namen Vorderdarm zusammengefaßten Teile, dem Mittel- und Enddarm gegenüber, charakterisieren, so ergibt sich die Berechtigung zur obigen Dreiteilung, die außerdem den allgemeinen Überblick erleichtert.

Je stärker die Kontraktion des Vorderdarms ist, desto direkter verläuft er nach hinten und wird hier durch ein starkes Frenulum  $1\frac{1}{2}$  cm vom Hinterende und  $1\frac{1}{2}$  cm rechts vom Bauchmark entfernt befestigt. Da nur noch am Vorderende diesem Darm ein fester Halt durch Frenula und Mesenterien gegeben wird, so beschreibt er oft quer verlaufende Windungen. An den Vorderdarm reiht sich der Mitteldarm, dessen Windungen hauptsächlich längs verlaufen. Zahlreiche zarte Frenula führen von ihm nach der Körperwand. In dem Enddarm tritt uns der in seiner Lage am besten fixierte Darm entgegen. Als gerader, abgeplatteter Kanal zieht er links vom Bauchmark her, durch starke, kurze Frenula in seiner Lage gehalten. An sein Hinterende treten zahlreiche, dünnere Frenula heran, in radiärer Anordnung nach allen Seiten ausstrahlend. Am Vorderdarm habe ich folgende Abschnitte unterschieden: 1. Mundrohr, 2. Pharynx (Fig. 26 *ph*), 3. Ösophagus (Fig. 26 *oe*), 4. Kropf. Letzterer zerfällt wieder in 3 Teile: a) Kropf 1 (Fig. 26 *ka*), b) Muskelkropf (gizzard, JAMESON) (Fig. 26 *km*), c) Kropf 2 (Fig. 26 *kb*).

Schon mit bloßem Auge kann man über diese verschiedenen Teile durch ergänzende Betrachtung der äußern und innern Ansicht ins klare kommen. Der Vorderdarm beginnt mit dem an der ventralen Vorderseite gelegenen Mund. Vom Mundrohr strahlen allseitig Frenula aus. Am aufgeschnittenen Darm sieht man, wie die Längswülste der ventralen Kopflappenseite sich unverändert in das bis 6 mm lange Mundrohr hinein fortsetzen. Längs- und Querschnitte lehren Folgendes: Die hohen Wülste tragen namentlich zur Verengung des Lumens bei. Sie werden von Bindegewebe, in das zahlreiche Fasern eingestreut sind, aufgebaut. Das die Wülste bekleidende Epithel ist vollkommen identisch mit dem der ventralen Kopflappenseite.

Das Studium der Muskulatur veranlaßt uns, eine vordere, stark muskulöse Hälfte von einer hintern, schwach muskulösen zu scheiden:

Vorn ist es zur Ausbildung eines mächtigen Sphincters gekommen, dessen Muskelzellen ventral mit der äußern Ringmuskulatur des Hautmuskelschlauchs in kreuzweiser Verbindung stehen (Fig. 22). Längsmuskulatur tritt erst in der zweiten Hälfte außerhalb der Ringmuskulatur auf (Fig. 27 *mur*, *ml*). Eine scharfe Sonderung der beiden Muskellagen hat sich noch nicht vollzogen, ein Verhalten, wie es der nun folgende Pharynx ebenfalls zeigt.

Dieser ist äußerlich als ein wenig erweiterter Abschnitt erkennbar. Er erreicht einen Durchmesser von 3 mm und eine Länge von  $1\frac{1}{2}$  cm. In seinem Anfangsteil treffen wir radiär angeordnete Frenula. Weiter nach hinten sind sie nur dorsal noch eine Strecke weit vorhanden, die bei ihrer Kürze ein Ansteigen des Darms veranlassen. Ventral treten an ihn 2 Mesenterien heran, die wir bei der Schilderung des ventralen Hohlraums des Kopflappens schon kennen gelernt haben (Fig. 2 u. Fig. 19 *ms*). Eine äußere Begrenzung nach dem Mundrohr hin festzustellen ist unmöglich, nach dem Ösophagus läßt sie sich nur annähernd bestimmen. Versuchen wir, dieselbe an aufgeschnittenen Präparaten festzulegen, so gelingt dies in bezug auf die vordere Begrenzung, die sofort ins Auge fällt. Nach hinten müssen wir uns wieder auf eine annähernde Festlegung beschränken. Innen ist der Pharynx im Gegensatz zum Mundrohr mit zickzackförmig verlaufenden Leisten ausgestattet, die durch tiefe Täler voneinander getrennt sind. Auf einer Strecke von ungefähr 5 mm verlaufen sie längs, dann quer und werden nach hinten zu etwas schwächer. Dieses Bild setzt sich noch in den Ösophagus hinein fort. Zur mikroskopischen Betrachtung wählt man mit Vorteil Längsschnitte, die die angrenzenden Darmpartien noch mit umfassen. Im Vergleich zum Mundrohr konstatieren wir eine Zunahme der Muskulatur. Die beiden Muskellagen sind noch nicht vollkommen voneinander gesondert. Die Leisten werden durch Bindegewebe, das zwischen Muskulatur und Epithel liegt, erzeugt. Letzteres wird von hohen bewimperten Zylinderzellen gebildet, zwischen denen Drüsenzellen gleichmäßig verteilt sind.

An den Pharynx reiht sich als 3. Abschnitt der Ösophagus mit einer Länge von  $2\frac{1}{2}$ —3 cm. Er ist ein muskulöses Rohr, das äußerlich schon 2 verschieden gestaltete Teile erkennen läßt. Der vordere Teil ist länger, meist abgeplattet und glatt, hier und da auch geringelt. Der hintere Abschnitt dagegen ist stets zylindrisch und glatt. Der äußern Differenzierung entspricht auch eine innere, die, wie man sich am aufgeschnittenen Darm überzeugen kann, noch

weit markanter ist. Im Anschluß an die Betrachtung des Pharynx habe ich schon hervorgehoben, daß in den Ösophagus hinein sich jene stets schwächer werdenden Querleisten fortsetzen. Diese lokalisieren sich jedoch nur auf dessen vordern Teil, während in dem zweiten ungefähr 10—12 gerade verlaufende Längsleisten auftreten, die in seltenen Fällen sogar äußerlich hellere und dunklere Linien hervorrufen. Wenn wir oben bei makroskopischer Betrachtung eine genaue Grenze zwischen Pharynx und Ösophagus nicht feststellen konnten, so gelingt es wenigstens unter Zugrundelegung von Längsschnitten, ein eng begrenztes Übergangsgebiet abzusondern. Aus diesem gehen die beiden Muskellagen des Ösophagus in ungleicher Stärke hervor. Die äußere Längsmuskulatur des Ösophagus ist nur  $\frac{1}{3}$  so stark wie die innere Ringmuskulatur, und beide Muskellagen sind im Gegensatz zum Pharynx vollkommen gesondert (Fig. 28). Bindegewebe baut auch hier die Längs- und Querleisten auf. In der Beschaffenheit des Epithels konnte ich dem Pharynx gegenüber keine Veränderung konstatieren.

Unter der Bezeichnung Kropf habe ich 3 Darmteile zusammengefaßt, die vom Ende des Ösophagus nach dem Mitteldarm verlaufen. Dadurch war ich erstens der Einführung neuer Benennungen überhoben, ferner aber berechtigten die anatomischen Verhältnisse nicht nur zu einem derartigen Schritt, sondern veranlassen ihn geradezu. Der vordere und der letzte Abschnitt weichen in nur unwesentlichen Punkten voneinander ab. In beiden offenbaren sich die typischen Merkmale des Kropfs, sodaß wir in ihnen den beiden Enden desselben begegnen, der in der Mitte eine besondere Ausbildung erfahren hat. Die charakteristische spiral-, selten knäueiförmige Windung des vordern Abschnitts (Kropf 1) verdankt dieser einem dorsal hinziehenden muskulösen Band, das sich den beiden benachbarten Darmpartien anlegt. Je nach der Stärke seiner Kontraktion fügt es die Windungen des Darms enger oder weiter. Das Band erreicht eine Höhe von 2 mm und ist an seinem freien Rand mit einem dickern Saum ausgestattet, der auf eine Häufung von Längsmuskulatur zurückzuführen ist (Fig. 29 *mb*). Das Band selbst setzt sich aus Längsmuskelfasern, die durch Bindegewebe verkittet sind, zusammen. Das längsstreifige Aussehen des Kropfs 1 gründet sich auf den innern Bau. Dieser erhält sein eigentümliches Gepräge durch zahlreiche, eng aneinanderschließende Leisten, die in der Längsrichtung einen zickzackförmigen Verlauf nehmen. Täler von geringer Tiefe trennen dieselben. Diese Beschaffenheit wird durch



verschieden hohe Epithelzellen hervorgerufen, indem hohe Zellen die Leisten, niedrige die Täler einnehmen. Bindegewebe trägt in keiner Weise zu ihrer Entstehung bei. Die Epithelzellen sind fadenförmig und bewimpert. Der Darm ist reich an schlauchförmigen Drüsenzellen, die ungefähr die halbe Höhe des Epithels erreichen. Da in diesem 2 Reihen von Kernen vorhanden sind, die eine im basalen Teil, die andere in der freien Hälfte der Epithelzellen, so darf man wohl 2 übereinander lagernde Zellschichten vermuten, nach dem Darmlumen hin eine Schicht von Epithelzellen, an deren Grund sich eine Lage von Basalzellen anschließt. Ein genaueres Resultat ließ sich aus meinen Präparaten nicht gewinnen. In der Muskulatur hat gegen den vorhergehenden Darm eine Reduktion stattgefunden. Der Kropf 1 ist dünnwandig. Beide Muskellagen sind von gleicher Stärke (Fig. 29). Dorsal ist die Muskulatur etwas mächtiger als ventral entwickelt. Durch diesen dorsoventralen Gegensatz wird das Muskelband bei der Aufwindung des Darms noch unterstützt.

Der mittlere Teil des Kropfs (gizzard, JAMESON) weicht in jeder Beziehung von den angrenzenden Partien ab. Er repräsentiert sich als ein überall gleichweites, stark muskulöses Rohr, das wir Muskelkropf nennen wollen. Selten ist er vollständig glatt, meist zeigt er eine mehr oder weniger scharf ausgeprägte Ringelung und gleicht dadurch einer Luftröhre (Fig. 26 *kn*). Die Längsmuskulatur ist schwach ausgebildet (Fig. 34 u. 35 *ml*), die Ringmuskulatur dagegen äußerst mächtig. Sie wird durch dünne, quer angeordnete Bindegewebslamellen in einzelne Lagen geschieden (Fig. 35 *bg*). Das Epithel besteht aus unbewimperten Cylinderzellen, die jedoch im Vergleich zu den bisherigen bedeutend niedriger sind und eine starke Cuticula tragen (Fig. 34 *c*). Schlauchförmige Drüsenzellen sind in geringerer Zahl vorhanden.

Bei der Betrachtung des letzten Kropfteils begegnen wir im wesentlichen den schon für Kropf 1 geschilderten Verhältnissen. Der Darm ist wieder dünnwandig geworden. Die Höhendifferenz der Epithelzellen bedingt das Auftreten von Längsleisten. Wieder treffen wir ein sehr hohes, bewimpertes Epithel mit zahlreichen Drüsenzellen, und die Kerne sind ebenfalls in 2 Reihen angeordnet. An der dorsalen Seite führt ebenfalls ein Muskelband entlang, das sich aber im Gegensatz zu dem des vordersten Abschnitts mit dem Hautmuskelschlauch verbindet (Fig. 26 *mbf*). Die Windungen kommen hier nicht so deutlich zum Ausdruck. Am Hinterende verbindet sich das Muskelband mit der Körperwand, nach vorn breitet es

sich fächerartig aus. Die Länge des ganzen Kropfs hängt sehr von der Kontraktion der einzelnen Teile ab. Bei möglichst ausgestrecktem Darm kann man für die vordere und hintere Partie je 4 cm, für den mittlern Teil 6 cm annehmen.

Der nunmehr folgende Mitteldarm (Fig. 26 *md*) ist zylindrisch, dünnwandig und schwankt je nach der Kontraktion und seinem Füllungszustand sehr in Länge und Breite. Er wird ungefähr 75 cm lang und 3 mm dick. Da ihm vor allen übrigen Darmteilen die nutritorische Funktion zufällt, so ist er oft von reichlich aufgenommenener Nahrung prall gefüllt. Diese ist mit Sand in walzenförmige Gebilde gepreßt, die in bündelweiser Anordnung im Darm liegen. Gegen die benachbarten Darmstücke setzt der Mitteldarm mit einer Einschnürung an. Vorn ist diese äußerst scharf, wo durch Häufung von Ringmuskulatur ein Sphincter erzeugt wird (Fig. 26 *sph*), durch dessen Kontraktion eine Verengung des Darmlumens herbeigeführt wird. Am Hinterende tritt diese Einschnürung nicht in dieser auffälligen Weise zutage. Hier erstreckt sie sich auf mehrere Millimeter Länge (Fig. 26 *he*). Eine besondere Anhäufung von Ringmuskulatur konnte ich hier nicht finden. Daß mit Beginn des Mitteldarms ein Lagerungswechsel in der Muskulatur stattgefunden hat, habe ich bereits oben erwähnt. Ob die innere Längsmuskulatur des Mitteldarms von derjenigen des Vorderdarms herzuleiten ist, ließ sich nach meinen Präparaten nicht feststellen. Die beiden Muskellagen des Mitteldarms sind dünn und durch eine resistente Bindegewebsschicht getrennt, die oft allein der weit vorgeschrittenen Maceration, der sogar die Muskulatur manchmal zum Opfer gefallen war, noch Widerstand geleistet hatte.

Als charakteristisches Merkmal für den Mitteldarm müssen wir die ventral an der Innenseite hinziehende Wimperrinne ansehen, die diesen Abschnitt seiner ganzen Länge nach begleitet (Fig. 30 *wi*). Außen liegt über der Wimperrinne ein Längsmuskelband (Fig. 30, Fig. 26 *mb*), das sich noch weiter auf den anschließenden Enddarm fortsetzt. Da es dort an der ventralen Seite endet, wird eine einwandfreie Orientierung über die Lage des Darms trotz des gewundenen Laufs ermöglicht. Ungefähr 1 cm vom Vorderende entfernt tritt plötzlich der allen Echiuriden zukommende Nebendarm hervor (Fig. 26 *nda*) und begleitet ventral den Mitteldarm bis auf eine Entfernung von ungefähr 1 cm vom Hinterende (Fig. 26 *nde*). An beiden Enden steht sein Lumen mit dem des Hauptdarms in

offener Verbindung, wovon man sich an aufgeschnittenen Präparaten leicht überzeugen kann. Das Epithel des Mitteldarms ist von außerordentlicher Höhe, am freien Ende sind die Zellen ein wenig verdickt und rufen durch ihre verschiedene Höhe kuppelartige Wölbungen nach dem Darmlumen hin hervor. Die Kerne liegen zerstreut. Reichlich sind die Zellen mit Secretkügelchen beladen, die verschieden groß sind, Farbstoffe begierig aufnehmen und hier und da zu unregelmäßigen Klumpen verschmolzen waren (Fig. 33). Eine Bewimperung konnte ich nur für die Zellen in der Rinne konstatieren. Das Zustandekommen dieser beruht auf einer Wucherung des intermuskulären Bindegewebes, wodurch 2 gegen das Darmlumen vorspringende Wülste erzeugt werden. Unter der Lupe sind sie äußerlich als 2 helle Linien erkennbar, zwischen denen das Längsmuskelband hinzieht. Die Zellen, welche die Wimperrinne auskleiden, sind bedeutend niedriger als die des übrigen Mitteldarmepithels und führen selten Secretkügelchen. Nach dem Grunde der Rinne zu macht sich eine geringe Abnahme in der Höhe geltend.

Im Nebendarm begegnen wir sozusagen einem Hauptdarm en miniature, nur daß keine Wimperrinne vorhanden ist. Das Epithel ist niedriger als im Hauptdarm. In der Region des Nebendarms ist das Längsmuskelband auf diesen übergegangen und führt an dessen ventraler Seite entlang. Mit dieser Lageveränderung verändert sich auch gleichzeitig die Form. Während das Band auf dem Hauptdarm einen oval gestalteten Querschnitt gezeigt hat (Fig. 30 *lmb*), verbreitert es sich auf dem Nebendarm und umlagert dessen ventrale Hälfte in sichelförmiger Gestalt (Fig. 31 *lmb*). Hinter dem Nebendarm nimmt das Band wieder einen ovalen Querschnitt an (Fig. 32 *lmb*).

Auf den Mitteldarm folgt der nun zu besprechende Enddarm. Was über seine äußere Form, Lage und Befestigung zu sagen ist, habe ich schon oben vorausgeschickt. An ihm können wir genau genommen 2 Teile unterscheiden: 1. den eigentlichen Enddarm, den ich bei der weitem Schilderung kurz mit Enddarm bezeichne (Fig. 26 *ed*); 2. das Afterrohr (Fig. 26 *ar*). Äußerlich sind beide nicht scharf gegeneinander zu begrenzen, am aufgeschnittenen Darm gelingt es ebensowenig. Auch mikroskopische Schnitte ergaben in dieser Hinsicht keinen bestimmten Anhalt. Dafür habe ich einen Sphincter angenommen, den wir als innern Sphincter bezeichnen wollen (Fig. 36 *sphi*), da am äußern Ende des Afterrohrs noch ein zweiter, der äußere, vorhanden ist (Fig. 36 *spha*).

In Wandstärke und Lage der Muskulatur stimmt der Enddarm

mit dem Mitteldarm überein. Das Epithel setzt sich aus fadenförmigen Zellen zusammen, die schlauchförmige Drüsenzellen zwischen sich einschließen. An einem mit Boraxkarmin gefärbten Totalpräparat kann man leicht beobachten, wie die Frenula sowohl von der Längs- als auch von der Ringmuskulatur ausgehen.

Das Afterrohr ist nur  $\frac{3}{4}$  cm lang. Morphologisch gleicht es sehr dem Mundrohr und ist wie dieses mit Wülsten ausgestattet. In dem Afterrohr lassen sich wieder 2 Teile unterscheiden. Der vordere Teil ist weiter, weniger muskulös, der hintere Teil durch hohe Wülste englumig und stark muskulös (Fig. 36). Die Muskulatur besteht vorwiegend aus Ringmuskulatur, die am Hinterende mit der Ringmuskellage der Leibeswand in Verbindung tritt und hier den oben schon erwähnten starken äußern Spincter bildet. Längsmuskelfasern sind spärlich vertreten. Sie liegen innen von der Ringmuskulatur. Das Epithel gleicht dem der Epidermis, ist aber mit Wimperhaaren ausgestattet. Auf den hohen Wülsten der 2. Region findet man secernierende Organe in reichlicher Menge. Sie ragen mit ihrem untern ein wenig erweiterten Teil tief in das unter dem Epithel gelegene Bindegewebe. Meine Schnitte gestatteten nicht, ihren feinem Bau sicher festzustellen. In dem vordern Teil des Afterrohrs sind die Drüsen nicht mehr anzutreffen, hier scheint auch das Epithel schon eine andere Beschaffenheit zu haben. Dadurch könnte man leicht zu der Annahme geführt werden, daß die Grenze zwischen Enddarm und Afterrohr nicht an den innern Sphincter, sondern zwischen die beiden Afterregionen zu verlegen sei. Leider kann ich über diesen Punkt hier nicht weiter diskutieren, da die genaue Form der Epithelien in Betracht gezogen werden müßte und diese bei meinem Material nicht in entsprechender Weise erhalten waren.

Vergleichen wir nun unsere Resultate mit den Befunden bei andern Echiuriden, so ist vor allem die große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des *chilensis*-Darms hervorzuheben. In manchen Punkten werden wir an *Echiurns uncinatus*, ferner auch an *Thalassema neptuni* erinnert. Geringere Übereinstimmung besteht mit *Echiurus echiurus*. Einen Ösophagus hat EMBLETON für *Echiurus uncinatus* nicht erwähnt, obwohl den Abbildungen nach (1900, tab. 7, fig. 5 u. 12) dieser Darmteil auch hier sicher vorhanden ist. Nach ihrer Beschreibung ist der Kropf bei *Echiurus uncinatus* nur zweiteilig, ebenso wie bei *Thalassema neptuni*. Bei dieser Form wäre die Ausbildung des ersten drüsenreichen Teils, unseres Kropfs 1, bei *Echiurus*

*unicinctus* die des Kropfs 2 unterblieben. Beide Autoren haben die hier in Betracht kommenden Darmpartien getrennt, nur den dünnwandigen, drüsenreichen Teil Kropf genannt und unsern Muskelkropf (gizzard) als besondern Darmteil aufgefaßt. Bei *Echiurus echiurus* hat der Kropf überhaupt keine Differenzierung erfahren. Er entspricht dem Anfangs- oder Endteil des *chilensis*-Kropfs. Der Mitteldarm kehrt in äußerst ähnlicher Ausbildung bei allen Echiuriden wieder. Teilen wir ihn nach den Mündungsstellen des Nebendarms in 3 Teile, so korrespondieren diese der Reihe nach mit dem Zwischen-, Mittel- und Hinterdarm von *Echiurus echiurus*. JAMESON will bei *Thalassema neptuni* beobachtet haben, daß die Wimperrinne mit Beginn des Nebendarms auf diesen übertritt und daß die Bildung des Nebendarms durch vollständige Schließung der Rinne zustande käme (1899, p. 552 u. 553). Die unter dem Nebendarm hinziehende Wimperrinne ist nach seinen Beobachtungen eine neue Bildung, die mit der anfänglichen Wimperrinne nichts zu tun hat. Wie liegen nun in dieser Beziehung die Verhältnisse bei *Echiurus chilensis*? Hier lassen die 2 Bindegewebsleisten, die sowohl vor als auch unter und hinter dem Nebendarm die eigentliche Rinne schaffen, makroskopisch wie mikroskopisch ihren kontinuierlichen Zusammenhang erkennen. Von einem Übergang auf den Nebendarm, der dann auch sicher ein anderes Epithel haben müßte, sind nicht die geringsten Anzeichen vorhanden.

Was schließlich den Enddarm noch anbelangt, so finden wir einen entsprechenden Darmteil nur noch bei *Echiurus unicinctus*.

### Die Analschläuche.

Die Analschläuche sind 2 dünnwandige, gelb bis bräunlich gefärbte, schlauchförmige Organe von 3—4 cm Länge. Sie liegen am Hinterende des Tiers, rechts und links vom Afterrohr. Die Schläuche werden nach ihrem freien Ende allmählich enger. Mit ihrer breitem Mündung heften sie sich der Ventralseite des Afterrohrs an, das an dieser Stelle jederseits eine Durchbohrung hat, durch welche die Analschläuche mit dem Lumen des Darms kommunizieren. Am aufgeschnittenen Afterrohr lassen sich schon bei Lupenvergrößerung die nahe beieinander gelegenen Mündungen feststellen. Im Innern werden die Gänge von demselben bewimperten Cylinderepithel ausgekleidet, das wir auch im Afterrohr gefunden haben. Nach dem Hautmuskelschlauch und ebenso nach dem Darm

ziehen von den Analblasen aus zahlreiche dünne Muskelfäden, die den Organen einen leichten Halt gewähren.

Unter der Lupe zeigt die Wand papillenartige Erhebungen in unregelmäßiger Größe und Anordnung, die durch kuppelförmige Hervorstülpungen der dünnen, stark kontrahierten Wand erzeugt werden (Fig. 37). Die Muskulatur ist schwach ausgebildet. Die Muskelzellen sind nur stellenweise vorhanden, einzeln oder in geringer Zahl beieinander liegend, und verlaufen bald nach dieser, bald nach jener Richtung, sodaß auf Schnitten längs, quer und schräg getroffene Fasern ins Auge fallen (Fig. 37 *m*). In dem äußern peritonealen Überzug liegen langgestreckte Kerne. Die Innenseite wird von vorwiegend kubischen Epithelzellen ausgekleidet, deren Form aber sehr variabel ist. Niedrige Zellen findet man vorwiegend auf der Höhe der Kuppeln, sehr schmale an solchen Stellen, wo durch daselbst vorhandene Muskulatur die Wand stark kontrahiert worden ist. Hier bildet das Epithel sogar in das Lumen hin vorspringende Zotten. Oft sehen die Epithelzellen blasenförmig aus. Ihre Kerne sind verhältnismäßig groß, und ein Kernkörperchen tritt mit besonderer Deutlichkeit hervor. Anzeichen für eine Bewimperung waren nirgends vorhanden. In den meisten Epithelzellen bemerkt man zahlreiche kleine, gelbe bis braune Kügelchen. Auch für *Echiurus echiurus* hat SPENGLER derartige rotbraune Tröpfchen in gewissen Zellen der Analschläuche festgestellt, die durch den Pigmentgehalt die braune Farbe der Organe bedingen.

Die Analschläuche sind mit zahlreichen trichterförmigen Anhängen ausgestattet, die sich makroskopisch wegen ihrer geringen Größe schwer beobachten lassen, an Schnitten dagegen leicht festzustellen sind. Fig. 38 zeigt uns einen Längsschnitt durch einen Trichter. Seine äußere Umhüllung wird von dem Peritoneum gebildet, seine innere Auskleidung von verschiedenen gestalteten Epithelzellen, die am Rande des Trichters eine beträchtliche Höhe erreichen und nach der Tiefe allmählich niedriger und flacher werden. Von den Epithelzellen der Schläuche sind sie grundverschieden. Die oben erwähnten Pigmentkörnchen sind im Trichterepithel niemals anzutreffen, die Zellkerne sind kleiner, und ein Kernkörperchen tritt nicht mehr wie oben besonders hervor. Die Zellen sind mit zahlreichen, langen Wimperhaaren ausgestattet, wenigstens die, welche nach dem freien Rand zu liegen. Ob auch die tiefer gelegenen Zellen solche Gebilde tragen, ließ sich nicht sicher feststellen. Durch den axial verlaufenden Gang kommunizieren die

Analschläuche mit der Leibeshöhle. Was über die Form der Trichter zu sagen wäre, ist folgendes. Ihre Gestalt variiert sehr. Bei manchen ist der freie Rand weit auseinandergebreitet. Oft sind die Trichter kurz und haben einen weiten Gang. Solche findet man meistens auf den Höhen der Kuppeln, während langgestreckte Trichter mit engem Gang in den Tälern zwischen den Vorwölbungen anzutreffen sind.

Wenn wir auch über diese Organe Vergleiche mit andern Echiuriden anstellen, dann zeigt sich auch hier wieder, daß unser Tier durch die Form der Trichter und die oft blasig aussehenden Epithelzellen dem *Echiurus uncinatus* am nächsten steht.

### Die Segmentalorgane.

Von COLLIN wurde zum erstenmal festgestellt, daß *Echiurus chilensis* 3 Paar Segmentalorgane hat (1891, p. 464). Sie liegen an dem ventralen Vorderende, sämtlich hinter den Bauchborsten und sind reihenweise zu beiden Seiten des Bauchmarks angeordnet. Das vorderste Paar befindet sich 5 mm hinter den Bauchborsten, dann folgen in demselben Abstand die weitem Paare. Bei einem Exemplar fand ich nur 5 Segmentalorgane, das letzte rechterseits fehlte. Durch die Ausstattung mit 3 Paaren dieser Organe weicht *Echiurus chilensis* von den bisher bekannten *Echiurus*-Arten, einschließlich des *Echiurus uncinatus*, bei dem nur 2 Paare von Segmentorganen vorhanden sind, in auffallender Weise ab.

Die Schläuche zeigen im allgemeinen die schon von andern Echiuriden bekannten Verhältnisse. An ihrem Grunde stehen sie einmal durch einen den Hautmuskelschlauch durchbohrenden Kanal mit der Außenwelt in Verbindung (Fig. 40). Ein zweiter, den wir Nephrostomakanal nennen wollen, führt nach der Leibeshöhle (Fig. 40 *nk*). Mit unbewaffnetem Auge lassen sich diese Öffnungen nicht erkennen. Erst durch Spannung des Hautmuskelschlauchs kann man bei schwacher Vergrößerung die äußern Mündungsporen beobachten. Den Nephrostomakanal stellt man an Schnitten fest. Dieser durchbricht die Wand des Segmentalorgans am Grunde zweier Spiraltuben (Fig. 2 *sp*), die schon für *Echiurus uncinatus* und einige *Thalassema*-Arten beschrieben worden sind.

Die Schläuche selbst sind nur im Bereich ihrer Mündung mit dem Hautmuskelschlauch verwachsen und sonst in keiner Weise befestigt. In Gestalt und Größe sind sie sehr variabel. Leer werden sie selten länger als 2 cm und zeigten sich oft so stark kontrahiert.

daß das ganze Organ oder gewisse Teile fadenförmig erschienen und nicht kontrahierte Stellen blasenförmig erweitert waren (Fig. 2). Sind sie dagegen mit Geschlechtsprodukten angefüllt, dann bilden sie gleichmäßig weite Säcke und werden auch beträchtlich größer. Im Durchschnitt erreichen sie 3 cm Länge und 3 mm Dicke. Das größte Segmentalorgan, das ich angetroffen habe, war  $5\frac{1}{2}$  cm lang und maß im Durchmesser 5 mm.

Um den Bau der Organe näher kennen zu lernen, trennen wir das Mündungsgebiet von dem übrigen langen sackförmigen Teil, den wir nun zuerst betrachten. Die Dicke seiner Wand hängt von dem Kontraktionszustand ab. Wir beobachten eine äußere Ringmuskellage, an die sich nach innen eine Längsmuskellage von gleicher Stärke anschließt (Fig. 39). Die äußere Bekleidung wird von einem dünnen peritonealen Überzug gebildet. Zwischen dem Epithel und der Längsmuskulatur liegt ein faseriges Bindegewebe, das Ausläufer in die Muskulatur schickt und diese in verfilzte Bündel zerlegt (Fig. 39 *bg*). In dem Bindegewebe selbst sind große Lücken vorhanden, in denen Haufen heller, kugliger Zellen lagern. In das Lumen springen in Längsreihen angeordnete Zotten vor, die von Bindegewebe und den darin eingebetteten Zellenmassen aufgebaut werden. Die Epithelzellen haben eine sehr verschiedene Gestalt. Auf der Höhe der Zotten sind sie platt, in den Tälern dagegen Cylinderzellen. Eine Bewimperung war nirgends festzustellen.

Das Mündungsgebiet der Segmentalorgane können wir seiner Form nach mit einem Trichter vergleichen, dessen kegelförmiger Teil von der untern Partie des Segmentalschlauchs und dessen Ausflußrohr von dem nach außen führenden Gang gebildet wird. In dem Bereich des Gangs wird die Wandung des Segmentalorgans bedeutend bindegewebsreicher, sie durchsetzt die Leibeswand und läuft gegen die äußere Ringmuskulatur hin aus. Der Verschuß des Gangs wird durch einen schwachen Sphincter bewirkt, der dicht unter dem Epithel liegt (Fig. 40 *sph*). Der Trichter wird von hohen, bewimperten Cylinderzellen ausgekleidet, die sich einerseits gegen die Epidermiszellen, mit denen sie nach außen in Verbindung treten, und andererseits gegen das Epithel der oben schon geschilderten Segmentalorganpartie scharf abheben. Am obern Rand des Trichters zieht der Nephrostomalkanal quer durch die Wandung der Segmentalorgane. Seine innere Mündung liegt auf einem kleinen nach dem Lumen hin vorspringenden Hügel aus Bindegewebe. Am Rand der Cölommündung findet man die oben schon erwähnten Spiraltuben.



Diese sind korkzieherförmig gewunden und ungefähr 2 cm lang. Sie verjüngen sich nach ihrem freien Ende. Die Zahl der Windungen übersteigt meistens 20. Ihren histologischen Bau wollen wir an Querschnitten kennen lernen (Fig. 41). Auf der konvex gebogenen Seite sind sie von niedrigen, fast würfelförmigen, reich bewimperten Zellen überzogen, die auch in den Nephrostomalkanal übergehen. Auf der konkaven Seite liegt der platte Peritonealüberzug. Die ganze Achsenlänge durchzieht dem Peritoneum genähert ein Bündel von Muskelfasern (Fig. 41 *m*), welche die Bewegung der Spiraltuben vermitteln und für ihre Länge und die Enge der Windungen bestimmend wirken.

Durch die Ausbildung von Spiraltuben kommt *Echiurus chilensis* einigen *Thalassema*-Arten und *Echiurus uncinatus* sehr nahe. Ob mit diesem Tier auch im histologischen Bau der Segmentalorgane Übereinstimmungen bestehen, muß durch spätere Untersuchung festgestellt werden, da EMBLETON diesen Punkt in ihrer Arbeit nicht berücksichtigt hat.

#### Die Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane selbst waren nicht aufzufinden. Bei *Echiurus uncinatus* sollen die Geschlechtsprodukte nach Angaben von EMBLETON „by a proliferation of the peritoneal cells“ am ventralen Hinterende zu beiden Seiten des Bauchmarks gebildet werden (1900, p. 90). Meine Längs- und Querschnitte zeigten, daß bei *Echiurus chilensis* das Peritoneum dieser Gegend von der gewöhnlichen Form nicht abweicht und keinerlei Wucherungen erkennen ließ, die man als Bildungsstätte der Geschlechtsprodukte ansehen könnte. In der Leibesflüssigkeit konnte ich Spermatozoen und auch Zellen, die vermutlich als deren Bildungszellen in Anspruch zu nehmen sind, mit Sicherheit nachweisen, dagegen auffallenderweise in keinem Fall Eizellen. Bei einigen Exemplaren waren die Segmentalorgane prall mit Sperma, bei andern mit Eiern gefüllt. *Echiurus chilensis* ist also ein getrenntgeschlechtliches Tier. Die Spermatozoen haben die typische Form, einen sich stark färbenden Kopf mit einem zarten blassen Schwanz. Die Eizellen sind mit einer dünnen Haut überzogen. Sie erreichen die beträchtliche Größe von 0,15 mm und führen ein Keimbläschen von 0,05 mm mit einem Keimfleck von 0,01 mm.

## Blutgefäßsystem und Cölomflüssigkeit.

Im Gegensatz zu allen bisher auf ein Blutgefäß hin untersuchten Echiuriden (*Echiurus echiurus*, *Bonellia*, *Thalassema*-Arten), die sämtlich ein charakteristisches Blutgefäßsystem besitzen, fehlt ein solches bei *Echiurus chilensis* und dem mit ihm nahe verwandten *Echiurus uncinatus* ganz und gar. v. DRASCHE hat in seiner Beschreibung der letztern Art zunächst nur erwähnt, es sei ihm „trotz sorgfältiger Untersuchung beider Exemplare“ nicht gelungen, die Gefäßschlinge aufzufinden (1881, p. 622). SELENKA erwähnt allerdings für *Echiurus uncinatus* ein dorsales und ein ventrales Gefäß (1885, p. 7). Das erstere soll den Darm begleiten. Sicher liegt hier aber eine Verwechslung mit dem Nebendarm vor, und das zweite, das dem Bauchmark aufliegen soll, ist überhaupt nicht vorhanden. EMBLETON gibt dagegen ausdrücklich an „no trace of a closed system of blood-vessels could be found“ (1900, p. 84). Ich kann diese Angaben für *Echiurus chilensis* vollkommen bestätigen. Es besteht weder ein dorsal vom Bauchmark an diesem entlanglaufendes Bauchgefäß noch seine Fortsetzungen in den Kopflappen hinein, weder ein Darmgefäß an irgend einem Teil des Darms noch ein diese Teile mit dem Bauchgefäß verbindendes Gefäß. Meine zahlreichen Schnittpräparate lassen über das gänzliche Fehlen des Blutgefäßes nicht den geringsten Zweifel.

Die Leibeshöhle wird erfüllt von der Leibesflüssigkeit, in der zahlreiche Zellen, Cölomocyten, umherschwimmen. Sie sind kuglig und variieren ein wenig in ihrer Größe. In ihrem Plasma liegen zahlreiche gelbliche Körnchen, wodurch die Leibesflüssigkeit eine gelbe Farbe erhält (Fig. 42 *gk*).

Neben diesen findet man in der Cölomflüssigkeit weniger Tiere noch eine weitere Sorte von Zellen, deren Durchmesser 2—3mal so groß ist wie der der Cölomocyten. In ihrem Innern treffen wir dichteres Plasma, das von einem hellern Hof umgeben wird, in dem 1, häufiger aber 2 Kerne liegen. Hier und da befand sich der hellere Hof nur in der direkten Umgebung des Kerns, und die dunklere Substanz war durch die ganze Zelle verbreitet. Ihre Oberfläche wird von einer stärkern Membran überzogen. Da ihr Vorkommen sich auf gewisse Tiere beschränkt, so haben wir es hier möglicherweise mit Parasiten zu tun. Mit großer Wahrscheinlichkeit dürfen wir andere kleinere Zellen dafür in Anspruch nehmen, die in manchen Cölomocyten eingeschlossen liegen und deren Plasma nebst Kern nach der Oberfläche gedrängt haben.

Bei allen genauern histologischen Untersuchungen sind bisher für die Echiuriden Zellen festgestellt worden, die in allen Organen der Tiere vorkommen und gelbe oder braune Körnchen enthalten. Auch für *Echiurus chilensis* kann ich deren Vorkommen bestätigen, wo wir sie besonders reichlich im Corium des Kopflappens und namentlich in den Wülsten der ventralen Seite finden.

Ferner möchte ich hier noch 2 Parasiten erwähnen. Der eine lebt im Mitteldarm und ist eine kuglige Gregarine von 0,17 mm Durchmesser mit kleinen, allseitig vorhandenen Höckern. GREEFF beschreibt für *Echiurus echiurus* ebenfalls eine im Darm lebende Gregarine mit Höckern, *Conorhynchus gibbosus* (1879, p. 128 u. 129, tab. 5, fig. 54). Im ausgewachsenen Zustand lebt letztere fast stets in Syzygie, und die Einzelindividuen haben eine ungefähr halbkuglige Form, sodaß sie sich also von unserer Gregarine wesentlich unterscheiden.

Ein weiterer Parasit findet sich in der Muskulatur, vorwiegend in der des Kopflappens, und ist allem Anschein nach als eine Distomiden-Larve anzusprechen.

### Ergebnisse.

Die Gattung *Echiurus* war bisher — abgesehen von der im Obigen behandelten Species *Echiurus chilensis* MAX MÜLLER und dem ihm, worauf ich im Lauf meiner Darstellung mehrfach Gelegenheit gehabt hinzuweisen, in allen Punkten sehr nahe stehenden *Echiurus uncinatus* v. DRASCHE — durch die typische Species *Echiurus echiurus* (PALLAS) vertreten. Mit dieser haben sich andere beschriebene Arten (*forcipatus* REINHARD, *chrysacanthophorus* COUTHOUY) entweder als identisch oder, soweit ihre mangelhaften Beschreibungen gestatten (*sitchaensis* BRANDT, *abyssalis* SKORIKOW), als ihm nahe verwandt erwiesen, oder sind endlich ganz zweifelhaft (*Echiurus caraicibus* DIESING), sodaß einem nähern Vergleich nur *Echiurus echiurus* zugrunde gelegt zu werden braucht. Dieser ergibt nun folgende Unterschiede, die ich der bequemern Übersicht halber in folgender Tabelle zusammenstellen will.

#### *Echiurus chilensis*

1. Kopflappen kurz, halbmondförmig, nicht hinfällig.
2. Bauchborsten dicht hinter der Mundöffnung.

#### *Echiurus echiurus*

1. Kopflappen lang, löffelförmig, hinfällig.
2. Bauchborsten ca. 1 cm hinter der Mundöffnung.

- |  |  |
|--|--|
| 3. 1 Analborstenring.                  | 3. 2 Analborstenringe.                   |
| 4. Segmentalorgane mit Spiraltuben.    | 4. Segmentalorgane ohne Spiraltuben.     |
| 5. Innerste Muskelschicht: Ringfasern. | 5. Innerste Muskelschicht: Schrägfasern. |
| 6. Enddarm vorhanden.                  | 6. Enddarm fehlt.                        |
| 7. Blutgefäßsystem fehlt.              | 7. Blutgefäßsystem vorhanden.            |

In all diesen *Echiurus chilensis* charakterisierenden Merkmalen stimmt aber dieses Tier mit *Echiurus uncinatus* überein. Auf Grund der tiefgehenden Unterschiede gegenüber *Echiurus echiurus* hat schon EMBLETON darauf hingewiesen, *Echiurus uncinatus* sei von der Gattung *Echiurus* zu trennen (1900, p. 95).

Die Notwendigkeit der Aufstellung einer neuen Gattung wird durch meine Untersuchungen nun unerlässlich. Als Gattungsnamen schlage ich *Urechis* vor. In diese Gattung wären demnach 2 nahe verwandte Tiere, *Urechis chilensis* und *Urechis uncinatus*, aufzunehmen. Das Hauptunterscheidungsmerkmal beruht auf der Zahl der Segmentalorgane: *Urechis chilensis* hat 3 Paar Segmentalorgane, *Urechis uncinatus* dagegen nur 2 Paar. Obwohl nun *uncinatus* schon länger bekannt ist, so müssen wir doch *chilensis* als Typus der Gattung *Urechis* betrachten, da für *chilensis* einige Merkmale bekannt sind, die bis jetzt für *uncinatus* noch nicht nachgewiesen worden sind. Demnach ergibt sich folgende Charakterisierung der Gattung *Urechis* (Typus *Urechis chilensis*):

Walzenförmige Tiere von durchschnittlich ca. 12 cm Länge, mit sehr kurzem, halbmondförmigem, nicht hinfalligem Kopflappen.

2 dicht hinter der Mundöffnung stehende Bauch- oder Genitalborsten, deren innere Enden durch einen Interbasalmuskel verbunden sind.

2—3 Paar hinter den Bauchborsten stehende Segmentalorgane, die mit je 2 Spiraltuben ausgestattet sind.

Am Hinterende des Körpers ein einziger, ventral unterbrochener Borstenring.

Hautpapillen in nicht deutlichen Ringen angeordnet; diejenigen eines „Gürtels“ mit besondern Drüsen, die auf deren Oberfläche mit einem Ausführungsgang ausmünden.

Innerste Lage des Hautmuskelschlauchs eine Ringmuskulatur.

Darm zusammengesetzt aus: 1. Mundrohr, 2. Pharynx, 3. Ösophagus, 4. Kropf, von dem ein Abschnitt als Muskelkropf (gizzard)

ausgebildet ist, 5. Mitteldarm, von dem ein Abschnitt von einem Nebendarm begleitet ist, 6. Enddarm, 7. Analrohr.

2 unverästelte Analschläuche, von denen zahlreiche Trichter auf kurzen Stielen entspringen.

Kein Blutgefäßsystem.

Geschlechtsorgane?

### Literaturverzeichnis.

1. COLLIN, A., 1891, Ueber *Echiurus chilensis* MAX MÜLLER, in: Zool. Anz., Vol. 14, p. 463—464.
2. DIESING, K. M., 1859, Revision der Rhyngodeen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 37, p. 719—782, tab. 1—3.
3. v. DRASCHE, R., 1881, Ueber eine neue *Echiurus*-Art aus Japan nebst Bemerkungen über *Thalassema erythrogrammon* S. LEUCKART von der Insel Bourbon, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Jg. 1880, p. 621—628, tab. 20.
4. EMBLETON, A. L., 1900, On the structure and affinities of *Echiurus uncinatus*, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Zool., Vol. 8, p. 77—97, tab. 7—10.
5. GREEFF, R., 1879, Die Echiuren (*Gephyrea armata*), in: Nova Acta Leop. Carol. Acad., Vol. 41, Pars 2, No. 1, p. 1—172, tab. 16—24.
6. JAMESON, L. H., 1899, Contributions to the anatomy and histology of *Thalassema neptuni* GAERTNER, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat., p. 535—563, tab. 28—30.
7. MÜLLER, MAX, 1852, Observationes de vermibus quibusdam maritimis, Diss. Berolini.
8. SELENKA, E., 1885, Report on the *Gephyrea*, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 13, p. 1—25, tab. 1—4.
9. SPENGLER, J. W., 1880, Beiträge zur Kenntnis der *Gephyreen*. II. Die Organisation von *Echiurus pallasii*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 34, p. 460—538, tab. 23—26, 2 Textfigg.
10. v. WILLEMÖES-SUHM, R., 1876, Von der Challenger-Expedition, Briefe an TH. v. SIEBOLD, *ibid.*, Vol. 27, p. CII.

## Erklärung der Abbildungen.

### Bezeichnungen:

<i>ar</i> Analrohr	<i>md</i> Mitteldarm
<i>as</i> Analschlauch	<i>mds</i> schrägziehender Muskel vom distalen Ende der Borstenscheide
<i>ba</i> Bauchmark	<i>ml</i> Längsmuskulatur
<i>bg</i> Bindegewebe	<i>mr</i> Ringmuskulatur
<i>bo</i> Borste	<i>mra</i> äußere Ringmuskulatur
<i>bz</i> Bildungszelle einer Borste	<i>mri</i> innere Ringmuskulatur
<i>c</i> Cuticula	<i>ms</i> Mesenterium
<i>cöd</i> dorsaler Hohlraum des Kopflappens	<i>mur</i> Mundrohr
<i>cöv</i> ventraler Hohlraum des Kopflappens	<i>nc</i> Neuralkanal
<i>dm</i> dorsaler Muskelbogen	<i>nd</i> Nebendarm
<i>dr</i> Drüsen	<i>nda</i> Vorderende des Nebendarms
<i>ed</i> Enddarm	<i>nde</i> Hinterende des Nebendarms
<i>ep</i> Epithel	<i>nk</i> Nephrostomalkanal
<i>fep</i> Follikel­epithel	<i>oe</i> Ösophagus
<i>fr</i> Frenulum	<i>p</i> Peritoneum
<i>gk</i> gelbe Körner	<i>ph</i> Pharynx
<i>he</i> Einschnürung am Hinterende des Mitteldarms	<i>r</i> Retractor
<i>ib</i> Interbasalmuskel	<i>ri</i> Rinne
<i>id</i> Quermuskel, der die distalen Enden der Borstenscheiden verbindet	<i>rx</i> runde Zellen
<i>ka</i> Kropf 1	<i>s</i> Segmentalorgan
<i>kb</i> Kropf 2	<i>sb</i> Schlundringbogen
<i>km</i> Muskelkropf	<i>sp</i> Spiraltube
<i>kr</i> Kragen	<i>sph</i> Sphincter
<i>lmb</i> Längsmuskelband des Mittel- und Enddarms	<i>spha</i> äußerer Sphincter
<i>m</i> Muskelzellen	<i>sphi</i> innerer Sphincter
<i>mb</i> Muskelband des Kropfs 1	<i>ss</i> Schlundring­schenkel
<i>mbf</i> Muskelband des Kropfs 2	<i>v</i> vorhofartige Vertiefung der Leibeshöhle in der Umgebung der Bauchborsten
	<i>vm</i> ventraler Muskelbogen
	<i>wi</i> Wimperrinne

## Tafel 29.

- Fig. 1. *Urechis chilensis* in natürlicher Größe, von der Bauchseite. 1 : 1.  
 Fig. 2. Übersicht der Organe des Vorderkörpers von der Innenseite gesehen an einem dorsal aufgeschnittenen Tier. 1 : 1.  
 Fig. 3—6. Drüsenzellen der Haut. 360 : 1.  
 Fig. 7—9. Mehrzellige Drüsen der Haut. 360 : 1.  
 Fig. 10. Gürteldrüse aus der Region der Segmentalorgane. 160 : 1.  
 Fig. 11. Mittlerer Teil einer Coriumfaser. 180 : 1.  
 Fig. 12. Querschnitt durch den Hautmuskelschlauch nahe dem ventralen Vorderende ungefähr auf der Höhe der 3 Segmentalorganpaare. 10 : 1.  
 Fig. 13. Querschnitt durch den Kopfklappen. 8 : 1.  
 Fig. 14. Eine Bauchborste. 8 : 1.  
 Fig. 15. Haken derselben von der konvexen Fläche. 8 : 1.  
 Fig. 16. Querschnitt durch die distale Hälfte des Hakens. 16 : 1.  
 Fig. 17. Längsschnitt durch eine junge Ersatzborste. 300 : 1.  
 Fig. 18. Querschnitt durch die Leibeswand an der Austrittsstelle der Bauchborsten. 10 : 1.

## Tafel 30.

- Fig. 19. Querschnitt durch das ventralmediane Vorderende, der den Pharynx, die von diesem nach dem Retractor führenden Mesenterien, das Bauchmark und den Hautmuskelschlauch getroffen hat. 8 : 1.  
 Fig. 20. Ein Stück des Bauchmarks. 12 : 1.  
 Fig. 21. Querschnitt durch das Bauchmark. 200 : 1.  
 Fig. 22. Querschnitt der Mundhöhle und der anliegenden Haut. 10 : 1.  
 Fig. 23. Querschnitt durch einen Schlundringschenkel mit einigen daraus austretenden peripherischen Nerven. 70 : 1.  
 Fig. 24. Querschnitt durch das Afterrohr und die hintern Gabeläste des Bauchmarks. 25 : 1.  
 Fig. 25. Sagittalschnitt durch das Vorderende des Kopfklappen. 15 : 1.  
 Fig. 26. Übersicht über den Darm. 1 : 1.  
 Fig. 27. Längsschnitt durch das Übergangsgebiet vom Mundrohr zum Pharynx. 30 : 1.  
 Fig. 28. Längsschnitt durch die Ösophaguswand. 25 : 1.

## Tafel 31.

- Fig. 29. Querschnitt durch Kropf 1, Partie im Bereich des Muskelbands. 80 : 1.  
 Fig. 30. Ventraler Teil eines Querschnitts vom Mitteldarm aus der Region vor dem Nebendarm. 80 : 1.

Fig. 31. Ventraler Teil eines Querschnitts vom Mitteldarm mit dem Nebendarm. 80 : 1.

Fig. 32. Ventraler Teil eines Querschnitts vom Mitteldarm aus der Region hinter dem Nebendarm. 80 : 1.

Fig. 33. Teil eines Querschnitts durch den Mitteldarm. 180 : 1.

Fig. 34. Teil eines Querschnitts durch die Wand des Muskelkropfs. 200 : 1.

Fig. 35. Teil eines Längsschnitts durch die Wand des Muskelkropfs. 55 : 1.

Fig. 36. Längsschnitt durch das Afterrohr und die angrenzenden Teile des Enddarms und der Haut. 25 : 1.

Fig. 37. Stück eines Längsschnitts durch die Wand des Analschlauchs. 180 : 1.

Fig. 38. Desgleichen mit einem längsgetroffenen Analschlauchtrichter. 360 : 1.

Fig. 39. Stück von einem Querschnitt durch den sackförmigen Teil eines Segmentalorgans. 180 : 1.

Fig. 40. Längsschnitt durch das Mündungsgebiet eines Segmentalorgans. 20 : 1.

Fig. 41. Querschnitt einer Spiraltube. 180 : 1.

Fig. 42. Cölomocyten. 360 : 1.

Fig. 43. Eizelle aus einem Segmentalorgan. 160 : 1.

Fig. 44. Zelle aus dem Cölom mit einem vermutlichen Parasiten im Innern. 400 : 1.



# Die Cloake und ihre Organe bei den Schildkröten.

Von

**Otto Schmidtgen.**

(Aus dem Zoologischen Institut in Gießen.)

Mit Tafel 32–33.

---

Die Urogenitalorgane der Schildkröten sind schon öfters Gegenstand der Untersuchung gewesen. In der größten Mehrzahl der Fälle wurden jedoch nur die griechische Landschildkröte, *Testudo graeca*, und die europäische Sumpfschildkröte, *Emys orbicularis*, untersucht, die gewonnenen Ergebnisse aber für alle Schildkröten verallgemeinert. Da nun bei den Schildkröten inbezug auf die Urogenitalorgane große Verschiedenheit zwischen den einzelnen Familien herrscht, so war es mein Bestreben, Tiere aus möglichst vielen Familien zu untersuchen. Es stand mir folgendes Material zur Verfügung:

## **Chelydrae.**

*Chelydra serpentina* (L.). 1 ♀.

## **Cinosternidae.**

*Cinosternum odoratum* (DAUD.). 1 ♀.

## **Testudinidae.**

*Chrysemys reticulata* (DAUD.). 1 ♀.

*Chrysemys concinna* (LECONTE). 1 ♂, 1 ♀.

*Malacoclemmys terrapen* (SCHOEPFF). 1 ♀.

*Damonia reevesii* (GRAY). 2 ♀♀.

*Clemmys guttata* (SCHN.). 1 ♀.

- Emys orbicularis* (L.). 4 ♂♂ juv.  
*Cistudo carolina* (L.). 1 ♂.  
*Nicoria trijuga* (SCHWEIGG.). 2 ♂♂.  
*Testudo graeca* L. 3 ♂♂, 3 ♀♀.  
*Testudo calcarata* SCHW. 3 ♂♂, 5 ♀♀ (1 ♂, 3 ♀♀ juv.).  
*Testudo elegans* SCHOEPPF. 1 ♀.  
*Testudo tabulata* WALB. 1 ♂.

### **Chelonidae.**

- Thalassochelys caretta* (L.). 1 ♂, 1 ♀.  
*Chelone imbricata* (L.). 1 ♀.

### **Pelomedusidae.**

- Sternothaerus derbianus* GRAY. 1 ♀.

### **Chelydidae.**

- Chelodina longicollis* (SHAW). 2 ♂♂.

### **Trionychidae.**

- Trionyx hurum* GRAY. 1 ♂ juv.  
*Trionyx triunguis* (FORSK.). 1 ♂.  
*Trionyx spinifer* LESUEUR. 3 ♂♂, 1 ♀.  
*Trionyx sinensis* WIEGM. 1 ♀.  
*Emyda granosa* (SCHOEPPF). 1 ♀.  
*Emyda vittata* (PTRS.). 1 ♀.

Ein Teil der Präparate stammte aus der Sammlung des Zoologischen Instituts der Universität Gießen, ein weiterer Teil der Tiere stand mir lebend zur Verfügung, und der Rest waren Individuen, die im Frankfurter Zoologischen Garten eingegangen und dem Zoologischen Institut sofort zugeschiedt waren. Unter letztern befanden sich 12 Exemplare von *Testudo calcarata*, alte und junge Tiere, welche, Herrn MENGES gehörend, im Frankfurter Garten gehalten wurden. Ich untersuchte die Tiere alle anatomisch, wobei sich im Bau der Cloake große Unterschiede zeigten. Die Tiere konnten in 2 verschiedene Gruppen geteilt werden, von denen jede in sich dieselben Verhältnisse aufwies. Da ich nicht annehmen konnte, daß in derselben Species derartige Verschiedenheiten im Bau der Cloake aufträten, suchte ich noch nach andern Unterschieden, konnte aber keine feststellen. Um ganz sicher zu gehen, wurde das ganze Material an Herrn Dr. F. WERNER, Wien, geschickt; er hatte die Freundlichkeit, die Exemplare eingehend zu untersuchen, aber auch er konnte keine Unterschiede feststellen. Ich werde die 2 Gruppen bei meinen Besprechungen als *Testudo calcarata* a und *Testudo calcarata* b aufführen; die Frage, ob hier doch, trotz voll-

ständiger Übereinstimmung in allen äußerlich festzustellenden Merkmalen, 2 verschiedene Species vorliegen, muß ich offen lassen. Die Urogenitalorgane von *Thalassochelys caretta*, *Trionyx triunguis* und *Chelone imbricata* verdankt das Zoologische Institut der Güte des Herrn Prof. A. Looss in Cairo.

In allen Fällen, wo ich die Präparate selbst anfertigte, wurden sie mit PERENY'Scher Flüssigkeit behandelt und dann in 70% Alkohol aufbewahrt. In der Nomenklatur folge ich dem Schildkrötenkatalog des Britischen Museums (BOULENGER).

### Die Cloake.

In der ältern zoologischen Literatur über das Urogenitalsystem der Schildkröten sind die Verhältnisse der Cloake zusammenhängend nur einmal geschildert, und zwar von JOHANN GOTTLÖB SCHNEIDER in seiner 1783 erschienenen „Allgemeinen Naturgeschichte der Schildkröten“. Des historischen Interesses halber führe ich seine Angaben über eine männliche Flußschildkröte hier im Auszuge an. „In dem Halse der Blase“, schreibt er, „ist eine längliche fleischige Warze zu beyden Seiten, vor welcher nach dem After zu der Eingang der Harngänge liegt, in die Samenleiter konnte ich den Eingang nicht finden. Einige Linien unterhalb dieser Warzen ist der Darm zusammengeschnürt und bildet zwey Kanäle, oben den Hals der Blasenröhre mit dem verengten Ende des Kanals, den die schwammigen Teile des Zeugliedes innerhalb der Kloake machen, unterwärts geht darüber der Kanal des Mastdarmes weg. Nahe an der Zusammenschnürung des geraden Darmes sitzen zu beyden Seiten die Blasen, welche SEVERINO Blinddärme nennt.“<sup>1)</sup> In den Werken anderer Autoren aus älterer Zeit, wie BLUMENBACH (1815), BOJANUS (1819), STANNIUS (1856), RATHKE (1848) finden sich nur widersprechende Angaben über die Mündungen der Harn- und Samengänge. Später gibt BUDGE (1875) eine kurze Beschreibung der Cloake. In HOFFMANN'S (1890) „Schildkröten“ weist der mit „Cloake“ überschriebene Abschnitt nur Angaben über die Analblasen auf. Drei weitere Autoren aus neuerer Zeit, GADOW (1887), v. MÖLLER (1899) und FLEISCHMANN (1902), befassen sich spezieller mit den Verhältnissen der Cloake. Auf den Inhalt genannter Arbeiten werde ich weiter unten im Zusammenhang mit meinen Befunden näher eingehen.

1) SCHNEIDER, p. 136, 137.

Da die Cloaken der von mir untersuchten Arten mehr oder weniger große wesentliche Unterschiede aufweisen, gebe ich zunächst das Resultat der einzelnen Befunde. Wo mir männliche und weibliche Tiere einer Art zur Verfügung standen, beschreibe ich die Cloake der Männchen eingehend, beim Weibchen mache ich nur auf etwaige Unterschiede aufmerksam. Die Anordnung in der Darstellung geschah unter folgenden Gesichtspunkten. Zuerst beschreibe ich die Arten ohne Sinus urogenitalis, dann die mit einem solchen, unter den letztern zuerst die Arten, bei denen keine deutliche Grenze zwischen Enddarm und Cloake vorhanden ist, dann die Übergangsformen, und schließlich die Arten, bei denen sich eine deutliche Trennungsfalte findet.

Um ein übersichtliches Bild von der Cloake zu erhalten, wurden sie alle auf der dorsalen Seite der Längsrichtung nach aufgeschnitten. Man verletzt hierbei nur die Cloakenwand, da alle Gebilde, welche in der Cloake ihren Sitz haben, wie Penis, Clitoris, Urogenitalpapillen etc. der ventralen Wand anliegen.

*Trionychidae. Trionyx spinifer* LESUEUR.

(Taf. 32, Fig. 2.)

3 ♂♂, 1 ♂ juv.

Die Cloake ist ein ungegliedertes schlauchartiges Gebilde. An seinem vordern Ende setzt es sich in den Enddarm fort, ist von ihm aber durch einen Ringwulst der Schleimhaut deutlich abgegrenzt. An seinem hintern Ende mündet es in einem Querspalt nach außen. Die Wandung ist ziemlich faltenlos. In der Mitte beginnt nach hinten zu eine schwarze Pigmentierung, welche gegen das Ende zu wieder nachläßt. Ventral von der Einmündung des Enddarms in die Cloake liegt eine zweite Öffnung, die Mündung der Harnblase. Lateral und etwas hinter dieser Öffnung befinden sich, frei in die Cloake hervorragend, zwei kleine, wurmförmige, spitz auslaufende Gebilde, die Urogenitalpapillen. Die Mündungsöffnungen von Vas deferens und Ureter sind ohne weiteres nicht zu erkennen; auch auf rein präparatorischem Wege war es schwer, einwandfreie Präparate zu bekommen. Ich zerlegte deshalb eine unversehrte Cloake in 20  $\mu$  dicke Querschnitte und fand, daß das Vas deferens auf der Spitze der Papillen ausmündet, der Ureter dagegen, vollständig getrennt davon, vorn an der Basis derselben (Textfig. A a und b). Lateral von beiden Urogenitalpapillen finden sich 2 kleine Längsfalten.

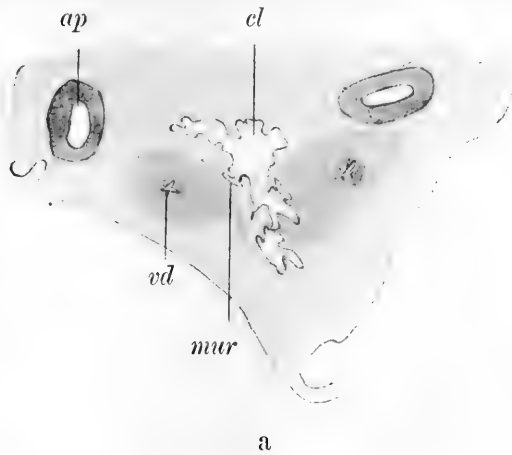


Fig. A.

*Trionyx spinifer.* ♂.

Querschnitte durch die uneröffnete Cloake, um die Einmündung der Urogenitalorgane in dieselbe zu zeigen (Sinus urogenitalis fehlt).

*ap* Arteria penis. *cl* Cloake. *mur* Mündung des Uterus. *up* Urogenitalpapille.  
*vd* Vas deferens.

Medial von den Papillen beginnen 2 Rinnen, die Samenrinnen, die dann auf dem Penis nach hinten zu verlaufen. Der Penis liegt der ventralen Cloakenwand an. Auf die nähern Verhältnisse derselben sowie der Samenrinnen werde ich später einzugehen haben, ebenso auf 2 kleine weiße Punkte, welche sich zu beiden Seiten der Samenrinne befinden und zwar an der Stelle, wo der Penis sich von der Cloakenwand abhebt.

1 ganz junges Exemplar zeigte im wesentlichen dieselben Verhältnisse. Die Urogenitalpapillen sind noch nicht zipfelförmig ausgezogen, sondern stellen nur kleine Erhebungen dar.

*Trionychidae. Trionyx triunguis* (FORSK.).

(Taf. 32, Fig. 1.)

1 ♂.

Die Cloake zeigt im großen und ganzen dieselben Verhältnisse, wie sie eben bei *Tr. spinifer* geschildert wurden. An der Grenze zwischen Enddarm und Cloake findet sich ein nur schwach angedeuteter Ringwulst. Die starken Längsfalten des Enddarms gehen auf die Cloakenwand über, verschwinden aber bald, sodaß der mittlere Teil der Cloakenwand wenig oder gar nicht gefaltet ist. Erst im letzten Drittel treten wieder zahlreiche stärkere Längsfalten auf, stark schwarz pigmentiert ist nur der freie Teil des Penis und die Teile der Cloakenwand, wo er sich von derselben abhebt. Ventral von der Mündung des Enddarms in die Cloake befindet sich die Mündung der Harnblase. Hinter ihr liegen etwas lateral die Urogenitalpapillen. Es sind hier ebenfalls wurmförmige Fortsätze, jedoch sind sie im Verhältnis zur Cloake verschwindend klein. Die zu beiden Seiten der Papillen bei *Trionyx spinifer* beschriebenen Längsfalten sind hier bedeutend stärker ausgebildet, ein Sinus urogenitalis ist nicht vorhanden. Kurz vor der Stelle, wo der Penis sich von der Cloakenwand abhebt, finden sich zu beiden Seiten der Samenrinne 2 gelbe Flecken, auf die ich bei Besprechung der Peritonealkanäle einzugehen haben werde.

*Trionychidae. Trionyx hurum* GRAY.

(Taf. 32, Fig. 7.)

1 ♂ juv.

An der Grenze zwischen Enddarm und Cloake ist eine schwache Ringfalte vorhanden. Die starken Längsfalten des Enddarms gehen auf die Cloake über, verschwinden aber bald; die zwei letzten Drittel der Cloakenwand sind fast faltenlos. Schwarz pigmentiert ist nur der freie Teil des Penis, welcher sich von der ventralen Cloakenwand abhebt. Ein Sinus urogenitalis ist nicht vorhanden. Vas deferens und Ureter münden frei in die Cloake, ersteres auf einer kleinen Erhebung. Lateral von diesen Mündungsstellen — von Urogenitalpapillen kann man wegen der geringen Größe der Erhebungen

noch nicht gut reden — sind auch hier 2 Längsfalten zu bemerken. Die Mündung der Harnblase liegt vor den Mündungen der Urogenitalorgane unter dem dorsalen Teil des Ringwulsts.

*Trionychidae. Trionyx sinensis* WIEGM.

(Taf. 32, Fig. 9.)

1 ♀.

Der Enddarm war bei dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar direkt vor der Mündung der Harnblase abgeschnitten, ich konnte deshalb nicht feststellen, ob eine Grenze zwischen ihm und der Cloake vorhanden ist. Die Wand der Cloake ist sehr stark gefaltet, besonders im ersten und letzten Drittel. Schwarz pigmentiert ist nur die in der ventralen Cloakenwand entspringende Clitoris und 2 Hautfalten, welche zu ihren Seiten liegen. Ein Sinus urogenitalis fehlt. Die Mündungen der Uteri liegen in der Cloake, lateral und etwas hinter der Mündung der Harnblase. Es sind große halbkreisförmige Spaltöffnungen, welche sich auf einer Erhebung der Cloakenwand befinden. Umgeben sind sie von einem ziemlich starken Hautwulst. Die Mündungen der Ureteren liegen, in einer Hautfalte versteckt, vor denjenigen der Uteri. Lateral von den Mündungen der Urogenitalorgane lassen sich auch hier die schon bei andern Arten erwähnten Längsfalten nachweisen.

*Trionychidae. Emyda granosa* (SCHOEFFL.).

(Taf. 32, Fig. 4.)

1 ♀.

Cloake und Enddarm sind durch einen Ringwulst voneinander getrennt. Die Pigmentierung der Cloakenwand beginnt erst im letzten Drittel und ist nicht sehr stark ausgebildet. Die Wand der Cloake zeigt viele Längsfalten. Die Urogenitalpapillen bestehen aus Längswülsten ohne frei hervorragendes Ende. Die Uterusmündung ist leicht erkennbar, die Mündungen der Ureteren befinden sich etwas davor, tief in einer Hautfalte versteckt. Lateral von Uterus- und Uretermündungen sind auch hier 2 kleine Längsfalten zu bemerken. In der Mediane, etwas vor den Mündungen der Ureteren, befindet sich die Öffnung der Harnblase. Der Wulst, welcher den Enddarm von der Cloake trennt, ist auf der ventralen Seite so stark ausgebildet, daß eine kleine Tasche der Cloake entsteht.

*Trionychidae. Emyda vittata* (PERS.).

(Taf. 32, Fig. 5.)

1 ♀.

Die Grenze zwischen Enddarm und Cloake liegt da, wo sich die schwachen Längsfalten des erstern plötzlich vermehren und auch etwas verstärken. Das Lumen des Enddarms ist ebenso groß wie das der Cloake. Schwarz pigmentiert ist nur die Clitoris und ein kleiner Teil der Cloakenwand in ihrer Umgebung. Ein Sinus urogenitalis fehlt auch hier. Die Harnblase mündet auf der ventralen Seite der Cloake, die Mündungen der Ureteren und Uteri liegen lateral und etwas hinter ihr. Von irgend welchen Erhebungen (Urogenitalpapillen), auf denen sonst die Mündungen der Uteri liegen, ist hier nichts zu bemerken. Lateral von den Mündungen der Urogenitalorgane finden sich auch hier 2 Längsfalten. Sie nähern sich nach vorn zu immer mehr, um direkt vor der Harnblasenmündung miteinander zu verwachsen. Durch diese Verwachsung wird vor der Harnblasenmündung eine kleine Tasche gebildet.

In dem Schildkrötenkatalog von BOULENGER (1889) wird es als zweifelhaft hingestellt, ob *Emyda vittata* eine eigne Art sei.<sup>1)</sup> Er hält sie vielmehr für eine *Emyda granosa* von einer andern Fundstelle (Ceylon). Nach meinen Befunden, besonders was die Mündungen der Urogenitalorgane und, wie ich später noch zeigen werde, die Verhältnisse der Clitoris angeht, glaube ich doch, daß wir es hier mit 2 verschiedenen, wenn auch vielleicht nahestehenden Arten zu tun haben. Eine endgültige Entscheidung muß ich mir jedoch vorbehalten, zumal da mir von beiden Arten nur je 1 Exemplar zur Verfügung stand. Außerdem war, nach der Ausbildung der Geschlechtsorgane zu urteilen, das Exemplar von *Emyda granosa* bedeutend älter als dasjenige von *E. vittata*.

*Testudinidae. Testudo graeca* L.

(Taf. 33, Fig. 15, 16.)

3 ♂♂, 3 ♀♀.

Enddarm und Cloake gehen ohne Grenze ineinander über, ein Ringwulst ist nicht vorhanden, auch der Umfang des Enddarms ist derselbe wie der der Cloake. Die Wand der letztern weist schwache Längsfalten auf, eine geringe Pigmentierung findet sich nur im

---

1) BOULENGER, p. 270.



letzten Viertel. Auf der ventralen Fläche befindet sich in der Mediane als eine spaltförmige Öffnung die Mündung des Sinus urogenitalis. Verlängert man diese Öffnung nach vorn zu, indem man die ventrale Fläche des Rectums und die dorsale des Blasenhalshalses, das Septum urorectale (v. MÜLLER), durchschneidet, so sieht man die Mündung der Harnblase in den Sinus. Lateral und etwas hinter derselben liegen, tief in einer Hautfalte versteckt, die Urogenitalpapillen. Sie bestehen hier jederseits nur aus einer ganz kleinen Erhebung. An der Spitze derselben, sie durchbohrend, mündet das Vas deferens, der Ureter medial davon an der Basis. Vas deferens und Ureter laufen in der Cloakenwand so eng nebeneinander, daß sie präparatorisch kaum zu trennen sind. Die Wand des Sinus urogenitalis weist starke Längsfalten auf, besonders an der Einmündung in die Cloake treten auf der ventralen Fläche 2 stärker hervor. Zwischen diesen beiden Längsfalten, nahe an ihrem hintern Ende, entspringt die Samenrinne und verläuft bis zur Spitze des Penis. Die Cloake eines weiblichen Tiers ist genau so gebaut wie die des eben beschriebenen Männchens. Die Mündung des Sinus urogenitalis ist vielleicht etwas größer als beim Männchen, ebenso treten die Urogenitalpapillen stärker hervor. Pigmentierung fehlt vollständig.

*Testudinidae. Testudo calcarata* SCHN. a.

(Taf. 33, Fig. 14.)

1 ♂, 1 ♀ (1 ♂, 2 ♀♀ juv.).

Das Ende des Rectums und der Anfang der Cloake sind dadurch gekennzeichnet, daß die starken Längsfalten des erstern sich plötzlich in wesentlich schwächere verzüngen. Was die Weite betrifft, so ist zwischen Rectum und Cloake kein Unterschied. Hinter obiger Grenzstelle beginnt auf der ventralen Fläche die Spaltöffnung des Sinus urogenitalis, beiderseits ist sie von 2 sehr starken Längswülsten eingefast. Diese verzüngen sich nach hinten zu und begleiten die Samenrinne bis zu ihrem Ende auf der Penisspitze. Die Verhältnisse des Sinus urogenitalis sind dieselben wie bei *Testudo graeca*.

Für die weibliche Cloake gilt dasselbe, was für die männliche gesagt wurde, mit der Hinzufügung, daß auch hier die Mündung des Sinus urogenitalis viel größer ist. Die sie begleitenden Längswülste sind bedeutend stärker ausgebildet. In ihrem hintern Teil

zeigt die Cloake eine ventrale Aussackung, in welcher die Penis-  
spitze liegt.

*Testudinidae. Testudo calcarata* SCHN. b.

(Taf. 32, Fig. 12, 13.)

2 ♂♂, 4 ♀♀, 1 ♀ juv.

Die Trennung von Rectum und Cloake ist nicht so deutlich wie bei der vorigen Form. Wesentliche Unterschiede finden sich beim Sinus urogenitalis. Die Längsfalten, welche ihn bilden, sind kurz vor der Stelle, wo sie sich verjüngen, mit den Seitenwänden der Cloake verwachsen. Außerdem sind sie an dieser Verwachsungsstelle dorsal ausgezogen und ragen als breite Hautlappen in die Cloake. Durch diese Verwachsung und durch die Lappenbildung entstehen zu beiden Seiten der Samenrinne 2 Taschen. Auch die bei *Testudo graeca* im Sinus urogenitalis erwähnten Längsfalten sind miteinander verwachsen. Sie bilden dadurch eine Tasche ventral unter der Mündung des Sinus urogenitalis in die Cloake. In dieser Tasche nimmt die Samenrinne ihren Anfang. Bei einem Weibchen sind die Verhältnisse fast genau so, nur treten die durch die Längsfalten gebildeten Lappen nicht so stark hervor.

*Chelydidae. Chelodina longicollis* (SHAW).

(Taf. 33, Fig. 17.)

2 ♂♂.

Der Enddarm geht ohne deutliche Grenze in die Cloake über. Letztere ist verhältnismäßig eng, bis etwas hinter der Mündung des Sinus urogenitalis. Hier erweitert sie sich plötzlich. An dieser Erweiterungsstelle münden auf beiden Seiten die Analblasen ein. Die Wandung der Cloake zeigt schwache Längsfalten, die letzte Hälfte ist stark pigmentiert. In der Mediane erstreckt sich die Pigmentierung nach vorn bis zur Mündung des Sinus urogenitalis. Öffnet man den Sinus urogenitalis, so sieht man, daß er sehr eng ist. Von Urogenitalpapillen kann man kaum reden. Eine ganz kleine Erhebung zeigt die Stelle an, wo das Vas deferens mündet. Die Uretermündung liegt etwas davor. Medial von den Mündungsstellen der Urogenitalpapillen beginnt die Samenrinne.

*Testudinidae. Nicoria trijuga* (SCHWEIGG.).

(Taf. 32, Fig. 11.)

2 ♂♂.

Cloake und Enddarm sind nicht voneinander getrennt. Die Falten des Enddarms gehen auf die Cloakenwand über, verschwinden aber nach hinten zu allmählich. Pigmentiert ist nur das letzte Drittel der Cloake. Auf der dorsalen Wand liegt in der Mitte die Mündung des Sinus urogenitalis. Die Falten, welche ihn bilden, treten hier nicht stark hervor, nach hinten zu begleiten sie eine Strecke weit die Samenrinne. Die Urogenitalpapillen sind nicht groß, das Vas deferens mündet an ihrer Spitze, der Ureter davor. Lateral von der Mündung des Sinus urogenitalis liegen die Mündungen der beiden Analblasen.

*Pelomedusidae. Sternotherus derbianus* (GRAY).

(Taf. 33, Fig. 20.)

1 ♀.

Cloake und Rectum sind stark gefaltet, eine deutliche Grenze zwischen beiden ist nicht vorhanden. Die den Sinus urogenitalis bildenden Längsfalten sind besonders stark ausgebildet und haben das Aussehen eines ovalen Kissens, welches der ventralen Cloakenwand aufliegt. Nach hinten zu verjüngen sie sich rasch, um bald in der Cloakenwand ganz zu verschwinden. An ihrem hintern Ende legen sich zu beiden Seiten 2 neue, ziemlich stark hervortretende Längsfalten an. Sie verlaufen nach hinten zu bis zur Clitoris, von hier ab nehmen sie an Stärke ab, sind aber noch fast bis an die Analöffnung zu verfolgen. Von der Mündung des Sinus urogenitalis ab bis etwas hinter die Clitoris ist die Cloakenwand schwach pigmentiert. In der dorsalen Wand befindet sich gegenüber der Mündung des Sinus urogenitalis, da wo die Pigmentierung beginnt, eine kleine, 2 mm tiefe Tasche. Der Sinus urogenitalis ist schwach längsgefaltet. Die Urogenitalpapillen haben die Gestalt stumpfer Höcker mit breiter Basis. Die Uteri durchbohren dieselben und münden an ihrer Spitze aus. Die Mündungen der Ureteren liegen medial an der Basis der Papillen.

*Chelonidae. Thalassochelys caretta* (L.).

(Taf. 33, Fig. 21, 22.)

1 ♂, 1 ♀.

Eine Grenze zwischen Enddarm und Cloake ist nicht vorhanden. Die Wand des Enddarms zeigt sehr starke Längsfalten, die ohne Grenze auf die Cloakenwand übergehen. In den mittlern Teilen der Cloake sind die Längsfalten weniger stark, gegen Ende zu jedoch nehmen sie an Stärke wieder sehr zu. Die ganze Cloakenwand und auch ein Teil der Wand des Enddarms ist mehr oder weniger stark schwarz pigmentiert. Ein Sinus urogenitalis ist vorhanden. Die Falten, welche ihn bilden, treten bei der starken Fältelung, welche Enddarm und Cloake aufweisen, nicht allzu stark hervor. Die Wand des Sinus urogenitalis zeigt keine Falten, jedoch ist sie ebenfalls teilweise schwarz pigmentiert. Die Urogenitalpapillen sind recht groß und zipfelförmig gestaltet. Vas deferens und Ureter münden an ihrer Spitze nebeneinander.

Die Cloake eines weiblichen Tiers zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse. Die Urogenitalpapillen sind bedeutend größer, vorn, nach der Basis zu, münden die Uteri, die Ureteren etwas weiter nach hinten zu in der Nähe der Spitze.

*Testudinidae. Damonia reevesii* (GRAY).

(Taf. 33, Fig. 24.)

2 ♀♀.

Zwischen Rectum und Cloake ist keine deutliche Grenze vorhanden, unvermittelt geht ersteres in letztere über. Die Cloakenwand zeigt feine Längsfältelung, pigmentiert ist nur das letzte Drittel. Die Längsfalten, welche den Sinus urogenitalis bilden, treten stark hervor. Sie verlaufen nach hinten, sich allmählich verjüngend, bis zur Clitoris. Diese liegt in einer kleinen Aussackung der Cloakenwand. Nach Öffnung des Sinus urogenitalis sieht man die Papillen als kleine, runde Höcker lateral und etwas hinter der Mündung der Harnblase liegen. An ihrer Spitze münden die Uteri, die Ureteren vorn an ihrer Basis. Gegenüber der Mündung des Sinus urogenitalis, in der dorsalen Cloakenwand, münden dicht nebeneinander die Analblasen.

*Testudinidae. Malacoclemmys terrapen* (SCHOEPPF).

1 ♀.

Rectum und Cloake sind nicht voneinander abgegrenzt. Die Längsfalten des erstern gehen auf die Wand der Cloake über, um zu beiden Seiten der Mündung des Sinus urogenitalis zu verschwinden. Das letzte Drittel der Cloake ist stark schwarz pigmentiert. Die den Sinus urogenitalis bildenden Längsfalten sind ziemlich stark ausgebildet. Nach hinten zu verjüngen sie sich allmählich, doch kann man sie bis zur Clitoris verfolgen. Diese liegt in einer ziemlich großen Aussackung der Cloake. Öffnet man den Sinus urogenitalis, so sieht man auf seiner ventralen Wand 2 Längsfalten, welche zu beiden Seiten der Harnblasenmündung entspringen. Sie verlaufen bis zur Mündung des Sinus in die Cloake. Lateral von diesen Falten liegen die Urogenitalpapillen, 2 kleine stumpfe Kegel. An ihrer Spitze münden die Uteri, die Ureteren davor an ihrer Basis in einer Hautfalte. Zu beiden Seiten des Sinus urogenitalis münden die Analblasen.

*Cinosternidae. Cinosternum odoratum* (DAUD.).

(Taf. 33, Fig. 25.)

1 ♀.

Von einer deutlichen Grenze zwischen Rectum und Cloake kann man nicht reden. Das Rectum ist sehr eng und weist ziemlich starke Längsfalten auf, diese gehen auf die Cloakenwand über, verschwinden aber dort allmählich. In den vordern Teilen erweitert sich die Cloake nur sehr wenig. Eine starke Vergrößerung des Lumens tritt erst da ein, wo der Sinus urogenitalis in sie einmündet. Nur wenige Längsfalten treten von dieser Stelle ab in der Cloakenwand auf, pigmentiert ist sie nur an der Stelle einer kleinen Aussackung, in welcher die Clitoris liegt. Die Falten, welche den Sinus urogenitalis bilden, sind sehr stark ausgebildet. Das Lumen des Sinus urogenitalis ist sehr groß zu nennen im Verhältnis zu dem des vordern Cloakenabschnitts. Seine Wand weist ziemlich starke Längsfalten auf, die an der Mündungsstelle der Harnblase ihren Ursprung haben. Die Uteri münden zu beiden Seiten der Harnblasenmündung, die Urogenitalpapillen sind nur sehr schwach ausgebildet.

*Chelydrae. Chelydra serpentina* (L.).

(Taf. 32, Fig. 10.)

1 ♀.

Das im Verhältnis zur Cloake enge Rectum geht ohne bestimmte Grenze in diese über. Seine Wand zeigt schwache Längsfaltung, die sich in der Cloakenwand bald verliert. Die 2 Längsfalten, welche den Sinus urogenitalis bilden, treten stark hervor und haben, wie bei *Sternotherus derbianus*, das Aussehen eines ovalen Kissens. Nach hinten zu verjüngen sie sich und verschwinden bald ganz. Von der Stelle an, wo sie sich verjüngen, sind sie stark schwarz pigmentiert. Auch die Cloakenwand zeigt von hier aus eine sich keilförmig nach hinten zu verbreiternde Pigmentierung. Etwas vor der Stelle, wo die eben erwähnte Verjüngung der Längsfalten sich befindet, besitzt die Cloakenwand einen ziemlich starken, deutlich hervortretenden Ringwulst. In der dorsalen Wand befindet sich unter diesem Wulst eine Tasche, welche nach beiden Seiten zu in 2 Zipfel ausgeht. Die Zipfel liegen an der Stelle, wo man bei andern Tieren die Analblasen findet. Was den Sinus urogenitalis betrifft, so zeigt er wenig Fältelung. Die Mündungen der Uteri liegen auf großen, oben vollständig flachen Papillen, die Ureteren münden vor den Papillen in einer Hautfalte.

*Testudinidae. Testudo elegans* SCHOEFFE.

(Taf. 33, Fig. 23.)

1 ♀.

Die Grenze zwischen Rectum und Cloake ist durch eine Einschnürung, ein plötzliches Enger- und wieder Weiterwerden des Lumens, gekennzeichnet. Die Längsfalten des Enddarms gehen nur teilweise über diese Einschnürung hinaus, und auch diese wenigen verlieren sich bald, sodaß die Wand der Cloake grobenteils faltenlos ist. Pigmentierung findet sich nicht. Auf der ventralen Fläche liegt die Mündung des Sinus urogenitalis. Die Falten, welche ihn bilden, sind vorn sehr stark, sodaß sie seine Öffnung muschelartig umgeben. Nach hinten zu verlaufen die Falten bis über die Clitoris hinaus. Wo diese liegt, beginnen lateral von den eben besprochenen Falten 2 neue Hautwülste, welche ebenfalls eine Strecke weit nach hinten verlaufen. Die Wand des geöffneten Sinus urogenitalis zeigt schwache Längsfalten. Sein Lumen ist bedeutend weiter als

das des sehr engen Blasenhalses. Der Sinus urogenitalis ist recht lang. Die Urogenitalpapillen liegen im vordersten Teil, zu beiden Seiten der Harnblasenmündung. Die Mündungen der Uteri liegen auf der Papille, diejenigen der Ureteren etwas davor und nach der Mediane zu.

*Testudinidae. Testudo tabulata* WALB.

1 ♂.

Eine Grenze zwischen Enddarm und Cloake ist dadurch vorhanden, daß die starken Längsfalten des erstern plötzlich aufhören; die Wand der Cloake zeigt nur unbedeutende Längsfalten. Eine schwache Einschnürung läßt sich an dieser Grenzstelle beobachten. Schwarz pigmentiert ist nur der freie Teil des Penis. Die Falten, welche den Sinus urogenitalis bilden, sind nicht sehr stark ausgebildet, sie begleiten die Samenrinne ein Stück nach hinten zu. Der Sinus urogenitalis ist sehr kurz. Die Urogenitalpapillen sind hier schmale, faltenartige Erhebungen, welche je in einer Nische, zu beiden Seiten der Mündung der Harnblase, versteckt liegen. Die Vasa deferentia münden an ihrer Spitze, die Ureteren davor an ihrer Basis.

*Testudinidae. Chrysemys concinna* (LECONTE).

(Taf. 33, Fig. 18.)

1 ♂, 1 ♀.

Eine deutliche Grenze ist zwischen Enddarm und Cloake vorhanden. Einerseits ist das Rectum sehr eng, die Cloake dagegen sehr weit, diese Erweiterung tritt nicht allmählich, sondern plötzlich ein; andererseits ist aber auch eine Ringfalte vorhanden, welche das Rectum von der Cloake trennt. Die Wandung der Cloake weist zahlreiche schwache Längsfalten auf, das letzte Drittel ist stark schwarz pigmentiert. In ihrem hintersten Teil zeigt die Cloake eine ventrale Aussackung, in welcher die Penisspitze liegt. Die Hautfalten, welche den Sinus urogenitalis bilden, verlaufen nach hinten zu, die Samenrinne begleitend, bis zur Glans penis. Öffnet man den Sinus urogenitalis, so sieht man die starken Längsfalten des sehr engen Blasenhalses teilweise auf die Wand des Sinus urogenitalis übergehen. Keine dieser Falten reicht aber bis zur Mündung des Sinus urogenitalis in die Cloake. Die Urogenitalpapillen liegen lateral etwas hinter der Mündung der Blase in den Sinus. Es sind kleine, wurmförmige Fortsätze. Die Vasa deferentia durchbohren

die Papillen und münden an deren Spitze aus, die Ureteren münden vorn an ihrer Basis. Lateral von der Mündung des Sinus urogenitalis münden die beiden Analblasen.

Die Cloake eines Weibchens zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse. Die Aussackung der ventralen Wand ist entsprechend der kleinern Clitoris auch kleiner. Der Sinus urogenitalis ist bedeutend größer, was durch seine Funktion, die großen Eier aufzunehmen, bedingt ist. Die Urogenitalpapillen sind sehr groß und werden von einer hohen Ringfalte umgeben. Die Pigmentierung beschränkt sich auf das letzte Drittel. Kurz vor der Ausmündung der Cloake bleibt ein 6 mm breites Band unpigmentiert.

*Testudinidae. Chrysemys reticulata* (DAUD.).

(Taf. 33, Fig. 19, 26.)

1 ♀.

Die einzige Abweichung von der vorigen Art besteht darin, daß die Urogenitalpapillen hinter der Uterusmündung zu einem langen wurmförmigen Zipfel ausgezogen sind. Die Pigmentierung der Cloakenwand beginnt schon in der letzten Hälfte, kurz vor der Cloakenmündung hört sie auch bei dieser Art auf. Es fehlt aber hier ein 1 mm breiter Pigmentring, welcher bei der vorigen Art direkt an der Mündung der Cloake noch vorhanden ist.

*Testudinidae. Clemmys guttata* (SCHN.).

1 ♀.

Der enge Enddarm geht plötzlich in die viel weitere Cloake über, gleichzeitig ist ein Ringwulst vorhanden, welcher die Trennung noch besonders hervorhebt. Die Wand der Cloake zeigt viele Längsfalten. Die Pigmentierung ist über die ganze Cloake verbreitet, wenn auch nicht überall in gleicher Stärke. Die den Sinus urogenitalis bildenden Längsfalten sind nicht sehr stark ausgebildet, sie lassen sich nach hinten zu bis zur Clitoris verfolgen. Die Urogenitalpapillen bestehen aus großen, zipfelförmig ausgezogenen Wülsten, die von einer tiefen Ringfalte umgeben sind. Die leicht sichtbaren Mündungen der Uteri befinden sich nicht direkt auf der Spitze der Zipfel, sondern etwas unterhalb derselben. Auf der Spitze selbst ist ein schwarzer Pigmentfleck. Die Ureteren münden vorn an der Basis der Papillen in einer Hautfalte. Die Analblasen münden zu beiden Seiten des Sinus urogenitalis.



*Testudinidae. Cistudo carolina* (L.).

1 ♂.

Eine deutliche Grenze zwischen Rectum und Cloake ist dadurch gegeben, daß die sehr starken Längsfalten des erstern plötzlich aufhören und die viel feineren der Cloakenwand beginnen. Bei keiner andern der von mir untersuchten Arten tritt dieser Übergang so plötzlich und unvermittelt ein. Die den Sinus urogenitalis bildenden Längsfalten verlaufen nach hinten zu bis zur Clitoris. Diese liegt in einer tiefen Aussackung der Cloakenwand, umgeben von 2 starken Wülsten. Nur sie und der Teil der Wand, welcher an der Aussackung beteiligt ist, zeigen starke Pigmentierung. Die Urogenitalpapillen bestehen aus 2 kleinen Zipfeln. Die Vasa deferentia durchbohren sie und münden an ihrer Spitze, die Ureteren etwas davor in einer Hautfalte. Zu beiden Seiten der Mündung des Sinus urogenitalis liegen die Mündungen der Analblasen.

*Testudinidae. Emys orbicularis* (L.).

2 ♂♂, 2 ♀♀ (juv.).

Erwachsene Tiere dieser Art standen mir leider nicht zur Verfügung. Bei jungen Tieren, welche ich untersuchte, ging das Rectum allmählich ohne Grenze in die Cloake über. Beide weisen starke Längsfalten auf, unter denen besonders die, welche den Sinus urogenitalis bilden, stärker hervortreten (Textfig. Ba, b, c). Querschnitte

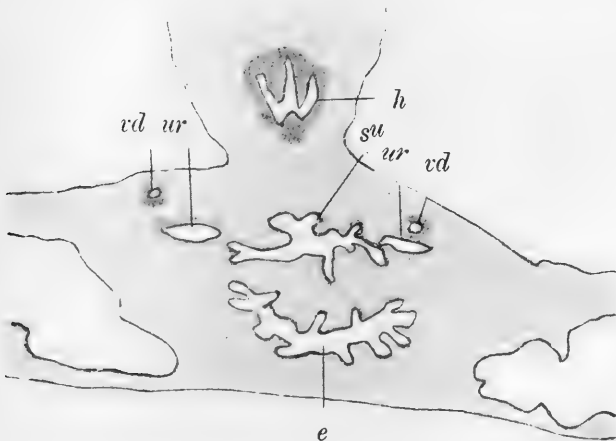


Fig. Ba.



Fig. Bb.

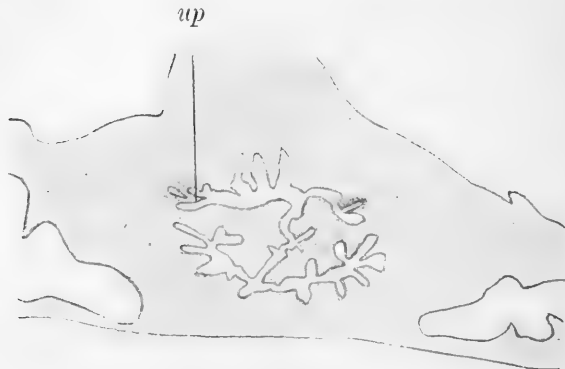


Fig. Bc.

Fig. Ba—Bc.

*Emys orbicularis*. ♂ juv.

Querschnitte durch die uneröffnete Cloake, um die Einmündung der Harnblase und der Urogenitalorgane in den Sinus urogenitalis zu zeigen.

*h* Hals der Harnblase. *su* Sinus urogenitalis. *up* Urogenitalpapille. *ur* Ureter. *vd* Vas deferens.

durch eine unverletzte Cloake zeigen, daß der Sinus urogenitalis noch nicht ganz ausgebildet ist. Die Verwachsung der Längsfalten reicht nur bis zu der Stelle, wo die Ureteren münden. Die Samenleiter münden auf einer Papille in die Cloake, d. h. an dieser Stelle sind die Längsfalten noch nicht miteinander verwachsen. Die Wand des Sinus urogenitalis zeigt auch einige Längsfalten. In der Epithelbekleidung des Sinus urogenitalis und des Rectums besteht ein Unter-

schied in der Art, daß bei ersterm hohe, schlanke Cylinderzellen vorhanden sind, während sie bei letzterm nur etwa die halbe Höhe erreichen. Wo der Sinus urogenitalis in die Cloake mündet, gleichen sich diese Unterschiede allmählich aus. Die Mündungen der Analblasen liegen zu beiden Seiten der Mündung des Sinus urogenitalis.

*Chelonidae. Chelone imbricata* (L.).

1 ♀ juv.

Auch von dieser Art hatte ich nur 1 junges Exemplar. Eine Grenze zwischen Rectum und Cloake fand ich nicht. Die Wand des Rectums hat viele Längsfalten, doch verlieren sie sich in der Cloake allmählich. Der Sinus urogenitalis ist auch hier noch nicht ausgebildet (Textfig. Ca, b, c). Uterus und Ureter münden in die Cloake, und zwar der Ureter hinter dem Uterus. Beide Kanäle durchbohren die Urogenitalpapille und münden an ihrer Spitze hintereinander aus.

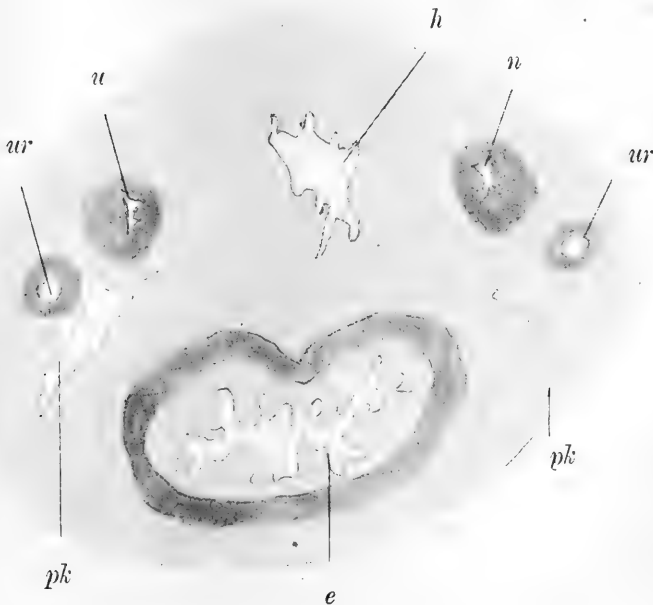


Fig. C a.

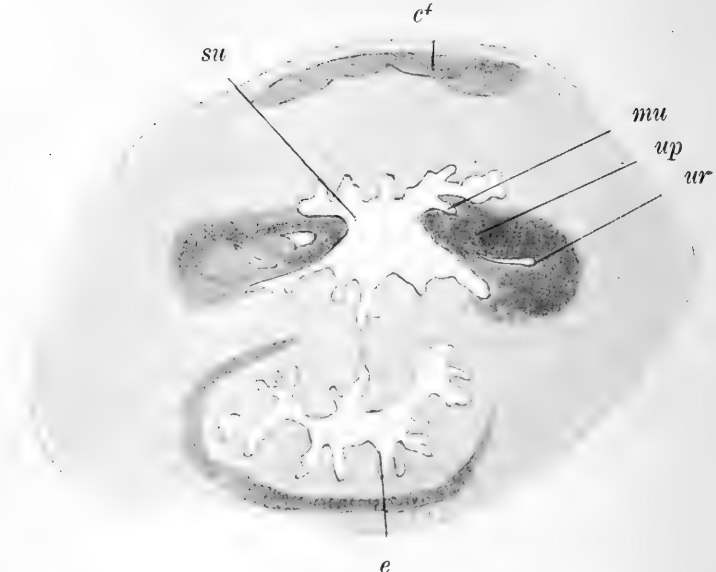


Fig. Cb.

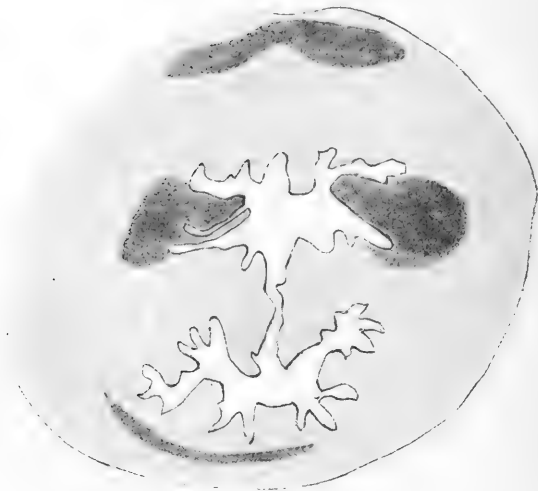


Fig. Cc.

Fig. Ca—Cc. *Chelone imbricata*. ♀.

Querschnitte durch die uneröffnete Cloake, um die Einmündung der Harnblase und der Urogenitalorgane in den Sinus urogenitalis zu zeigen.

cf Corpus fibrosum. e Enddarm. h Hals der Harnblase. mu Mündung des Uterus. pk Peritonealkanal. su Sinus urogenitalis. u Uterus. up Urogenitalpapille. ur Ureter.

Nach diesen Befunden erweist sich die Cloake als ein schlauchartiges Gebilde. An seinem vordern Ende münden dorsal das Rectum, ventral die Harn- und Geschlechtsorgane, meist durch einen Sinus urogenitalis. Das hintere Ende kommuniziert durch einen ovalen Querspalt mit der Außenwelt. Im allgemeinen läßt sich eine Erweiterung der Cloake nach hinten zu feststellen. In der ventralen Wand liegt die Mündung des Sinus urogenitalis, dahinter der Penis bzw. die Clitoris.

GADOW (1887) teilt die Cloake der Amnioten in 3 Abschnitte ein, Coprodäum, Urodäum und Proctodäum. Auf die Schildkröten läßt sich diese Einteilung nicht vollständig anwenden. Eine deutliche Grenze zwischen Rectum und Cloake (Coprodäum und Urodäum) ist nämlich nicht immer vorhanden. Nur in wenigen Fällen (*Trionyx*, *Chrysemys*, *Clemmys*) findet sich ein Ringwulst, welcher die Grenze bezeichet. In der Mehrzahl der Fälle erweitert sich das engere Rectum ganz allmählich zur weitem Cloake, bei vielen Tieren (den meisten *Testudo*-Arten) ist sogar das Rectum schon ebensoweit wie die Cloake. Manchmal (*Testudo calcarata*, *Cistudo carolina*) läßt sich die Grenze dadurch einigermaßen bestimmen, daß die starken Längsfalten des Rectums sich plötzlich zu den viel schwächern der Cloake verjüngen. Aber auch dieser Übergang findet meist nur ganz allmählich statt. Wenn GADOW (1887, p. 21) also schreibt: „The rectum is separated from the cloaca by a very distinct circular inner sphincter“, so trifft diese Behauptung nur für sehr wenige Arten zu. Gerade bei den von GADOW untersuchten Arten konnte ich von diesem Ringwulst, der nach seiner Abbildung deutlich in die Cloake hervorragt, nichts finden. Auch v. MÖLLER (1899), der erwachsene Tiere von *Emys orbicularis* untersuchte, gibt in seinen Abbildungen keine Andeutungen eines solchen Ringwulsts. Ich möchte jedoch an dieser Stelle gleich bemerken, daß ich seine Abbildungen nicht für ganz der Natur entsprechend halte. Ein so plötzlicher Übergang von dem engen Rectum in die viel weitere Cloake, wie ihn v. MÖLLER z. B. abbildet, ist wohl nicht gut möglich. Bei den von mir untersuchten jungen Tieren sind erstens die Unterschiede bei weitem nicht so bedeutend, zweitens ist aber auch der Übergang ein ganz allmählicher.

Bei GEGENBAUR (1901) findet sich die Abbildung einer Cloake von *Testudo graeca*. Auch hier ist ein deutlicher Ringwulst abgebildet. Mir standen 6 Exemplare genannter Art zur Verfügung, bei keinem aber fand ich eine derart deutliche Grenze. Der bei *Chelydra serpentina* und *Testudo calcarata* oben beschriebene Ringwulst

dürfte wohl nicht als eine Trennung zwischen Coprodäum und Urodäum aufgefaßt werden, denn die Mündung des Sinus urogenitalis liegt in beiden Fällen vor dem Wulst. Bei *Chelydra serpentina* halte ich ihn eher für die rudimentäre Anlage von Analblasen.

Wenn hierdurch gezeigt wurde, daß die Trennung von Coprodäum und Urodäum nur in wenigen Fällen praktisch aufrecht zu erhalten ist, so ist dies noch in erhöhtem Maße der Fall zwischen Urodäum und Proctodäum. Hier ist eine Trennung bei den Schildkröten wohl kaum durchführbar. Das Proctodäum ist in allen Fällen so unwesentlich im Verhältnis zum Urodäum, daß man von einem besondern Cloakenraum kaum sprechen kann. Eine Verhornung der obersten Epithelschicht ist höchstens 3—4 mm weit in die Cloake zu verfolgen. Die von GADOW abgebildeten Ringfalten, welche die Grenze zwischen Urodäum und Proctodäum bilden sollen, konnte ich nirgends finden. Aus alledem geht also hervor, daß die von GADOW angegebene Trennung der Cloake in einzelne Abschnitte bei den Schildkröten wohl angedeutet, aber nicht vollkommen durchgeführt ist.

Ein Sinus urogenitalis ist, mit Ausnahme der Trionychiden, bei allen von mir untersuchten Arten vorhanden. Den Sinus urogenitalis einfach als eine Verlängerung des Blasenhalses zu betrachten, halte ich nicht für richtig. Ich sehe ihn vielmehr als einen eigenen Hohlraum an, in welchen die Harnblase, die Ureteren und die Geschlechtswege einmünden. Entstanden ist der Sinus urogenitalis durch Verwachsung von 2 Längsfalten, welche lateral von den Urogenitalpapillen entstehen (v. MÖLLER nennt diese Verwachsungsstelle Septum urorectale). Öffnet man nämlich den Sinus urogenitalis auf die oben schon erwähnte Art, so kann man kaum den relativ weiten Hohlraum als einfache Verlängerung des in allen Fällen sehr engen Blasenhalses betrachten. Mit viel größerem Recht kann man von einer Einmündung der Harnblase in den Sinus urogenitalis sprechen, besonders da auch die zahlreichen Längsfalten in der Wand des Blasenhalses nicht auf die Wand des Sinus urogenitalis übergehen. Einen weiteren Beweis für obige Ansicht bieten auch die Querschnitte durch die Cloake einer jungen *Emys orbicularis* (Fig. A a, b, c). Hier sieht man den Sinus urogenitalis schon vor der Einmündung der Harnblase als Hohlraum unter dem Rectum liegen.

Die vollständige Verwachsung der Längsfalten, durch welche der Sinus urogenitalis gebildet wird, geschieht erst in postembryonaler Zeit. Bei den eben erwähnten Querschnitten von *Emys orbicularis* sind die Längsfalten noch nicht so weit miteinander ver-

wachsen, daß man schon von einem vollständig ausgebildeten Sinus urogenitalis sprechen kann. Wie ich schon oben beschrieben habe, ist die Verwachsung erst bis zur Mündung der Ureteren fortgeschritten, die Samengänge münden noch direkt in die Cloake. Auch bei der von mir untersuchten *Chelonia imbricata* ist die Verwachsung noch nicht beendet, hier münden sogar Uteri und Ureteren noch in die Cloake. Bei beiden Arten ist im ausgewachsenen Zustand ein vollständig ausgebildeter Sinus urogenitalis beschrieben.

Betrachtet man die Entstehung des Sinus urogenitalis unter diesen Gesichtspunkten, so kann man auch bei den Trionychiden eine Anlage davon nachweisen. Man könnte die Verhältnisse bei ihnen vielleicht sogar als Stütze für obige Ansicht benutzen. Bei der Beschreibung von *Trionyx* und *Emyda* erwähnte ich lateral von den Urogenitalpapillen 2 Längsfalten. Ich betrachte sie als erste Anlagen eines Sinus urogenitalis. Auf Querschnitten durch eine uneröffnete Cloake von *Trionyx spinifer* (Fig. A a, b) nähern sich die freien Ränder dieser Falten derart, daß sie, wenn verwachsen, die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane von der Cloake abtrennen würden, so wie es bei einem ausgebildeten Sinus urogenitalis der Fall ist. Die bei *Emyda granosa* erwähnte Tasche, etwas vor der Mündung der Harnblase, ist vielleicht auf beginnende Verwachsung der beiden Längsfalten zurückzuführen.

Die Längsfalten, welche bei den übrigen Arten den Sinus urogenitalis bilden, sind sehr verschieden stark ausgebildet. In den meisten Fällen verlaufen sie, sich allmählich verjüngend, zu beiden Seiten der Samenrinne bis zur Penisspitze. Durch diese Verlängerung der Längsfalten wird ein Heraustreten von Sperma aus der Samenrinne verhindert. In der geschlossenen Cloake legen sie sich nämlich über der Samenrinne so eng aneinander, daß diese von der Cloake fast vollständig abgeschlossen ist.

Die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane sind durch die Urogenitalpapillen angezeigt. Vas deferens resp. Uterus durchbohren jedesmal die Papille, während der Ureter in einer Hautfalte, meist an ihrer vordern Basis, ausmündet. Nur bei *Chelonia imbricata* und *Thalassochelys caretta* sind, wie ich oben angegeben habe, die Verhältnisse abweichend. Hier durchbohren Uterus resp. Vas deferens und Ureter die Papillen. Die Urogenitalpapillen selbst weisen bei den einzelnen Arten die mannigfaltigsten Variationen auf.

In der Literatur haben die Verhältnisse des Sinus urogenitalis die verschiedenste Darstellung gefunden. Schon PERRAULT (1732)

hat im wesentlichen richtig beobachtet. Während spätere Forscher die Einmündung der Harn- und Geschlechtswege in die Cloake verlegen, zeigt er, daß sie im Harnblasenhalse liegen. Er beschreibt hier „vier Wärzchen, wovon die zwei größten die äußersten Enden der zuführenden Samengefäße waren, die kleineren waren die Enden der beiden Harngänge“.<sup>1)</sup> Aus dem oben angeführten Zitat von SCHNEIDER (1783) geht hervor, daß auch er richtig beobachtete, wenigstens soweit er von männlichen Tieren spricht. Die Mündungen der Uteri liegen nach seinen Angaben in der Cloake. BLUMENBACH (1815) spricht wohl von den Harn- und Geschlechtswegen, macht aber keine Angaben über ihre Mündung. Sehr genau sind die Beobachtungen von BOJANUS (1819). In den Abbildungen und im Texte zeigt er an verschiedenen Stellen, daß die Harn- und Geschlechtsorgane nicht in die Cloake münden, sondern in den Harnblasenhals. In der Erklärung zu fig. 183 heißt es: „Vesica urinialis recipiens immo collo ureterem cum ducto deferente“<sup>2)</sup>. An einer andern Stelle zeigt er auch, daß das Vas deferens die Papillen durchbohrt. Es heißt hier mit Hinweis auf fig. 185: „Ubi extremus canalis deferens, papillulae instar, in vesicae collo eminent.“<sup>3)</sup> Nach TREVIRANUS (1827) öffnen sich die Samengänge in die Cloake, die Harnkanäle bei manchen Arten ebenfalls, bei andern in den Harnblasenhals. RATHKE (1848) beschreibt die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane als nebeneinander in der Cloake liegend. RATHKE hat nur Embryonen untersucht und somit richtig gesehen, denn wie ich oben gezeigt habe, ist bei ihnen der Sinus urogenitalis noch nicht vollständig ausgebildet. STANNIUS (1856) hat von einem Sinus urogenitalis nichts gesehen, nach ihm mündet das Vas deferens auf einer kleinen Papille neben dem Ureter in die Cloake. BUDGE (1873) ist der erste, welcher von einem Canalis urogenitalis spricht, in welchen die Harnblase einmündet. Eine genaue Beschreibung davon gibt er nicht. „Ureteren und Ductus deferens münden hinter der Cloakenöffnung der Blase“<sup>4)</sup>, heißt es bei *Testudo graeca*. Ob dies nun innerhalb oder außerhalb dieses Canalis urogenitalis ist, läßt sich aus seiner Darstellung nicht ersehen. Nach VAN WIJHE (1880) münden Vas deferens resp. Uterus auf einer Papille, die manchmal von einer

---

1) Aus einem Zitat bei SCHNEIDER (1783).

2) BOJANUS, p. 166.

3) Desgl., p. 167.

4) BUDGE, p. 36.



Hautfalte umgeben ist, in den Blasenhal. Die Mündungen der Ureteren liegen vor diesen Papillen. Die Arbeit von HOFFMANN (1890) ist, was den Abschnitt über den Sinus urogenitalis betrifft, größtenteils nur ein Auszug aus der oben erwähnten Abhandlung von BUDGE. Eigene Beobachtungen sind nur in geringer Anzahl angeführt, und ich möchte bezweifeln, daß sie stets mit der nötigen Genauigkeit ange stellt sind. Nach ihm münden z. B. bei vielen Schildkröten Harnleiter und Vas deferens an der Spitze einer kleinen Papille gemeinschaftlich in den Sinus urogenitalis. Ich konnte mit Ausnahme von *Chelonia imbricata* und *Thalassochelys caretta* bei keiner Art ein solches Verhalten feststellen. Über *Trionyx triunguis (aegyptiacus)* sagt er: Vas deferens und Harnleiter münden gemeinschaftlich mit einer spaltförmigen Öffnung in den Sinus urogenitalis und von einer Papille war nichts zu finden.<sup>1)</sup> Wie ich schon oben angegeben habe, sind 2 Urogenitalpapillen vorhanden, dagegen fehlt ein Sinus urogenitalis. PLATE (1897) beschreibt bei einer *Chelone mydas* eine Papille für die Mündung des Oviducts und eine kleinere für die des Ureters. GADOW (1887) gibt richtig an, daß die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane in einem Sinus urogenitalis liegen, dagegen erwähnt er nichts von hier vorhandenen Papillen. Er bespricht weiterhin die Verlängerung der den Sinus urogenitalis bildenden Längsfalten nach hinten zu und legt dieser Verlängerung besondere Bedeutung bei, indem dadurch „eine Trennung in eine ventrale, als Weg der Urogenitalproducte und als Lagerstätte des Penis dienende Portion, sowie in eine dorsale Fäcalpartion der Cloake in unvollständiger Weise ausgeführt ist.“<sup>2)</sup> Ich kann dieser Ansicht nur voll und ganz zustimmen; unter diesen Gesichtspunkten betrachtet bildet die Schildkrötencloake ein wichtiges Glied in der Entwicklungsreihe zu den Säugetieren. v. MÖLLER (1899) schildert eingehend die Cloake von *Emys lutaria [= orbicularis]*, mit besonderer Berücksichtigung des Sinus urogenitalis. Er zeigt, daß es „bei erwachsenen Tieren beiderlei Geschlechts zu einer vollständigen Trennung von Cloake und Sinus urogenitalis gekommen ist.“<sup>3)</sup> Bei jungen Tieren ist diese Trennung noch nicht ganz vollzogen, hier münden die Vasa deferentia noch in die Cloake. Sehr unglücklich gewählt ist die Darstellung der Cloakenquerschnitte. Es ist kaum möglich, sich an der Hand dieser Ab-

---

1) HOFFMANN, p. 266.

2) GADOW, p. 21.

3) In: Z. wiss. Zool., Vol. 65, p. 578.

bildungen ein klares Bild von den wahren Verhältnissen zu machen. GEGENBAUR (1901) beschreibt den Sinus urogenitalis als eine „stielartige Verbindungsstrecke der Harnblase mit der Cloake“. <sup>1)</sup> Die jüngste Arbeit über die Cloake der Schildkröten findet sich in der Abhandlung von FLEISCHMANN (1902). Sein Schüler HELLMUTH untersuchte Embryonen von *Emys lutaria* [= *orbicularis*]. An der Hand von Querschnitten beschreibt er in eingehendster Weise die Falten- und Taschenbildungen im Urodäum. Als „wichtigen Stilcharakter des Schildkrötenurodäums“ stellt er die bilaterale Symmetrie im Relief der urodäalen Schleimhaut auf. <sup>2)</sup> Der Hauptzweck seiner Arbeit scheint der zu sein, nachweisen zu wollen, daß die Verhältnisse bei den Schildkröten mit denen der übrigen Wirbeltiere in keinem engeren Zusammenhang stehen, daß die Schildkröten keine vermittelnde Stellung in der Entwicklungsreihe zu den Säugetieren einnehmen. Gerade das Gegenteil läßt sich aber aus der Arbeit ersehen, und HELLMUTH selbst kann sich wohl dieser Ansicht nicht ganz erwehren. Er will sie aber nicht aussprechen, sondern: „muß sich mit der Konstatierung dieser merkwürdigen Stilverwandtschaft zu höheren Gruppen bescheiden“. <sup>3)</sup>

### Penis.

Wie die Cloake, so hat auch der Penis bei den verschiedenen Schildkrötenarten das verschiedenartigste Aussehen. Ich möchte deshalb auch hier wieder zuerst die Befunde bei den einzelnen von mir untersuchten Arten zur Darstellung bringen.

#### *Trionychidae. Trionyx spinifer* LESUEUR.

(Taf. 32, Fig. 2, 3.)

3 ♂♂, 1 ♂ juv.

Der Penis liegt mit seiner vordern Hälfte in der ventralen Cloakenwand selbst, die hintere Hälfte ragt frei in die Cloakenwand vor. Während der in der Cloakenwand liegende Teil keine Spur von Pigmentierung aufweist, ist der freie Teil stark schwarz pigmentiert. Er teilt sich in 5 Zipfel, einen unpaaren in der Mitte, sowie je 2 paarige auf den Seiten. Auf der dorsalen Fläche des Penis verläuft die Samenrinne. Sie hat ihren Anfang etwas hinter

1) GEGENBAUR, Anatomie der Wirbeltiere, Vol. 2, p. 533.

2) FLEISCHMANN, p. 62.

3) Desgl., p. 77.

der Mündung der Urogenitalpapillen. Wie ich schon oben bei Besprechung der Cloaké erwähnt habe, sind hier eigentlich 2 Samenrinnen vorhanden, indem die sonst nur in der Einzahl auftretende Rinne hier durch eine mediane Leiste in 2 eng nebeneinander verlaufende getrennt ist. An der Stelle, wo der Penis sich verbreitert, um in die 5 Zipfel zu endigen, trennen sich die 2 Samenrinnen und versorgen jede je 2 Zipfel des Penis mit Sperma. Durch diese Anlage einer doppelten Rinne bleibt somit der Samen der beiden Hoden getrennt. Die rechten Zipfel des Penis erhalten nur Sperma aus dem rechten Hoden, die linken Zipfel entsprechend nur aus dem linken Hoden. Der Aufbau des Penis ist am besten auf Querschnitten zu verfolgen (Fig. D). Seine Hauptstütze bilden

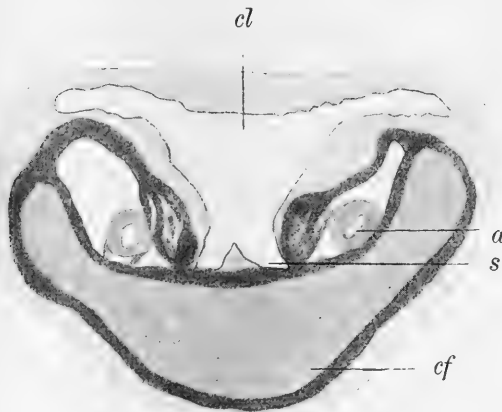


Fig. D.

*Trionyx spinifer.*

Querschnitt durch die Cloaké mit dem in der Cloakenwand liegenden Penis.

*a* Arterie. *cf* Corpus fibrosum. *cl* Cloaké. *s* Samenrinne.

die fibrösen Körper. Sie beginnen am vordern Ende des Penis in paariger Anlage, nach hinten zu nähern sie sich immer mehr, um schließlich etwa in der Mitte des Penis miteinander zu verwachsen. Von hier ab kann man dann von einer fibrösen Platte sprechen, ihre seitlichen Ränder sind aufgebogen. Die Platte verläuft, sich allmählich verjüngend, bis in die Spitze des mittleren unpaaren Peniszipfels. Was den Bau der fibrösen Platte angeht, so haben wir in der äußeren Zone ein dichtes Geflecht von fibrösen Strängen. Nach innen zu ist das Gefüge lockerer. Zwischen den nach allen Richtungen verlaufenden Strängen finden sich hier zahl-

reiche kleine Hohlräume, in welchen ich vereinzelt Blutkörperchen fand. Cavernöses Gewebe findet sich am vordern Ende des Penis. Es ist reich von Blutgefäßen durchzogen. In den mittlern Teilen des Penis fehlt es, erst am hintern Ende tritt es wieder sehr stark auf, indem es fast allein die Glans penis bildet. Das cavernöse Gewebe am vordern Ende ist mit dem des hintersten Teils durch einen, zu beiden Seiten der Samenrinne, unter der Schleimhaut verlaufenden venösen Hohlraum verbunden. Stets fanden sich zahlreiche Blutkörperchen in demselben. Seiner Wand innen anliegend zieht die Arteria penis nach hinten. Wo das cavernöse Gewebe auftritt, teilt sie sich in zahlreiche kleine Zweige, und diese öffnen sich in die hier in großer Menge vorhandenen venösen Hohlräume. Bei einem sehr jungen Exemplar dieser Art waren die Verhältnisse des Penis schon genau dieselben.

*Trionychidae. Trionyx triunguis* (FORSK.).

(Taf. 32, Fig. 1.)

1 ♂.

Gestalt und Aufbau des Penis sind genau dieselben wie bei *Trionyx spinifer*. Alle dort beschriebenen Merkmale sind auch hier vorhanden. Der Penis des von mir untersuchten Tiers war ungemain groß. In ausgebreitetem Zustand erreichte das freie Ende beinahe die Größe einer Kinderhand. Ich lasse hier des Interesses halber einige Maße folgen. Die ganze Länge betrug 29 cm, die des freien Endes 13 cm. In der Mitte des freien Endes betrug die Breite 8,5 cm. Die beiden äußersten freien Enden waren 13 cm voneinander entfernt.

*Trionychidae. Trionyx hurum* GRAY.

(Taf. 32, Fig. 7, 8.)

1 ♂ juv.

Während bei *Trionyx spinifer* alle 5 Zipfel des Penis nach hinten gerichtet sind, finden sich bei diesem Exemplar die 2 äußersten Zipfel nach vorn gerichtet. Im übrigen stimmt der Penis genau mit dem von *Trionyx spinifer* juv. überein.

*Testudinidae. Nicoria trijuga* (SCHWEIGG.).

(Taf. 32, Fig. 11.)

2 ♂♂.

Der Penis hat im Verhältnis zum Körperrumfang des Tiers eine bedeutende Größe. Besonders sein freies Ende ist stark ausgebildet. Es hat, von oben gesehen, die Form eines Dreiecks, dessen Spitze etwas ventral abwärts gebogen ist. In seinem ganzen Umfang ist es stark schwarz pigmentiert. Die Samenrinne, welche kurz hinter der Einmündung der Urogenitalorgane in den Sinus urogenitalis beginnt, geht nicht bis zur Spitze des Penis, sondern endet etwa in der Mitte der dorsalen Fläche des freien Endes vor einem halbkreisförmigen, nach vorn offenen Wulst. Um diesen erhebt sich ein zweiter, etwas stärkerer Wulst, mit ihm durch 2 seitliche Hautlappen verbunden. Ein noch stärkerer dritter Wulst umschließt diesen zweiten wiederum. Da wo die Samenrinne auf den ersten Wulst übergeht, findet sich auf jeder Seite eine kleine Schleimhautpapille vor. Die fibrösen Körper sind paarig angelegt und verwachsen etwa in der Mitte des Penis miteinander. Bis zur Verwachungsstelle haben sie keinen gestreckten Verlauf, sondern sind Sförmig gebogen. Sie biegen nämlich erst ventralwärts um und verlaufen eine Strecke weit nach vorn, dann biegen sie noch einmal ventralwärts um und nehmen ihre alte Richtung wieder auf. Die fibröse Platte ist seitlich stark auf und nach der Mediane zu umgebogen, sodaß der Querschnitt die Gestalt einer Bretzel hat. Gegen das Ende des Penis zu ist diese doppelte seitliche Umbiegung der fibrösen Platte nicht mehr vorhanden, die nach innen gebogenen Ränder haben sich allmählich wieder aufgerichtet. Man findet jetzt nur noch eine Platte mit etwas dorsal gebogenen Rändern, welche sich stark verjüngt und an der Spitze des Penis nur noch als schmaler fibröser Strang vorhanden ist. Der Bau der Platte ist derselbe wie bei *Trionyx*. Blutkörperchen konnte ich jedoch in den kleinen Zwischenräumen nicht finden. Das cavernöse Gewebe ist am vordern Ende des Penis sehr stark ausgebildet und stellt zwei deutlich hervortretende kugelförmige Gebilde dar. Nach dem Auftreten der fibrösen Körper verschwindet es allmählich ganz. Erst im freien Teil des Penis tritt es wieder in bedeutender Stärke auf, die oben beschriebenen Wulste sind ganz aus ihm gebildet. Das cavernöse Gewebe des vordern Penisteils ist mit dem des hintern durch 2 venöse Hohlräume verbunden. Der eine verläuft unter der Schleim-

haut zu beiden Seiten der Samenrinne, der andere in dem durch die doppelte Umbiegung der Ränder der fibrösen Platte entstandenen Zwischenraume. Letzterer ist der bedeutend weitere, beide sind mit Blut angefüllt. Da wo am hintern Ende des Penis das cavernöse Gewebe auftritt, gehen beide Hohlräume ineinander über. Die Arteria penis teilt sich im vordern Teil des Penis in 2 Äste, von welchen je einer an der Wand der eben erwähnten Hohlräume nach hinten verläuft. Wo beide Hohlräume miteinander kommunizieren, teilen sich die Äste weiter und öffnen sich dann in die zahlreichen venösen Hohlräume, welche hier vorhanden sind.

*Testudinidae. Testudo graeca L.*

(Taf. 33, Fig. 15.)

3 ♂♂.

Die vordere Hälfte des Penis liegt in der Cloakenwand, die hintere Hälfte ragt frei in die Cloake hervor. Die Peniswurzeln liegen als dicke Stränge cavernösen Gewebes ziemlich weit nach vorn, teilweise sind sie schwarz pigmentiert. Bald treten die fibrösen Körper in ihnen auf und verwachsen etwa an der Stelle miteinander, wo der Sinus urogenitalis in die Cloake mündet. Sie machen kurz vor ihrer Verwachungsstelle eine schwache Sförmige dorsoventrale Biegung, lange nicht so stark wie bei *Nicoria trijuga*. Die fibröse Platte ist nicht sehr breit, aber verhältnismäßig dick, die Ränder sind etwas aufgebogen. Sie verläuft, sich allmählich verjüngend, bis in das äußerste spitze Ende des Penis. Was den Bau der fibrösen Platte angeht, so haben wir auch hier eine äußere sehr feste und eine innere etwas lockrere Zone. In den Zwischenräumen zwischen den fibrösen Strängen fanden sich einige Blutkörper. Die Samenrinne beginnt an der Verwachungsstelle der fibrösen Körper. Sie endet etwas vor der Penisspitze an der vordern Basis einer nach hinten überneigenden halbkreisförmigen Hautfalte. Um diese Hautfalte herum ist ein ziemlich starker Wulst ausgebildet. Das cavernöse Gewebe nimmt nach Auftreten der fibrösen Körper allmählich ganz ab. In den mittlern Teilen des Penis fehlt es ganz, erst der hinterste Teil mit seinen Wülsten besteht wieder ganz aus cavernösem Gewebe. Zu beiden Seiten der Samenrinne verläuft unter der Schleimhaut in der durch die Aufbiegung der Ränder der fibrösen Platte entstandenen Bucht ein großer lacunärer Blutraum nach hinten. Er verbindet das cavernöse Gewebe der Peniswurzeln mit dem der Penisspitze und ist teilweise mit Blut angefüllt. In seiner Wand

verläuft die Arteria penis und versorgt die venösen Hohlräume in der Penisspitze mit Blut.

*Testudinidae. Testudo calcarata* SCHN. a.

(Taf. 33, Fig. 14.)

1 ♂, 1 ♀ (1 ♂, 2 ♀♀ juv.).

Die Wurzeln des Penis liegen ziemlich weit nach vorn. Cavernöses Gewebe ist hier in großer Menge vorhanden. Die fibrösen Körper beginnen etwas vor der Stelle, wo der Sinus urogenitalis in die Cloake mündet, sie verwachsen bald miteinander. Die fibröse Platte ist stark auf und nach innen umgebogen. Gegen das Ende des Penis rollt sich diese starke Umbiegung wieder auf. Die Struktur der Platte ist ähnlich wie bei voriger Art. Sie ist nicht so dick, und das Gewebe in der innern Zone ist bedeutend dichter. Nur wenige Hohlräume sind vorhanden, Blutkörper fand ich darin nicht. Die Anlage der Samenrinne und der Aufbau der Penisspitze sind ganz analog den Verhältnissen bei *Testudo graeca*, nur befindet sich an der Stelle, wo die Samenrinne auf den Wulst übergeht, auf jeder Seite eine kleine Papille. Entsprechend der doppelten Umbiegung der fibrösen Platte sind auch hier wie bei *Nicoria trijuga* 2 lacunäre Hohlräume vorhanden, an deren Wand die 2 Äste der Arteria penis nach hinten verlaufen.

*Testudinidae. Testudo calcarata* SCHN. b.

(Taf. 32, Fig. 13.)

2 ♂♂, 4 ♀♀ (1 ♀ juv.).

Die Peniswurzeln liegen etwas vor der Stelle, wo der Sinus urogenitalis in die Cloake mündet. Zuerst bestehen sie nur aus cavernösem Gewebe, doch treten bald die fibrösen Körper in ihnen auf, die sogleich miteinander verwachsen und eine breite fibröse Platte bilden. Die Ränder dieser Platte sind zu beiden Seiten stark auf und nach innen umgebogen. Gegen das freie Ende des Penis zu rollt sich die doppelte Umbiegung der fibrösen Platte allmählich wieder auf, letztere verjüngt sich und verläuft bis zur Penisspitze. Die Struktur der fibrösen Platte ist dieselbe wie bei *Testudo graeca*. Das cavernöse Gewebe ist am Anfange des Penis ziemlich stark ausgebildet, nach dem Auftreten der Corpora fibrosa verschwindet es, gegen das Ende des Penis zu tritt es wieder auf, der letzte

Teil desselben setzt sich fast ganz aus ihm zusammen. Die Samenrinne beginnt an der Stelle, wo die Corpora fibrosa auftreten, und zwar, wie schon oben gezeigt wurde, in einer Tasche unter der Mündung des Sinus urogenitalis. Sie verläuft zwischen den durch die doppelte Umbiegung der fibrösen Platte entstandenen Erhebungen nach hinten zu und endet etwas vor der Spitze des Penis vor einem halbkreisförmigen, nach hinten überwiegenden Wulst. An dieser Stelle befindet sich zu beiden Seiten der Samenrinne eine blattförmige Papille. Um den eben beschriebenen Wulst herum liegt ein zweiter, welcher ganz bedeutend stärker ausgebildet ist und ihn fast ganz verdeckt. Wir finden auch hier auf jeder Seite 2 venöse Hohlräume, in welchen je ein Ast der Arteria penis verläuft.

*Testudinidae. Testudo tabulata* WALB.

1 ♂.

Die Penisanlage stimmt im großen und ganzen mit der bei *Testudo graeca* überein. Die Peniswurzeln liegen auch hier ziemlich weit vorn, die Verwachsungsstelle der Corpora fibrosa etwa in gleicher Höhe mit der Mündung des Sinus urogenitalis. Auch die schwache Sförmige Biegung der Corpora fibrosa kurz vor der Verwachsungsstelle ist vorhanden. Die fibröse Platte ist im Verhältnis breiter als bei *Testudo graeca*, ihre Ränder sind nach oben stark umgebogen und nach unten etwas verdickt, sodaß ihr Querschnitt annähernd die Gestalt eines doppelten T hat. Der sonstige Aufbau des Penis ist genau derselbe wie bei *Testudo graeca*. Am hintern Ende der Samenrinne findet sich hier auf jeder Seite eine kleine Papille. Die Pigmentierung des freien Penisendes ist im allgemeinen etwas stärker als bei *Testudo graeca*. Dagegen fehlt sie ganz an dem halbkreisförmigen Wulst am hintern Ende der Samenrinne.

*Chelonidae. Thalassochelys caretta* (L.).

1 ♂.

Die Peniswurzeln liegen etwa an der Stelle, wo die Harnblase in den Sinus urogenitalis einmündet. Die Corpora fibrosa sind hier sehr dünn, rings sind sie von cavernösem Gewebe umgeben. Die Verwachsung findet bald statt; sofort hinter der Verwachsungsstelle macht die fibröse Platte eine schwache Sförmige dorsoventrale Biegung. Während hier die fibröse Platte schon verhältnismäßig stark ist, nimmt sie im weitern Verlauf nach hinten noch bedeutend an



Dicke zu. Ihre äußern Ränder sind aufgebogen, wodurch ihr Querschnitt die Gestalt eines Halbmonds hat. Erst ganz gegen das Ende des Penis zu verjüngt und verflacht sie sich wieder, ist jedoch bis in seine Spitze leicht zu verfolgen. Die Samenrinne beginnt an der Verwachsungsstelle der fibrösen Körper und verläuft bis kurz vor die Penisspitze, hier wird sie durch einen halbkreisförmigen Ringwulst abgeschlossen. Cavernöses Gewebe findet sich an den Peniswurzeln und in großer Menge an der Glans penis. Verbunden wird es durch einen, zu beiden Seiten der Harnröhre verlaufenden Blutraum, an dessen Wand die Arteria penis hinzieht. Dieser lacunäre Blutraum ist in seinem ganzen Verlauf etwas von cavernösem Gewebe umgeben.

*Testudinidae. Chrysemys concinna* (LECONTE).

(Taf. 33, Fig. 18.)

1 ♂.

Die Wurzeln des Penis liegen als 2 Stränge cavernösen Gewebes ziemlich weit nach vorn, seitlich sind sie etwas voneinander entfernt. In ihrem Verlaufe nach hinten nähern sie sich immer mehr, um schließlich etwas hinter der Einmündungsstelle des Sinus urogenitalis in die Cloake miteinander zu verwachsen. Erst kurz hinter dieser Verwachsungsstelle tritt ein fibröser Körper auf, der sich sogleich sehr stark entwickelt und eine breite fibröse Platte mit etwas aufgebogenen Rändern bildet. Gegen das Ende des Penis zu verjüngt sich diese allmählich und endet schließlich mit einer etwas abgerundeten Spitze. Ein freies Ende des Penis ist nicht vorhanden, die fibröse Platte hebt sich nirgends von der Cloakenwand ab. In ihrer Struktur muß man auch eine äußere schmale Zone sehr dichten Gewebes und eine innere lockrere unterscheiden. In den Zwischenräumen der letztern fand ich hier keine Blutkörper. Die Samenrinne beginnt an der Stelle, wo die beiden Peniswurzeln miteinander verwachsen. Sie verläuft nicht bis zur Spitze des Penis, sondern endigt an der vordern Basis eines nach hinten überneigenden Wulsts. Auf jeder Seite findet sich hier eine blattförmige Hautpapille. Der Wulst befindet sich ein Stück vor der Penisspitze, wenn man hierunter das Ende der fibrösen Platte versteht. Um den eben erwähnten Wulst erhebt sich ein zweiter, welcher etwas stärker ausgebildet ist. Das cavernöse Gewebe, welches der alleinige Bestandteil der Peniswurzeln ist, verschwindet kurz hinter der Stelle, wo die fibröse Platte auftritt. In bedeutenderer Stärke ist es erst

wieder da vorhanden, wo die Samenrinne endigt. Die oben beschriebenen Wülste setzen sich vollständig aus ihm zusammen. Die cavernösen Bestandteile am vordern und hintern Ende des Penis sind auch hier durch je einen, auf jeder Seite der Samenrinne unter der Schleimhaut verlaufenden lacunären Blutraum verbunden. In ihm verläuft die Arteria penis.

*Testudinidae. Cistudo carolina* (L.).

1 ♂.

Der Penis hat große Ähnlichkeit mit dem von *Chrysemys concinna*. Ein stärker hervortretender Unterschied liegt nur im vordersten Teile desselben. Die Peniswurzeln liegen nämlich nicht so weit nach vorn wie dort, sondern beginnen erst etwas vor der Einmündung des Sinus urogenitalis in die Cloake. Die fibrösen Körper treten hier schon im vordersten Teil der Wurzeln auf, und zwar in paariger Anlage. Sie verlaufen nicht lange getrennt nebeneinander, sondern verwachsen bald und bilden eine fibröse Platte mit seitlich aufgebogenen Rändern. Die Samenrinne und der hintere Teil des Penis zeigen dieselben Verhältnisse wie bei *Chrysemys concinna*. Ein freies Penisende ist auch hier nicht vorhanden.

*Chelydidae. Chelodina longicollis* (SHAW).

(Taf. 33, Fig. 17.)

2 ♂♂.

Der Penis hat eine bedeutende Längenausdehnung, in seinem ganzen Umfang ist er schwarz pigmentiert. Die Corpora fibrosa beginnen weit vor der Einmündung der Urogenitalorgane in den Sinus urogenitalis. An ihrem vordern Ende sind sie hakenförmig ventralwärts umgebogen. Wie ich schon oben erwähnt habe, ist der Harnblasenhals sehr lang, eben infolge dieses weit nach vorn liegenden Pisanfangs und der ventralen Krümmung. Die Mündung der Harnblase liegt etwa am Ende des ersten Drittels der Corpora fibrosa. Letztere verlaufen bis zu dieser Stelle getrennt nebeneinander, hier verwachsen sie zu einer fibrösen Platte mit stark aufgebogenen Seitenrändern. Die Samenrinne nimmt medial zwischen den Mündungen der Geschlechtsgänge ihren Anfang. Durch die starke seitliche Aufbiegung der fibrösen Platte ist sie tief in derselben versenkt. Sie verläuft nicht bis zum hintern Ende des Penis, sondern endet etwa am Anfang des letzten Drittels. Kurz vor

dieser Stelle biegen sich die Ränder der fibrösen Platte auch nach innen um, sodaß hier 2 starke seitliche Wülste entstehen. Die nach innen umgebogenen Teile der Platte lösen sich an der Stelle, wo die Samenrinne endet, von der eigentlichen Platte los, sodaß man auf einem Querschnitt jetzt 3 fibröse Körper sieht. Die so losgelösten fibrösen Stränge verjüngen sich sehr stark und hören bald ganz auf. Hinter der Stelle, wo die Samenrinne endet, verjüngt sich die fibröse Platte, um endlich in einer, in der ventralen Cloakenwand liegenden Spitze zu endigen. Auch da, wo die Verjüngung beginnt, biegen sich die Ränder der fibrösen Platte noch einmal um, wodurch wieder 2 seitliche Wülste entstehen. Ein freies Ende des Penis ist nicht vorhanden. Die fibröse Platte besteht hier überall aus so festem Gewebe, wie es bei andern Arten in der äußersten Zone beschrieben wurde. Hohlräume zwischen den einzelnen fibrösen Strängen finden sich nicht. Cavernöses Gewebe ist nur sehr spärlich vorhanden, und zwar in der Wurzel und im Endteil des Penis, an letzterer Stelle als dünner dorsaler Belag.

*Testudinidae. Emys orbicularis* (L.).

4 ♂♂ juv.

Der Penis liegt fast in seinem ganzen Verlauf in der Wand der Cloake, nur das letzte Endchen ragt frei hervor. Die Corpora fibrosa beginnen paarig, verwachsen aber bald miteinander zur fibrösen Platte, deren Seitenränder sehr stark aufgebogen sind. Im mittlern Teil des Penis sind sie auch noch etwas nach innen umgebogen. Die fibröse Platte, die sich nach hinten zu verjüngt, ist bis zum äußersten Ende des Penis zu verfolgen. Die Samenrinne beginnt an der Stelle, wo die Corpora fibrosa miteinander verwachsen, sie verläuft bis zur Glans penis, die aus einem verhältnismäßig starken halbkreisförmigen Polster cavernösen Gewebes besteht. Am Ende der Samenrinne findet sich außerdem zu beiden Seiten je eine kleine Papille. Cavernöses Gewebe tritt außer an der Glans penis noch an den Peniswurzeln auf, in den mittlern Teilen des Penis findet es sich nicht. Die Arteria penis verläuft auch hier in je einem lacunären Blutraum zu beiden Seiten der Samenrinne.

---

Der Penis der Schildkröten ist also ein Organ, welches in der Cloake seinen Sitz hat. Es liegt größtenteils ihrer ventralen Wand

an und zeigt im allgemeinen eine dorsoventrale Abplattung. Die Penisoberfläche ist von der Schleimhaut der Cloakenwand überzogen. Ein freies Ende des Penis fand sich bei *Trionyx*, *Nicoria* und *Testudo*, bei den andern Arten hob er sich nicht von der Cloakenwand ab. Während er bei *Nicoria* und *Testudo* nur in einer freien Spitze endet, finden wir bei *Trionyx* deren 5. Als eigentliche Spitze des Penis kann ich aber bei dieser Art nur den mittlern unpaaren Zipfel betrachten, nur in ihn pflanzt sich, wie oben gezeigt wurde, die fibröse Platte fort. Die andern Zipfel sind nur seitliche Anhänge aus cavernösem Gewebe.

Die Hauptstütze des Penis bilden die fibrösen Körper. Mit Ausnahme von *Chrysemys concinna* sind sie überall paarig angelegt, verwachsen aber dann miteinander und bilden eine fibröse Platte. Die seitlichen Ränder dieser Platte sind stets aufgebogen, jedoch bei den einzelnen Arten in verschiedener Stärke. In allen Fällen setzt sich die fibröse Platte bis in die Spitze des Penis fort. Was ihre Struktur betrifft, so fand sich außen eine Zone dicht verflochtener fibröser Stränge. Im innern Teil durchzogen diese Stränge den Körper nach allen Seiten. Das Gefüge war aber hier nicht so fest wie in der äußern Zone, sondern es fanden sich zwischen den einzelnen Faserbündeln kleine Zwischenräume, in welchen z. B. bei *Trionyx spinifer* Blutkörperchen vereinzelt angetroffen wurden. Eine Ausnahme bildet der Penis von *Chelodina longicollis*; hier war auch in den innern Teilen der Corpora fibrosa das Gewebe so dicht wie bei den andern Arten in der beschriebenen Außenzone, sodaß Hohlräume zwischen den einzelnen Strängen sich nicht fanden.

Cavernöses Gewebe findet sich, mit Ausnahme von *Thalassochelys caretta*, wo es im ganzen Verlauf des Penis auftritt, nur an den Peniswurzeln und an seinem hintern Ende. Die Glans penis ist fast vollständig aus ihm gebildet. Es ist stets von Blutgefäßen durchzogen, welche sich in seine, in großer Menge vorhandenen venösen Hohlräume öffnen. Das cavernöse Gewebe an der Peniswurzel ist mit dem an der Glans durch je einen, zu beiden Seiten der Samenrinne unter der Schleimhaut verlaufenden venösen Hohlraum verbunden. Ein Epithel dieses Hohlraums konnte ich nirgends finden. An seiner Wand verläuft die Arteria penis. Bei den Arten, wo sich, wie z. B. bei *Nicoria trijuga* gezeigt wurde, die Ränder der fibrösen Platte auf- und wieder nach innen umbiegen, zeigt sich der durch diese doppelte Umbiegung entstehende Hohlraum auch mit Blut angefüllt und ebenfalls von einer Arterie, einem Aste der Arteria

penis durchzogen. Auch bei diesem Hohlraum konnte ich nirgends ein Epithel finden. Wo am vordern und hintern Ende das cavernöse Gewebe auftritt, kommuniziert dieser Hohlraum mit dem unter der Schleimhaut beschriebenen, der zu beiden Seiten der Samenrinne verläuft. In der Glans verzweigt sich die Arteria penis in feinere Äste, und diese öffnen sich in die zahlreichen Hohlräume des cavernösen Gewebes.

Mit Ausnahme der Trionychiden und *Chelodina longicollis* besteht die Glans penis aus 2, in einigen Fällen aus 3, konzentrisch angeordneten halbkreisförmigen Wülsten, von denen der äußere stets sehr stark ausgebildet ist. Der innere ist viel schwächer, an seiner vordern Basis nimmt die Samenrinne ihr Ende. Hier findet sich in vielen Fällen zu beiden Seiten je eine kleine Hautpapille.

Die Samenrinne beginnt stets an der Stelle, wo die Corpora fibrosa miteinander verwachsen oder sich doch so weit genähert haben, daß sie dicht nebeneinander verlaufen. Bei keiner der von mir untersuchten Arten geht sie bis zur Spitze. Sie endet stets etwas vor derselben, und zwar mit Ausnahme von *Trionyx ferox* stets an der vordern Basis eines halbkreisförmigen Wulstes. Bei *Trionyx*, wo, wie ich schon oben angegeben habe, 2 Samenrinnen vorhanden sind, trennen sich diese schon ein beträchtliches Stück vor der Penis- spitze, und verlaufen, tief eingeschnitten, auf der dorsalen Seite der paarigen Zipfel bis an deren Spitze.

Zu beiden Seiten der Samenrinne ist die den Penis überkleidende Schleimhaut stets sehr stark ausgebildet, besonders gegen das Ende des Penis zu nimmt sie sehr an Mächtigkeit zu. Die Samenrinne wird dadurch deutlich von der übrigen Cloake getrennt. Diese Abtrennung wird noch verstärkt durch die schon oben bei manchen Arten beschriebene Verlängerung der Falten, welche den Sinus urogenitalis bilden.

Die im erschlafften Zustand des Penis angedeutete Abschließung der Samenrinne ist im Erektionszustand vollständig durchgeführt. Füllen sich nämlich dann die zu beiden Seiten der Samenrinne verlaufenden Hohlräume mit Blut, so werden die ihnen auflagernden Schichten der Schleimhaut über der Samenrinne so fest zusammengepreßt, daß diese einen, von der Cloake vollständig abgeschlossenen Kanal darstellt.

Eine Vergleichung des Penis der Schildkröten mit dem der höhern Wirbeltiere zeigt, daß hier nicht nur analoge, sondern auch homologe Gebilde vorliegen. Besonders im Erektionszustand, wo

die Samenrinne vollständig geschlossen ist, tritt diese Gleichheit der Organe deutlich hervor.

Eine Beschreibung des Schildkrötenpenis befindet sich schon bei PERRAULT (1792). Der Hauptbestandteil der Rute sind nach seinen Angaben „zwei schwammige Bänder, welche mit der Haut des Mastdarmes zusammengebunden sind“. Die Stelle der Harnröhre vertritt „eine Höhlung, welche die Bänder mit dem Häutchen des Mastdarmes zur Zeit der Ausleerung bilden. Dies geschieht vermuthlich durch das Aufschwellen der Bänder, welche einen leeren Raum in Gestalt eines Ganges zwischen der Haut des Darmes und den Bändern lassen“. Die Eichel beschreibt er als Fortsetzung der Bänder, an ihrer Spitze haben sie „zwei zirkehrunde Anhängsel“, ein großes und ein kleines.<sup>1)</sup> Man sieht hieraus, daß PERRAULT schon recht gut beobachtet hat. Die Bänder sind die Corpora fibrosa, die Anhängsel die Wülste, welche ich an der Glans beschrieben habe. J. G. SCHNEIDER (1783) hat eine Flußschildkröte untersucht. Bei Beschreibung der Samenrinne gibt er an, daß sie fast ganz geschlossen werde, wenn man die schwammigen Bänder aufblase. Seine Beschreibung der Eichel stimmt mit der von PERRAULT fast vollständig überein. BLUMENBACH (1815) geht sehr kurz über den Schildkrötenpenis hinweg. Er hat eine *Testudo graeca* untersucht und schreibt von ihr: „Die Ruthe ist von auffallender Grösse, statt der Harnröhre mit einer Rinne versehen, deren Seitenränder sich aber wohl bei der Erection aneinander legen, und so eine geschlossene Röhre bilden.“<sup>2)</sup> BOJANUS (1819) hat den Penis von *Testudo graeca* sehr eingehend untersucht und gibt eine treffliche Schilderung davon. Mit Bezug auf die Samenrinne und die zu beiden Seiten derselben verlaufenden Hohlräume sagt er: „Qui bini canales ampliores, sanguine pro re nata turgentis, mutua laterum appositione sulcum illum urethrae in verum canalem, sursum minime hiantem occludunt.“<sup>3)</sup> TREVERANUS (1827) bezeichnet eine undurchbohrte, mit einer auswendigen Rinne versehene Rute als gemeinschaftlichen Charakter aller Schildkröten. Nachdem er die Rute von *Emys serrata* näher beschrieben, kommt er zu dem Schlußsatze: „Die männlichen Zeugungstheile der Schildkröten lassen sich hiernach als entsprungen aus denen der Säugethiere, durch Spaltung der Ruthe

1) Vgl. Zitat bei J. G. SCHNEIDER, p. 140.

2) BLUMENBACH, p. 458.

3) BOJANUS, p. 169.

von oben bis in die Harnröhre und durch Trennung des Ausführungsganges des Samens von den Hoden ansehen.“<sup>1)</sup> Eine ganz vortreffliche Schilderung der Rute findet sich bei MÜLLER (1838). RATHKE (1848) macht, nachdem er die Angaben MÜLLER'S angeführt hat, auf die sonderbare Abweichung aufmerksam, welche die Eichel der Trionychiden darbiete. Im Gegensatz zu meinen Befunden beschreibt er am Ende des *Trionyx*-Penis nur 3 Zipfel. Diese Angabe ist darauf zurückzuführen, daß RATHKE nur Embryonen untersuchte. Bei dem von mir untersuchten jungen Exemplar von *Trionyx hurum* sind die äußersten Zipfel nach vorn gerichtet, wodurch es den Anschein hat, als ob der Penis nur 3 Zipfel habe. RATHKE fand eine derartige Anordnung bei *Trionyx spinifer (ferox)*. Bei einem jungen von mir untersuchten Exemplar waren alle Zipfel schon nach hinten gerichtet. Man darf also wohl annehmen, daß die äußersten Zipfel in den frühesten Stadien nach vorn gerichtet sind, daß sie aber später eine Drehung nach hinten machen. Um so mehr ist diese Annahme berechtigt, als diese Zipfel ja ebenfalls mit Samenrinnen versehen sind, die kaum eine Bedeutung würden haben können, wenn ihre Enden bei der Begattung nicht nach dem Ausgang der Cloake zu gerichtet wären. STANNIUS (1856) bringt auch einige allgemeine Angaben über das Copulationsorgan. Nicht richtig ist es, wenn er angibt, daß der Penis bei allen Schildkröten in ein freies Ende ausgehe. BUDGE (1873) macht nur bei der Besprechung von *Testudo indica* kurz auf die Verhältnisse des Penis aufmerksam. GADOW (1887) beschreibt den Penis der Schildkröten nicht eingehender; nach seiner Ansicht stellt er einen vermittelnden Typus zwischen Straußen und Monotremen dar. HOFFMANN (1890) führt die Angaben von MÜLLER wörtlich an. Er selbst hat den Penis von *Testudo graeca* und *Emys orbicularis* näher untersucht. Seine Angaben beziehen sich hauptsächlich auf die zu beiden Seiten der Samenrinne vorhandenen lacunären Hohlräume und die in ihnen verlaufende Arteria penis. Er beschreibt den lacunären Hohlraum „in“ den Seitenwülsten (er meint damit die Corpora fibrosa). Nach meinen Befunden liegt er zwischen dem Corpus fibrosum und der den Penis überziehenden Schleimhaut. GEGENBAUR (1901) betrachtet den Penis als „ein Gebilde, das sich aus der Schleimhaut der ventralen Kloakenwand sondert, auf ihm verläuft die Samenrinne.“<sup>2)</sup> Aus seinen An-

---

1) TREVIRANUS, p. 286.

2) GEGENBAUR, l. c., Vol. 2, p. 533.

gaben geht hervor, daß er für alle Schildkröten ein freies Penisende annimmt, was nach meinen Untersuchungen nicht der Fall ist. Über den Aufbau des Penis sagt er: „Ein fibröser Körper bildet die Grundlage des Organs und beginnt paarig, während er distal sich einheitlich gestaltet. Auf ihm setzt sich die erwähnte Rinne (Samenrinne) fort, deren Schleimhautauskleidung durch Schwellgewebe gebildet wird. In den als Phallus bezeichneten freien Abschnitt senkt sich die Rinne tief ein, und hier ist auch das Schwellgewebe am bedeutendsten entfaltet.“<sup>1)</sup> Nach meinen Befunden findet sich, mit Ausnahme von *Thalassochelys caretta*, Schwellgewebe nur an der Peniswurzel und der Eichel, in den mittlern Teilen konnte ich es nicht finden. HELLMUTH (FLEISCHMANN, 1902) sucht ebenso wie bei der Cloake auch hier zu beweisen, daß der Penis der Schildkröten mit dem der höhern Wirbeltiere nicht verglichen werden könne. Er zeigt, daß der bisher als Eichel bezeichnete Teil des Penis ectodermaler Natur sei, „er sproßt am caudalen Abfall der oralen Afterpapille.“<sup>2)</sup> Alle übrigen Teile seien aber durch Faltenbildung des Urodäums entstanden, folglich entodermaler Natur. Weil diese Organe nun so getrennt voneinander entstehen, so können sie auch nicht zusammen als Phallus bezeichnet werden, wenn auch „wahrscheinlich (!) Samenflüssigkeit aus der Uralrinne in die Eichelkerbe fließen kann“ (!).<sup>3)</sup> Der fibröse Körper entsteht erst sehr spät, und tritt sowohl in den entodermal als auch in den ectodermal entstandenen Teilen auf. Dieses Auftreten weist doch nun klar darauf hin, daß die ectodermal und entodermal entstandenen Teile eng zusammengehören und durch diese gemeinsame Bildung jetzt ein einheitliches Organ darstellen. HELLMUTH sucht aber über diesen Zusammenhang dadurch hinwegzutäuschen, daß er bei der Beschreibung die Entstehung „aus dem Bindegewebe der urodäalen Schleimhaut“ durch gesperrten Druck hervorhebt, und dann die Entstehung aus dem Bindegewebe des Phalluswulsts in gewöhnlichem Druck dahinter setzt.<sup>4)</sup> Unklar erscheint es mir auch nach meinen Befunden, daß er für die paarige Anlage der fibrösen Körper keinen Anhaltspunkt hat finden können. Er kommt dann zu dem Schluß: „Als eigentliches Begattungsorgan der Schildkröten ist ausschließlich der sekundär

1) GEGENBAUR, l. c., Vol. 2, p. 535.

2) FLEISCHMANN, p. 68.

3) Dsgl., p. 66.

4) Dsgl., p. 72.



versenkte Phalluswulst zu betrachten. Ihm gesellen sich, gewissermaßen um seine Funktion bei der Begattung zu ermöglichen, Hilfsbildungen in der Wand des Urodaeums hinzu, die Uralrinne, die typischen Längsfalten und die fibrösen Körper der Schleimhaut des Urodaeums.“<sup>1)</sup> Wenn dann schließlich FLEISCHMANN selbst behauptet: „Die Stilistik der Amnioten offenbart das schamhafte Bestreben, den Phallus von der Oberfläche des Körpers zu entfernen, um ihn in einer Höhle zu verstecken, aus der er erst beim Begattungsakte, hervortreten soll“<sup>2)</sup>, so sprechen diese Zeilen wohl hinreichend für sich selbst und machen jeden weitem Kommentar überflüssig. SCHACHT (1903) beschreibt die auf den Seychellen lebenden Landschildkröten. Es klingt recht sonderbar, wenn es dem Verfasser, wie er angibt, Schwierigkeiten bereitete, zu entscheiden, ob er ein männliches oder ein weibliches Tier vor sich hatte, zumal wenn man die Abbildung des riesigen Penis betrachtet. Abweichend von dem allgemeinen Schildkrötentypus ist hier nur eine Arteria penis vorhanden, die mitten unter dem fibrösen Körper, in einer für diesen Zweck vorhandenen Furche verläuft.

### Clitoris.

In der weiblichen Cloake liegt in der ventralen Wand, an der Stelle wo beim Männchen der Penis seinen Sitz hat, die Clitoris. Sie ist ein Gebilde, welches mit dem Penis sowohl seiner Lage als auch seinem Aussehen nach die größte Ähnlichkeit hat. Bei den Arten, bei welchen nur männliche und weibliche Tiere zur Verfügung standen, hat die Clitoris genau das Aussehen des Penis. nur sind alle Teile bedeutend kleiner ausgebildet. Neben der Kleinheit ist ein weiterer Unterschied der, daß bei keiner Clitoris ein längeres freies Ende auftritt. Ich will auch hier kurz die Befunde bei den einzelnen Arten angeben, doch glaube ich von einer besondern Beschreibung bei *Testudo graeca*, *Testudo calcarata*, *Chrysemys concinna* und *Thalassochelys caretta* absehen zu können, da hier die Verhältnisse genau dieselben sind wie beim Männchen, nur daß, wie schon oben erwähnt, die Clitoris ganz bedeutend kleiner ist als der Penis und ihrer ganzen Länge nach der Cloakenwand anliegt.

---

1) FLEISCHMANN, p. 74.

2) Dsgl., p. 137.

*Trionychidae. Trionyx sinensis* WIEGM.

(Taf. 32, Fig. 9.)

1 ♀.

Die Clitoris ist ein 5zipfliges Gebilde und hat große Ähnlichkeit mit dem Penis von *Trionyx spinifer*. Die 5 Zipfel, die frei in die Cloake hervorragen, sowie die seitlichen Teile der Cloakenwand sind schwarz pigmentiert. Die äußern Zipfel haben je eine Rinne, die bis zu ihrer Spitze verläuft, dem mittlern unpaaren Zipfel fehlt dieselbe. Die eben genannten Rinnen der linken und rechten Zipfel vereinigen sich an der Basis der Zipfel zu 2 flachern Rinnen, die eng nebeneinander bis kurz vor die Mündungen der Uteri verlaufen. Fibröse Stränge und cavernöses Gewebe treten in derselben Anordnung auf wie im Penis von *Trionyx spinifer*. Die fibrösen Stränge sind im Verhältnis zur Clitoris sehr klein.

*Trionychidae. Emyda vittata* (PTRS.).

(Taf. 32, Fig. 5, 6.)

1 ♀ juv.

Von dieser Art stand mir nur ein sehr junges Exemplar zur Verfügung. Die Clitoris ist 5zipflig, doch sind die 2 äußersten Zipfel nach vorn gerichtet, genau so, wie ich es bei dem Penis von *Trionyx hurum* beschrieben habe. Der mittlere unpaare Zipfel ist verhältnismäßig breit. Die 4 übrigen Zipfel sind stark schwarz pigmentiert und haben auch alle eine bis zu ihrer Spitze verlaufende Rinne. Diese sind die Verlängerungen zweier dicht nebeneinander verlaufender Rinnen, die an der ventralen Cloakenwand auftreten, und zwar an der Stelle, wo beim männlichen Tier die Samenrinne verläuft.

*Trionychidae. Emyda granosa* (SCHOEPFF.).

(Taf. 32, Fig. 4.)

1 ♀.

Die Clitoris besteht in der Hauptsache aus einem starken Wulst cavernösen Gewebes, der, von oben gesehen, die Gestalt eines gleichseitigen Dreiecks hat. Er ist so orientiert, daß die Basis dieses Dreiecks nach vorn, die Spitze nach hinten gerichtet ist. Der äußerste Teil ragt frei in die Cloake, während sonst das ganze Gebilde der Cloakenwand anliegt. Durchzogen wird diese Clitoris von einer tiefen Rinne, die, wie die Samenrinne bei *Trionyx spinifer*, durch

eine kielförmige Leiste in 2 Rinnen geteilt ist. Die Rinne tritt in der Cloakenwand an der Stelle auf, wo die Mündung der Uteri liegt. Da, wo sie auf die Clitoris übergeht, also an der Basis des oben beschriebenen Wulsts, ragt, von diesem ausgehend, auf jeder Seite ein Zipfel in die Cloake vor und zwar nach vorn gerichtet. Auch auf diesen Zipfeln sind schwache Rinnen nachzuweisen. Ein Paar fibröser Körper entsteht kurz vor der Stelle, wo in der Cloakenwand die oben beschriebene Rinne beginnt, sie verwachsen fast sofort miteinander und bilden eine fibröse Platte, deren Ränder etwas aufgebogen sind. Diese Platte verjüngt sich nach vorn zu sehr stark, ist aber bis in die Spitze der Clitoris nachzuweisen. Das cavernöse Gewebe tritt in derselben Weise auf wie beim Penis von *Trionyx spinifer*. Auch die lacunären Bluträume mit ihrer Arterie zu beiden Seiten der Rinne sind vorhanden.

*Testudinidae. Malacoclemmys terrapen* (SCHÖEPP.).

1 ♀.

Die Falten, welche den Sinus urogenitalis bilden, verlaufen nach hinten zu bis zur Clitoris. Zwischen beiden Falten verläuft eine Rinne, die auf der Clitoris endet. Diese selbst besteht aus 2 konzentrischen, halbkreisförmigen, nach vorn offenen Wülsten. An dem innern Wulst befindet sich an der Stelle, wo die oben erwähnte Rinne endet, zu beiden Seiten je eine kleine stumpfe Papille. Die Wülste sind aus cavernösem Gewebe gebildet. Die fibröse Platte, welche auch hier vorhanden ist, verläuft bis etwas hinter diese Wülste und drückt mit ihrem spitzen Ende die Cloakenwand etwas hervor, sodaß hier nochmals eine kleine Erhebung entsteht. Ein eigentliches freies Ende der Clitoris ist nicht zu finden. Die ganze Clitoris liegt, wie schon oben anlässlich der Beschreibung der Cloake erwähnt wurde, in einer Aussackung der Cloakenwand und ist beim Öffnen der Cloake nicht sogleich in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen.

*Testudinidae. Chrysemys reticulata* (DAUD.).

(Taf. 33, Fig. 26.)

1 ♀.

Die Clitoris besteht in der Hauptsache aus einem halbkreisförmigen, nach vorn offenen Wulst, der durch quergerichtete Einschnürungen ein gekerbtes Aussehen hat. Wo die Rinne, die hier im letzten Teil des Sinus urogenitalis ihren Ursprung hat, auf diesen

Wulst übergeht, findet sich auf jeder Seite eine nach hinten gerichtete Papille. Eine fibröse Platte, aus 2 fibrösen Strängen entstehend, ist vorhanden und bis unter den halbkreisförmigen Wulst nachzuweisen.

*Testudinidae. Testudo elegans* SCHOEPPF.

(Taf. 33, Fig. 23.)

1 ♀.

Die bei andern Arten beschriebene Rinne ist hier ebenfalls vorhanden, sie ist auf beiden Seiten von den Falten, welche den Sinus urogenitalis bilden, begleitet. An der Stelle, wo die Rinne auf die Clitoris übergeht, findet sich zu beiden Seiten je eine Papille, dann folgt ein halbkreisförmiger, nach vorn offener Wulst. Unter ihm befindet sich noch ein unpaariger Zipfel, der durch das Ende der fibrösen Platte gebildet wird. Die zu beiden Seiten der Clitoris vorhandenen Längsfalten sind Gebilde der Cloakenwand.

*Pelomedusidae. Sternotherus derbianus* GRAY.

1 ♀.

Die Clitoris ist ein unpaares, in der ventralen Cloakenwand liegendes Gebilde, welches aus cavernösem Gewebe besteht und die Gestalt einer Papille hat. In der Mediane verläuft eine schwache Furche, die jedoch gegen die Spitze zu verschwindet. Zu beiden Seiten der Clitoris verlaufen in der Cloakenwand 2 Längsfalten, die teilweise bis an die Clitoris heranreichen.

*Testudinidae. Damonia reevesii* (GRAY).

(Taf. 33, Fig. 24.)

2 ♀♀.

Die Clitoris ist sehr schwach ausgebildet, sie besteht in der Hauptsache aus einem halbkreisförmigen, nach vorn offenen Ringwulst aus cavernösem Gewebe. Auch hier ist die bei den andern Arten erwähnte Rinne vorhanden. Sie beginnt bei der Mündung des Sinus urogenitalis in die Cloake, und die Falten, welche diesen bilden, verlaufen zu beiden Seiten der Rinne bis zur Clitoris. Da, wo sie auf die Clitoris übergeht, finde sich auf jeder Seite eine Papille. Eine fibröse Platte ist vorhanden, aber nur sehr schwach ausgebildet.

*Testudinidae. Clemmys guttata* (SCHN.).

1 ♀.

Die Clitoris stimmt fast vollständig mit der von *Damonia reevesii* überein, der einzige Unterschied ist der, daß die in der Cloakenwand vor der Clitoris verlaufende Rinne hier etwas breiter ist.

*Cinosternidae. Cinosternum odoratum* (DAUD.).

(Taf. 33, Fig. 25.)

1 ♀.

An der Mündungsstelle des Sinus urogenitalis tritt in der ventralen Cloakenwand eine Rinne auf, welche bis auf die Clitoris verläuft. Da, wo sie auf dieselbe übergeht, findet sich auf beiden Seiten je eine ziemlich starke Hautpapille. Auf jede dieser Papillen verläuft ein seitlicher Ast der Rinne. Der Hauptteil geht auf eine lange birnförmige Papille über und verläuft bis auf deren Spitze. Hinter dieser Papille, teilweise unter ihr, findet sich ein starker, halbkreisförmiger, nach vorn offener Wulst, der in der Mitte von einer Furche durchschnitten wird. Cavernöses und fibröses Gewebe treten in derselben Anordnung auf wie bei den andern Arten, die fibröse Platte ist jedoch sehr dünn und schmal.

*Chelydrae. Chelydra serpentina* (L.).

(Taf. 32, Fig. 10.)

1 ♀.

Bei dieser Art findet sich an der Stelle, wo sonst die Clitoris auftritt, eine kleine, schwarz pigmentierte Erhebung, kaum größer als eine Stecknadelspitze. Sie besteht aus cavernösem Gewebe, welches auch noch eine kleine Strecke in der Cloakenwand nach vorn zu nachzuweisen ist. Von einer Rinne, wie bei den andern Arten, war hier nichts zu finden.

*Chelonidae. Chelone imbricata* (W.).

1 ♀ juv.

Die fibrösen Körper sind paarig angelegt, verwachsen aber sehr bald zu einer ziemlich schmalen fibrösen Platte. Cavernöses Gewebe ist an ihren Wurzeln in ziemlicher Menge vorhanden. Die Clitoris hat die Gestalt einer Papille, etwa von der Dicke eines Streichholzes,

die frei in die Cloake hervorragt. Die Rinne, welche hinter der Mündung des Sinus urogenitalis in die Cloake entsteht, geht auf diese Papille über und verläuft in der Mediane bis zu ihrer Spitze. Die Hauptstütze der Papille ist der Endteil der fibrösen Platte, ihm ist etwas cavernöses Gewebe aufgelagert.

Nach diesen Angaben zeigt es sich, daß die Clitoris mit wenigen Ausnahmen dem Penis fast völlig gleichgestaltet ist, nur daß hier in keinem Fall ein längeres freies Ende zu finden war. Am deutlichsten tritt die Übereinstimmung bei den Arten zutage, von denen männliche und weibliche Tiere zur Verfügung standen. Hier ist die Clitoris fast stets eine reichlich verkleinerte Wiederholung des Penis. Die Hauptbestandteile sind stets ein halbkreisförmiger, nach vorn offener Wulst und 2 Papillen an der Stelle, wo eine Rinne, die ihrer Anlage nach genau der Samenrinne beim Männchen entspricht, auf diesen Wulst übertritt. In einigen Fällen ist das Ende der fibrösen Platte unter oder hinter jenem Wulst noch in einem besondern unpaaren Zipfel sichtbar, besonders stark z. B. bei *Testudo calcarata*. Eine Ausnahme machen auch bei der Clitoris wieder die Trionychiden. Wir finden dort in 2 Fällen eine 5zipfelige Clitoris, die genau der Anordnung des Trionychidenpenis entspricht. Besonders interessant ist die Tatsache, daß bei der jungen *Emyda vittata* die äußersten Zipfel ebenfalls noch nach vorn gerichtet sind, wie es bei dem jungen und männlichen Exemplar von *Trionyx hurum* festgestellt wurde. Eine abweichende Form findet sich bei *Emyda granosa*. Hier sind 2 nach vorn, aber nur 1 nach hinten gerichteter Zipfel vorhanden. Ich glaube, daß in diesem Fall die 3 übrigen Zipfel miteinander verwachsen sind. Ob dieses abweichende Verhalten stets bei *Emyda granosa* auftritt, kann ich nicht entscheiden, da mir von dieser Art nur 1 Exemplar zur Verfügung stand.

Starke Abweichungen von dem allgemeinen Bau der Clitoris finden wir bei *Chelone imbricata*, *Sternothaerus derbianus* und vor allen Dingen bei *Chelydra serpentina*. In allen diesen Fällen ist die Clitoris zu einem unscheinbaren Gebilde reduziert worden, am meisten bei *Chelydra serpentina*, wo sie kaum sichtbar ist. Es wäre auch hier interessant, zu untersuchen, ob bei mehreren Tieren dieser Arten die Reduktion in solcher Weise durchgeführt ist. Mir stand nur je 1 Exemplar zur Verfügung, ich konnte also die Befunde nicht bei andern Tieren nachprüfen.

Was den Aufbau der Clitoris angeht, so findet man dieselben

Verhältnisse wie beim Penis. Mit Ausnahme von *Sternothaerus* und *Chelydra* fand sich überall eine fibröse Platte, die aus paariger Anlage hervorging. Das cavernöse Gewebe zeigte dieselbe Verbreitung wie beim Penis.

In der Literatur finden sich nur sehr wenig Angaben über die Clitoris. In einer großen Anzahl von Arbeiten ist sie überhaupt nicht erwähnt oder es findet sich nur die Bemerkung, daß sie mit dem Penis die größte Ähnlichkeit habe. Die erste Erwähnung der Clitoris finde ich bei BLUMENBACH (1815). Er schreibt: „Bey den Schildkröten, namentlich bey den auf dem Lande lebenden, ist in den äusseren Teilen eine deutliche, in der Kloaka liegende Clitoris zu merken.“<sup>1)</sup> Eine genauere Beschreibung fehlt. RATHKE (1848) nennt die Clitoris „ein rinnenförmiges Organ, dessen Ende bei den verschiedenen Arten von Schildkröten sehr verschieden ist.“<sup>2)</sup> Er macht dann darauf aufmerksam, daß „von der Clitoris die fibrösen Körper in der Regel so ziemlich ihrer ganzen Länge nach an der Kloake angeheftet, oder gleichsam in die Wandung der Kloake eingefügt sind.“<sup>2)</sup> Diese Befunde stimmen mit den meinigen vollständig überein, nur bei einigen Arten ragt der allerletzte Teil der fibrösen Platte frei in die Cloake. RATHKE schreibt weiter: „Eine bedeutende Ausnahme von dieser Regel aber findet sich bei *Sphargis coriacea* vor, denn bei derselben ist die ansehnlich lange Clitoris nur an ihrer Wurzel mit der Kloake verwachsen.“ Ein Exemplar dieser Art stand mir zur Untersuchung leider nicht zur Verfügung. HOFFMANN (1890) gibt in seinem mit Clitoris überschriebenen Abschnitte zuerst die Angaben RATHKE's wieder. Er selbst hatte nur Gelegenheit, eine Clitoris von *Emys europaea* [= *orbicularis*] zu untersuchen. Er findet auch, daß dieselbe wie der Penis aus 2 Seitenwülsten besteht, doch glaubt er nicht an das Vorhandensein von cavernösem Gewebe, wenigstens nicht bei jungen Exemplaren. v. MÜLLER (1899) beschreibt die Clitoris derselben Art. Da ich keine weiblichen Exemplare davon hatte, halte ich es für zweckmäßig, der Vollständigkeit halber seine Angaben hier anzuführen. „Die Clitoris liegt auf der Mitte der Strecke zwischen den Urogenitalpapillen und der äußeren Kloakenöffnung. Sie ist ein halbkreisförmiger, vorn angewachsener, hinten freier Hautlappen, 4 mm lang und 5 mm breit,

---

1) BLUMENBACH, p. 492.

2) RATHKE, p. 204.

an ihrem freien gekrümmten Rande mit Einkerbungen versehen, und trägt in der Mitte zwei Papillen, zwischen welchen die vom Sinus kommende Längsrinne endigt. Zwischen der Clitoris und der Kloakenöffnung liegt eine weite flache Furche, sodaß sich die Clitoris zwischen zwei Vertiefungen der ventralen Kloakenwand befindet, und sich daher von dieser deutlich abhebt.“<sup>1)</sup>

### Die Harnblase.

Eine Harnblase war bei allen von mir untersuchten Arten vorhanden. In ihrer Gestalt zeigt sie die verschiedensten Modifikationen. Daß die Gestalt der Blase von der Verschiedenheit der Kontraktion, von der Menge des Inhalts usw. abhängig ist, ist selbstverständlich. Wenn man aber auch diese verschiedenen Einflüsse berücksichtigt, so hat man doch von der Kugelgestalt bis zur fast vollständigen Trennung in 2 birnförmige alle Übergänge. Bei *Nicoria trijuga* und *Emys orbicularis* ist die Blase kugelförmig, mehr oder weniger birnförmig ist sie bei *Trionyx*, *Emyda*, *Clemmys*, *Damonia* und *Chelodina*, bei *Sternotherus*, *Cinosternum*, *Malacoclemmys*, *Cistudo* und *Testudo* ist die Blase rechts und links in je einen Zipfel ausgezogen. *Testudo calcarata* hat eine unverhältnismäßig große Blase; in ihr fand sich stets eine große Menge eines weißen Breies. Eine mediane Einschnürung bildet sich bei *Chrysemys* zwischen den beiden Zipfeln und schneidet bei einer männlichen *Chrysemys concinna* so tief ein, daß es den Anschein hat, als ob 2 birnförmige Blasen vorhanden wären, die mit einem gemeinsamen Hals in den Sinus urogenitalis münden. In allen Fällen verjüngt sich die Blase nach dem Darm zu und geht in einen Hals über. Dieser Blasenhalss ist im allgemeinen sehr kurz. Wenn er länger ausgebildet ist, wie z. B. bei *Chelodina* und *Nicoria*, so hat dies seine Begründung in der sonderbaren Krümmung der Corpora cavernosa des Penis.

Von allen Forschern wird die Harnblase erwähnt und öfters auch beschrieben, jedoch meist nur in bezug auf ihre geradezu verblüffende Verschiedenheit bei den einzelnen Arten. Es wäre deshalb zwecklos, eine genaue Literaturübersicht zu geben. Ich möchte nur die Arbeit von BUDGE (1875) anführen. Auch er macht auf die Verschiedenheit der Form bei verschiedenen Tieren, selbst in einer Art, aufmerksam, legt aber dieser Verschiedenheit keine besondere

1) In: Z. wiss. Zool., Vol. 65, p. 578.



Bedeutung bei. Auch ich bin der Ansicht, daß diese verschiedenen Formen der Harnblase individueller Natur sind. Das in HOFFMANN'S Arbeit (1890) mit „Harnblase“ überschriebene Kapitel enthält wenig oder gar keine eignen Beobachtungen, sondern ist nur eine unübersichtliche Zusammenstellung der Angaben BUDGE'S. Die 2 Abbildungen, welche diesem Kapitel beigegeben sind, halte ich für völlig wertlos.

### Die Analblasen.

Das Vorhandensein von Analblasen konnte ich nicht bei allen Schildkrötenarten, die ich untersuchte, feststellen. Bei einigen Tieren waren die mir zur Verfügung stehenden Präparate zu unzureichend, um Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen. Keine Spuren davon waren vorhanden bei *Testudo*, *Trionyx*, *Emyda*, *Cinosternum* und *Chelonia*. Bei einem weiblichen *Sternothaerus* zeigte sich, wie ich schon bei Besprechung der Cloake dieser Tiere angegeben habe, in der Mediane der dorsalen Cloakenwand eine kleine Tasche. Ich zerlegte diese Partie in Längsschnitte; histologische Verschiedenheiten fanden sich nicht. Ich glaube, diese Tasche als Analblasenrudiment bezeichnen zu dürfen, da sie sich genau an der Stelle befindet, wo bei einigen Arten die Analblasen münden. Außerdem zeigten die Längsschnitte auf der ventralen Wand der Tasche einen kleinen Längswulst. Dadurch wird die Ansicht, daß man es hier mit einem Rudiment des paarigen Analblasen zu tun hat, noch wesentlich unterstützt. Viel größer ist die ebenfalls schon oben erwähnte Zipfliche Tasche bei *Chelydra serpentina*. Hier haben wir es zweifellos mit dem Rudiment von Analblasen zu tun, deren sonst nicht weit voneinander liegenden Mündungen hier zu einer einzigen verschmolzen sind. Vollständig ausgebildete Analblasen fanden sich bei allen übrigen von mir untersuchten Arten, also bei *Chrysemys*, *Malacoclemmys*, *Damonia*, *Clemmys*, *Emys*, *Cistudo*, *Nicoria* und *Chelodina*, doch war ihre Größe bei den einzelnen Arten sehr verschieden.

Was nun die physiologische Bedeutung der Analblasen betrifft, so bin ich nicht imstande, ein einwandsfreies Urteil zu fällen. Ich neige am meisten der zuerst von DUVERNOY aufgestellten Ansicht zu, daß sie die Funktion haben, durch Füllung mit Wasser oder Luft das spezifische Gewicht der Tiere zu verändern.

Eine genaue Literaturübersicht über die Analblasen findet sich in der Arbeit von HOFFMANN (1890); auf sie möchte ich verweisen. Es geht daraus hervor, daß den Analblasen im Lauf der Zeit schon

die verschiedensten Funktionen zugeschrieben worden sind, ohne daß man bis jetzt zu einem sichern Endurteil gelangen konnte.

Einen sehr interessanten Versuch stellte GADOW (1887) an. Ich möchte seine Angaben, die HOFFMANN nicht erwähnt, hier anführen:

„I put a murred *Emys europaea* into a large pan of water coloured with indigo carmine in suspended form. When taken out the following day, coloured water mixed with small clots was freely squirted out, followed by clear urine after pressure upon the xiphiplastron. This was repeated on several days. After four days I took the Tortoise out and at once clamped the anal opening. P. M. dissection showed, that no coloured fluid had entered the intestines through the mouth. No blue stuff had entered the urinary bladder, which was half full, nor had it passed into the rectum or into the oviducts. The vestibulum cloacae and the pouches contained a little coloured fluid, and each pouch was to the greater part filled with a large piece of clotted indigo carmine. This could not have been collected there, unless the Tortoise had frequently taken in water.“<sup>1)</sup>

### Die Peritonealkanäle.

Peritonealkanäle waren bei allen von mir untersuchten Arten vorhanden. Es sind trichterartige Ausstülpungen der Leibeshöhle, die in der Cloakenwand parallel mit den Corpora fibrosa, teilweise zu beiden Seiten der Samenrinne, verlaufen. In allen Fällen fand ich ein blind geschlossenes Ende (s. unten Textfig. Ea, b, c, d). Um einwandfreie Resultate zu erhalten, zerlegte ich nicht geöffnete, also völlig unversehrte, Cloaken in Querschnitte. Stets waren die Peritonealkanäle vorhanden, nach hinten zu wurden sie immer enger und endeten schließlich blind kurz vor der Glans penis oder zu beiden Seiten des Clitoris anfanges. Auch auf präparatorischem Wege verfolgte ich den Verlauf der Peritonealkanäle und kam hier zu demselben Resultat. In keinem Falle war es mir möglich, eine Kommunikation derselben mit der Cloake festzustellen. Bei *Trionyx spinifer* und *Trionyx aegyptiacus* habe ich vor der Glans zu beiden Seiten der Samenrinne gelbe Flecken erwähnt. Bis zu diesen gelben Flecken lassen sich die Peritonealkanäle verfolgen, unter ihnen findet sich das blind geschlossene Ende (s. unten Textfig. Fa, b, c).

In der Literatur hat die Frage der Peritonealkanäle zu den

---

1) GADOW, p. 23.

verschiedenartigsten Ansichten geführt. Eine sehr gute Übersicht über die Frage der Peritonealkanäle findet sich bei HOFFMANN. Ich sehe deshalb davon ab, eine Zusammenstellung der Literatur zu geben, da ich in diesem Fall nur das dort schon Gesagte wiederholen müßte.

Während eine große Anzahl von Forschern nie Öffnungen der Peritonealkanäle gefunden haben, beschreiben ANDERSON und GADOW solche. Auf die Arbeit von GADOW möchte ich näher eingehen, da sie bei HOFFMANN noch nicht angeführt ist. Er schreibt: „In a large and likewise fresh female *Chelys matamata* the canals extended along and in the ventral cloacal wall, to open near the glans of the very rudimentary clitoris. They admitted a crow's quill throughout their length.“ Weiterhin heißt es: „A female specimen of *Testudo graeca* likewise shows a bristle passed through the canal.“ Er kommt zu der Schlußfolgerung: „To sum up, the peritoneal canals in female Chelonians open into the vestibulum cloacae or near the base of the clitoris. In the males they extend through the penis and either terminate blindly in the glans, or they open in the cloaca through a small orifice situated at the base of the glans and to the inside of the genito-urinal-groove.“<sup>1)</sup> Ich kann nach meinen Befunden diese Angaben nicht für richtig halten, sondern bin der festen Überzeugung, daß die Mündungen, die GADOW beschreibt, künstlicher Natur sind, d. h. daß sie durch Verwendung der Sonde entstanden sind. Die Schleimhaut über dem blinden Ende der Peritonealkanäle ist sehr dünn und kann in obigen Fällen leicht mit der Sonde durchstoßen worden sein. Ich habe nie eine Sonde verwendet und infolgedessen auch nie Öffnungen der Peritonealkanäle gefunden.

Die vorliegende Arbeit ist im Zoologischen Institut der Universität Gießen angefertigt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. J. W. SPENGLER für die Überlassung des Materials sowie für das andauernde Interesse, welches er meinen Studien entgegenbrachte, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

---

1) GADOW, p. 24.

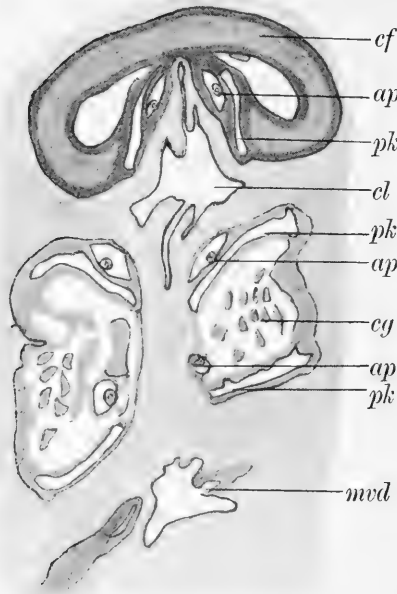


Fig. Ea.

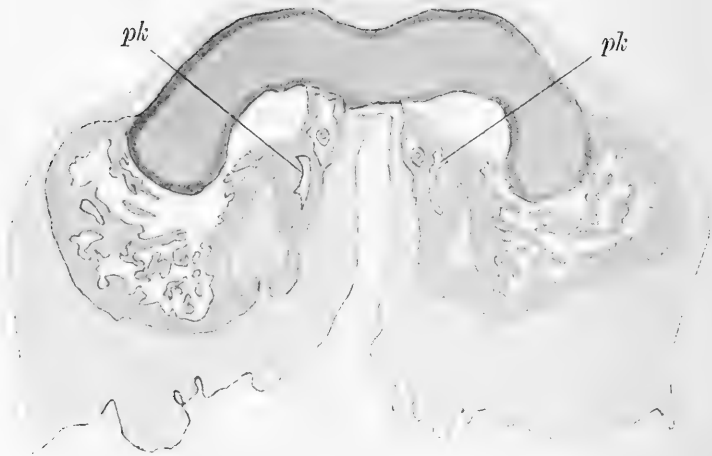


Fig. Ec.

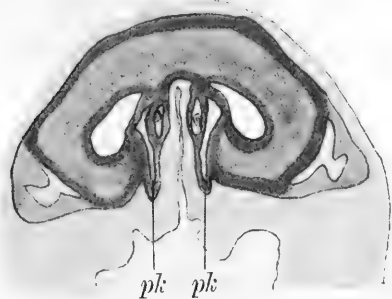


Fig. E b.



Fig. E d.

Fig. Ea—Ed.

*Nicoria trijuga*. ♂.

Querschnitte durch die uneröffnete Cloake, um den Verlauf der Peritonealkanäle und ihr blindes Ende zu zeigen.

*ap* Arteria penis. *cf* Corpus fibrosum. *cg* cavernöses Gewebe. *cl* Cloake.  
*mvd* Mündung des Vas deferens. *pk* Peritonealkanal.

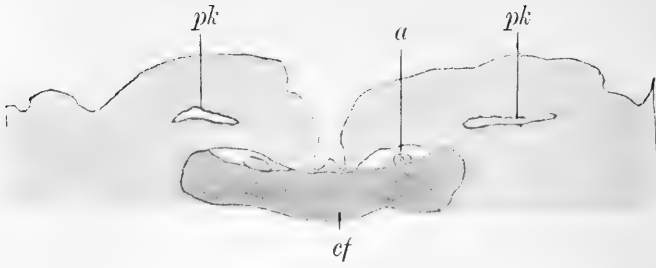


Fig. Fa.

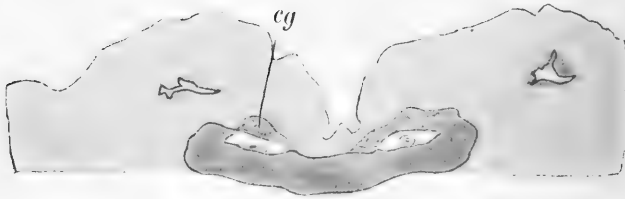


Fig. Fb.

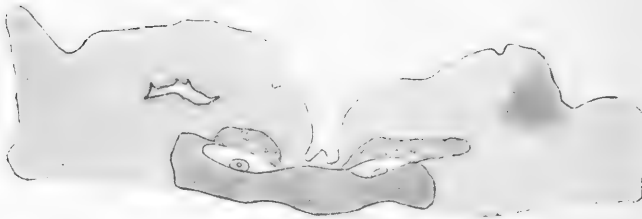


Fig. Fc.

Fig. Fa—Fc.

*Emyda granosa*. ♀.

Querschnitte durch die Cloakenwand etwas vor der Clitoris, um den Verlauf und das blinde Ende der Peritonealkanäle zu zeigen.

*a* Arterie. *cg* cavernöses Gewebe. *pk* Peritonealkanal.

### Literaturverzeichnis.

---

1815. BLUMENBACH, J. F., Handbuch der vergleichenden Anatomie, Göttingen.
1819. BOJANUS, Anatomie Testudinis europaeae, Vilnae.
1875. BUDGE, Ueber das Harnreservoir der Wirbeltiere, in: Mitth. naturw. Ver. Neu-Vorpommern Rügen, Jg. 7.
1902. FLEISCHMANN, Kloake und Phallus der Amnioten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 30.
1887. GADOW, Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the Amniota, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 178.
1901. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig.
1890. HOFFMANN, C. K., Schildkröten, in: BRONN, Klass. Ordn. Thierreich, Vol. 6, Abt. 3.
1899. v. MÖLLER, Über das Urogenitalsystem einiger Schildkröten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 65 (1899).
1838. MÜLLER, JOH., Ueber zwei verschiedene Typen in dem Bau der männlichen Geschlechtsorgane bei den straußartigen Vögeln und über die Entwicklungsformen dieser Organe unter den Wirbelthieren überhaupt, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin.
1897. PLATE, L., Über den Darmkanal und die Kloake einer weiblichen *Chelone mydas*, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, Jg. 1897, No. 6.
1848. RATHKE, Ueber die Entwicklung der Schildkröten, Braunschweig.
1903. SCHACHT, Beiträge zur Kenntniss der auf den Seychellen lebenden Elefantenschildkröten, in: Wiss. Ergebn. D. Tiefsee-Exp. (1898/99), Vol. 3, Lf. 3.
7183. SCHNEIDER, JOHANN GOTTLÖB, Allgemeine Naturgeschichte der Schildkröten, Leipzig.

1888. SCHOOF, FERD., Zur Kenntniss des Urogenitalsystems der Saurier, Rostock, Diss., in: Arch. Naturgesch., Jg. 54, Bd. 1.
1856. STANNIUS, Handbuch der Zootomie, Berlin.
1899. SZAKALL, Über den Bau des Urogenitalsystems der Krokodile, Gießen. Diss.
1827. TREVIRANUS, Ueber die Harnwerkzeuge und die männlichen Zeugungsteile der Schildkröten, in: Zeitschr. Physiol., Vol. 2, Heft 2.
1880. VAN WIJHE, Bijdragen tot de kennis van het urogenitaalsystem der Reptilien, in: Tijdschr. Nederl. dierk. Vereen., Vol. 5.
-



## Erklärung der Abbildungen.

<i>a</i> Arterie	<i>mu</i> Mündung des Uterus
<i>al</i> Analblase	<i>mur</i> Mündung des Ureters
<i>ala</i> Analblasenanlage	<i>mvd</i> Mündung des Vas deferens
<i>cf</i> Corpus fibrosum	<i>p</i> Penis
<i>cg</i> cavernöses Gewebe	<i>pk</i> Peritonealkanal
<i>cl</i> Clitoris	<i>s</i> Samenrinne
<i>e</i> Enddarm	<i>su</i> Sinus urogenitalis
<i>h</i> Hals der Harnblase	<i>u</i> Uterus
<i>kl</i> Cloake	<i>ur</i> Ureter
<i>mh</i> Mündung der Harnblase	<i>up</i> Urogenitalpapille
<i>msu</i> Mündung des Sinus urogenitalis	<i>vd</i> Vas deferens

## Tafel 32.

Fig. 1. *Trionyx triunguis*. ♂. Geöffnete Cloake mit Urogenitalpapillen und Penis.  $\frac{1}{2} : 1$ .

Fig. 2. *Trionyx spinifer*. ♂. Dsgl. 1 : 1.

Fig. 3. *Trionyx spinifer*. ♂ juv. Penis. ca. 10 : 1.

Fig. 4. *Emyda granosa*. ♀. Geöffnete Cloake. 1 : 1.

Fig. 5. *Emyda vittata*. ♀. Dsgl. 1 : 1.

Fig. 6. *Emyda vittata*. ♀. Clitoris. ca. 8 : 1.

Fig. 7. *Trionyx hurum*. ♂. Geöffnete Cloake. 1 : 1.

Fig. 8. *Trionyx hurum*. ♂. Penis. ca. 5 : 1.

Fig. 9. *Trionyx sinensis*. ♀. Geöffnete Cloake. ca. 2 : 1.

Fig. 10. *Chelydra serpentina*. ♀. Dsgl. 1 : 1.

Fig. 11. *Nicoria trijuga*. ♂. Penis. 1 : 1.

Fig. 12. *Testudo calcarata* b. ♀. Geöffnete Cloake. 1 : 1.

Fig. 13. *Testudo calcarata* b. ♂. Dsgl. 1 : 1.

## Tafel 33.

- Fig. 14. *Testudo calcarata* a. ♀. Dsgl. 1:1.  
 Fig. 15. *Testudo graeca*. ♂. Dsgl. 1:1.  
 Fig. 16. *Testudo graeca*. ♀. Geöffneter Sinus urogenitalis. ca. 2:1.  
 Fig. 17. *Chelodina longicollis*. ♂. Geöffnete Cloake. 1:1.  
 Fig. 18. *Chrysemys concinna*. ♂. Dsgl. 1:1.  
 Fig. 19. *Chrysemys reticulata*. ♀. Geöffneter Sinus urogenitalis. 1:1.  
 Fig. 20. *Sternothaerus derbianus*. ♀. Geöffnete Cloake. 1:1.  
 Fig. 21. *Thalassochelys caretta*. ♂. Geöffneter Sinus urogenitalis. 1:1.  
 Fig. 22. *Thalassochelys caretta*. ♀ Dsgl. 1:1.  
 Fig. 23. *Testudo elegans*. ♀. Clitoris. ca. 5:1.  
 Fig. 24. *Damonia reevesii*. ♀. Clitoris. ca. 7:1.  
 Fig. 25. *Cinosternum odoratum*. ♀. Dsgl. ca. 6:1.  
 Fig. 26. *Chrysemys reticulata*. ♀. Dsgl. ca. 4:1.
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Verkümmernng der Mundteile und der Funktionswechsel des Darms bei den Ephemeriden.

Von

**Richard Sternfeld** aus Bielefeld.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

Mit Tafel 34 und 21 Abbildungen im Text.

---

Seit dem Erscheinen von PICTET's grundlegendem Werk „Histoire naturelle des Insectes néuroptères“, dessen erste Hälfte die Familie der Ephemeriden behandelt, sind eine Reihe von Arbeiten über diese Insectengruppe erschienen. Ich erwähne besonders EATON, „A Monograph on the Ephemeridae“, welche Schrift die Grundlage der heutigen Systematik der Ephemeriden geworden ist. Aber wie diese so waren auch die Mehrzahl der übrigen Arbeiten hauptsächlich systematischen Inhalts, und die wenigen anatomischen vernachlässigen fast völlig eine, besonders für den Deszendenztheoretiker, so hochinteressante Eigentümlichkeit der Eintagsfliegen, die Verkümmernng ihrer Mundwerkzeuge und den damit verbundenen Funktionswechsel des Darms.

Zwar gibt schon PICTET an, daß die Mundteile der Ephemeriden im Imagostadium völlig verkümmert seien, aber seine, vor nun über 60 Jahren unternommenen, Untersuchungen mußten natürlich, vor allem inbezug auf die Verhältnisse des Darms, unvollkommen bleiben.

In neuerer Zeit hat dann FRITZE in seiner Schrift „Über den Darmkanal der Ephemeriden“ unsere Kenntnisse hierin erweitert, immerhin aber noch bei weitem nicht völlige Aufklärung gegeben.

Auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrats Prof. WEISMANN, habe ich es daher unternommen, die Verkümmern der Mundteile der Ephemeriden sowie die Funktionsänderung ihres Darms eingehender als bisher geschehen zu untersuchen. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Prof. WEISMANN sowohl für seine Anregung wie für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir sein Material zur Verfügung stellte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Privatdozent Dr. W. SCHLEIP für die freundliche Unterstützung, die er mir während meiner Arbeit zuteil werden ließ. Die Arten, welche ich zu meiner Untersuchung verwenden konnte, sind folgende:

- Hexagenia bilineata*, ♂  
*Hexagenia limbata*, ♂ + ♀, Subimago  
*Ephemera vulgata*, ♂  
*Ephemera danica*, ♀  
*Ephemera simulans*, ♂ + ♀  
*Ephemerella ignita*, ♀  
*Caenis* (sp.?)  
*Chlocon bioculatus*, ♂ + ♀, Subimago  
*Centroptilum lutecolum*, ♂ + ♀  
*Heptagenia venosa*, ♂  
*Heptagenia fluminum*, ♂ + ♀  
*Heptagenia semicolorata*, ♂ + ♀

sowie Larven von folgenden Gattungen:

- Choroterpes*  
*Habrophlebia*  
*Ephemerella*  
*Baetis*  
*Chlocon*  
*Centroptilum*  
*Heptagenia*

Den größten Teil des Imagomaterials verdanke ich der Güte des Herrn Prof. WEISMANN, der Rest wurde von mir in der Umgebung Freiburgs, zum Teil in ziemlich beträchtlicher Höhe, im Schwarzwald gesammelt.

Über besondere Methoden bei der Bearbeitung ist nicht viel zu sagen. Das frisch gefangene, mit Sublimat fixierte Material läßt sich meist recht gut schneiden, aber auch von über 20 Jahre alten

Individuen habe ich gute Schnitte bekommen. Zur Untersuchung der Larvenmundteile kann man mit gutem Erfolg die abgestreiften Häute benutzen, da diese natürlich weit durchsichtiger sind als das Tier selbst.

### Larvenmundteile.

Die Mundteile der Ephemeridenlarven weichen von dem ursprünglichen Typus der Insectenkauwerkzeuge wenig ab, wengleich die einzelnen Gattungen untereinander sehr bedeutende Unterschiede aufweisen. Die Abweichungen stehen zweifellos in direktem Zusammenhang mit der Lebensweise der Larven, die teils im Schlamm grabend, teils an der Unterseite der Steine angepreßt lauernd, teils auch freischwimmend ihre pflanzliche oder tierische Nahrung zu erlangen suchen. Im einzelnen sind besonders die an den Mandibeln und Maxillen befindlichen, als Borstenreihen, Haarbüschel oder kammartige Gebilde sowie als Zähne, Schneiden und Kauplatten zum Durchsieben und Zerkleinern der Nahrung dienenden Chitinbildungen so kompliziert gebaut, daß ich mich bei der Beschreibung derselben auf das Wesentlichste beschränken muß.

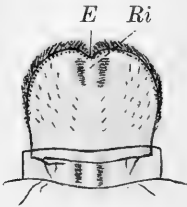


Fig. A.

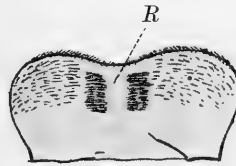


Fig. B.



Fig. C.

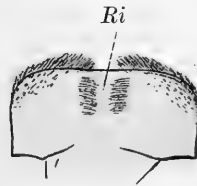


Fig. D.

Fig. A. Oberlippe von *Chloeon*. Tiefe Einkerbung (*E*). Hinter dieser eine Rinne (*Ri*) aus 2 Borstenreihen. 40:1.

Fig. B. Oberlippe von *Habrophlebia*. Kerbe geschweift. 45:1.

Fig. C. Oberlippe von *Centroptilum*. Ähnlich *Chloeon*, jedoch Haarrinne an der Basis. 100:1.

Fig. D. Oberlippe von *Ephemerella*. Kerbe fehlt. 100:1.

Am gleichmäßigsten ist im allgemeinen die Oberlippe gestaltet (Fig. A—D). Sie besteht aus einer viereckigen, an den Vorderecken abgerundeten, dünnen Platte, deren Breite beträchtlich schwanken kann. An dem mit kurzen Haaren besetzten Vorderrand befindet sich eine mehr oder weniger ausgeprägte Einkerbung, die nur ausnahmsweise völlig fehlt (Fig. D). An der Unterseite stehen regelmäßig 2 Reihen flach anliegender Haare, die eine Art Rinne bilden, welche bei den verschiedenen Arten abweichend ausgebildet ist.

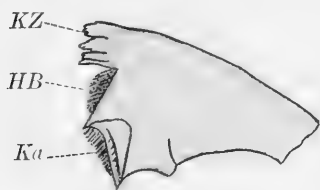


Fig. E.



Fig. F.



Fig. G.



Fig. H.



Fig. J.

Fig. E. Linke Mandibel von *Chlocon*. KZ Kauzähne. HB Haarbesatz. Ka Kamm (Kauapparat). 40:1.

Fig. F. Rechte Mandibel von *Chlocon*. HB Haarbüschel. Schn Schneide (mit Zähnchen besetzt). 40:1.

Fig. G. Mandibel von *Heptagenia*. 20:1.

Fig. H. Mandibel von *Choroterpes*. HB Haarbüschel (auf einer zahnartigen Spitze sitzend). 45:1.

Fig. J. Mandibel von *Habrophlebia*. KPl Kauplatte, eine mit Querlamellen versehene Reihe. 45:1.

Bedeutend komplizierter sind die Mandibeln gestaltet (Fig. E bis J). Sie sind annähernd dreieckig und besitzen an ihrer nach innen gekehrten Seite einen aus 2 Hauptteilen bestehenden Zerkleinerungsapparat. An der vordern Ecke stehen mehrere kräftige, unregelmäßig gestaltete Zähne, während weiter innen die eigentlichen Kauflächen oder auch Schneiden liegen. Dieselben sind nicht nur bei den einzelnen Gattungen und Arten, sondern auch an beiden Mandibeln sehr verschieden gestaltet. Bei den Larven von *Chlocon* zeigt die linke Mandibel (Fig. E) einen typisch ausgebildeten Kamm, während die rechte (Fig. F) eine nur mit kurzen Zähnchen besetzte Schneide aufweist. Ähnlich gestaltet sind die Mandibeln von *Heptagenia* (Fig. G), *Choroterpes* (Fig. H) und bei mehreren andern Gattungen. Abweichend davon aber verhält sich zum Beispiel die Mandibel bei *Habrophlebia* (Fig. J). Hier zeigt der rechte Oberkiefer eine mit Querlamellen versehene Platte, welche, mit einem ähnlichen Gebilde des andern Kiefers zusammen, jedenfalls eine zerreibende Wirkung ausübt. Die beiden extremen Mandibelformen stehen sich übrigens nicht scharf getrennt gegenüber, vielmehr existieren zahlreiche Zwischenformen. Bei einer Reihe von Arten befindet sich zwischen den Zähnen und den Kauflächen ein bewegliches Haarbüschel, das jedoch nicht, wie TUMPEL (Geradflügler Mitteleuropas) es für *Siphylurus* abbildet, federförmig ist, sondern aus einem einfachen Büschel besteht. Eine besondere Eigentümlichkeit zeigen die Kiefer von *Ephemerella* und *Polymitaeris*, die einen langen, spitzen Zahnfortsatz tragen, der jedoch nicht zum Kauen, sondern zum Wühlen im Schlamm dient.

Noch weniger Übereinstimmung im Bau als die Mandibeln zeigen die Unterkiefer, die ersten Maxillen (Fig. K—N). Immerhin läßt sich soviel Gemeinsames feststellen, daß stets die beiden Laden miteinander verschmolzen sind, wodurch das Organ natürlich um so kräftiger wirken kann. Abweichend von den Oberkiefern sind rechte und linke Maxille stets völlig gleichgestaltet. Der Taster fehlt niemals und ist meist 3gliedrig, doch schwankt schon seine Größe innerhalb weiter Grenzen. Bei *Ephemerella* (Fig. L) bildet er ein verschwindend kleines Spitzchen, während er bei *Heptagenia* die ganze Maxille um das Doppelte an Länge übertrifft (Fig. M). *Chlocon* (Fig. K), *Habrophlebia* (Fig. N) und viele andere Gattungen nehmen eine Mittelstellung ein. Die Maxille selbst dient mit ihrem Vorderrand zum Zerkleinern der Nahrung und ist zwar schwächer bewehrt als die Mandibeln, dafür aber oftmals noch komplizierter gebaut.

Verhältnismäßig einfach sind noch die Unterkiefer von *Chloeon*, *Ephemerella*, *Baetis* und manchen andern, die an ihrem Vorderende Borsten und spitze Zähne tragen. *Habrophlebia* hingegen weist einen Besatz von dicht stehenden, schwach wellenförmig gekrümmten Haaren auf, die wohl eher ein Sieb darstellen als zum Kauen dienen dürften.

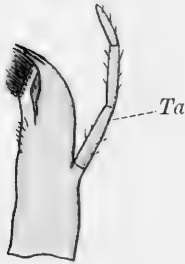


Fig. K.

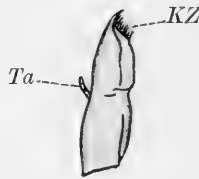


Fig. L.

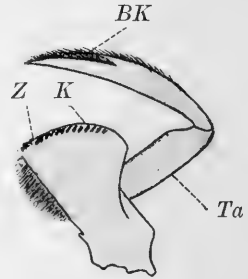


Fig. M.

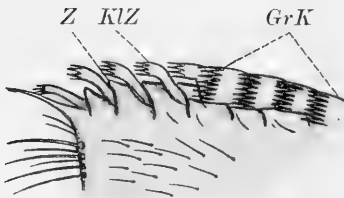


Fig. Ma.



Fig. N.

Fig. K. 1. Maxille von *Chloeon*. Rand mit Zähnen und Borsten besetzt. Taster (*Ta*) mittellang. 40:1.

Fig. L. 1. Maxille von *Ephemerella*. Rand mit borstenartigen Kauzähnen (*KZ*). Taster (*Ta*) sehr klein. 100:1.

Fig. M. Maxille von *Heptagenia*. Rand mit Kämmen und Zähnen besetzt. Taster sehr groß mit Borstenkamm. 20:1.

Fig. Ma. Dsgl. Stück des Maxillenrands stärker vergrößert. *GrK* Große Käme, flach anliegend. *KkK* kleine Käme, frei abstehend. *Z* Zähne. 120:1.

Fig. N. 1. Maxille von *Habrophlebia*. Wellenförmig gekrümmter Borstenbesatz (*BS*) am Rand. 45:1.

Einen ganz eigenartigen Apparat aber finden wir an den Maxillen von *Heptagenia* (Fig. M). Der Vorderrand ist nämlich mit einer Reihe kleiner, der Maxille flach anliegender Käme besetzt, zwischen denen sich zahnartige Spitzen erheben. Diese Zähne werden nach dem Innenrand der Maxille zu immer länger und überragen schließ-



lich die Kämme, die jedoch noch vor der Innenecke plötzlich ein Ende finden. Dazu kommt noch, daß bei *Heptagenia* der hier stark entwickelte und mit Borstenreihen besetzte Taster, gemeinsam mit dem der Unterlippe, jedenfalls beim Kauen eine Rolle spielt, sodaß nur eine ganz genaue Kenntnis der Lebensweise dieser Larven es ermöglichen würde, die Wirkung dieser Gebilde genauer klarzulegen.

Etwas einfacher ist die Unterlippe geformt, doch weisen auch hier die einzelnen Gattungen weitgehende Unterschiede auf. Bald ist das Organ langgestreckt wie bei *Chloeon* und besonders bei *Baetis* (Fig. O), bald breit und kurz wie bei *Habrophlebia*, *Choroterpes* (Fig. P) und *Heptagenia* (Fig. Q). Bei den erstgenannten Formen sind die beiden Laden beweglich, bei den letztern meist fest mit dem Hauptteil der Unterlippe verwachsen. Beim Kauen wird die Unterlippe im allgemeinen wohl nur eine geringe Bedeutung besitzen, außer bei *Heptagenia*, wo die mächtig entwickelten Taster jedenfalls die Maxillen in ihrer Tätigkeit unterstützt.

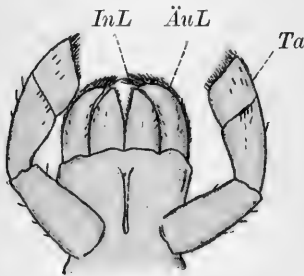


Fig. O.

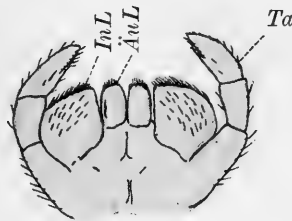


Fig. P.

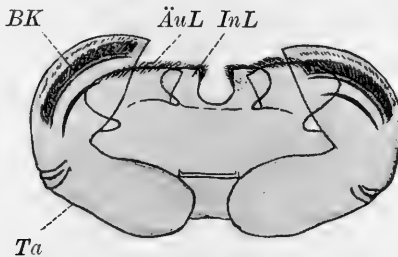


Fig. Q.

Fig. O. Unterlippe (2. Maxillen) von *Baetis*. *InL* innere Laden. *ÄuL* äußere Laden, beide freibeweglich. *Ta* Taster. 40:1.

Fig. P. Unterlippe von *Choroterpes*. Äußere Laden sehr breit. 45:1.

Fig. Q. Unterlippe von *Heptagenia*. Laden unbeweglich. Taster sehr groß mit Borstenkamm (*BK*). 20:1.

Alles in allem genommen zeigt es sich, daß die Mundgliedmaßen der Ephemeriden-Larven hoch entwickelte Gebilde sind, die sich in Anpassung an die verschiedenen Lebensgewohnheiten der Tiere in zum Teil weit auseinandergelagerter Richtung differenziert haben. Wir werden sehen, was im Imagostadium davon übrig bleibt.

### Nymphenstadium.

Schon im Stadium der Nymphe, wie man am besten die erwachsene, bereits mit Flügelstummeln versehene Larve bezeichnet, machen sich an ihren Mundteilen wichtige Veränderungen bemerkbar. Äußerlich zwar gleichen diese noch vollkommen denen der jungen Larve, aber die Schnittmethode zeigt uns, daß die Verkümmernng bereits begonnen hat. Fig. 1, Taf. 34 stellt einen Sagittalschnitt, etwas seitlich von der Medianebene, durch den Kopf einer Nymphe von *Choroterpes* dar. Die Mundwerkzeuge sind bereits im Schwinden begriffen, doch tritt die Verkümmernng nicht bei allen gleichzeitig und gleichmäßig ein. Unterlippe und Maxille sind noch fast in vollem Umfang erhalten geblieben, während die Oberlippe bereits bedeutend reduziert ist. Auffälligerweise sind die Mandibeln bereits in diesem Stadium fast völlig geschwunden, eine Erscheinung, auf die ich weiterhin noch genauer zu sprechen kommen werde.

### Subimago.

Mit dem Abstreifen der letzten Larvenhülle treten, in dem nun folgenden Subimagostadium, die endgültigen Verhältnisse der Mundteile auch äußerlich hervor. Fig. R zeigt die Mundteile einer Subimago von *Hexagenia limbata*, einer nordamerikanischen Ephemeride. Deutlich ist zu erkennen, daß die Verkümmernng ihren Höhepunkt noch nicht erreicht hat. Die Größe der einzelnen Teile, mit Ausnahme der Mandibeln, welche jetzt auch äußerlich bereits völlig geschwunden sind, ist etwas beträchtlicher als bei der Imago. Die Maxillen zeigen sich noch 2gliedrig, wobei das dünnere Endglied jedenfalls den Rest des Tasters darstellt, da ja die Maxille selbst schon bei der Larve nur 1gliedrig ist. Zwischen den ersten Maxillen sieht man die Unterlippe mit den beiden, jetzt noch 3gliedrigen, Tastern. Innere und äußere Laden sind scheinbar völlig miteinander verschmolzen, scheinbar, denn wie ein Horizontalschnitt (Taf. 34, Fig. 2) zeigt, ist die Trennung der Laden innerlich noch völlig erkennbar und verschwindet selbst bei der Imago nicht ganz. Eigentümlich ist allen Ephemeriden eine bogenförmige, vorspringende Leiste am

Vorderrand des Kopfs, vor der Oberlippe, die sich von der des fertigen Insects nicht wesentlich unterscheidet. Jene Leiste erschwert bei einzelnen Gattungen (*Hexagenia*, *Chloeon*) die Betrachtung der Mundteile, da sie diese dachartig überdeckt.

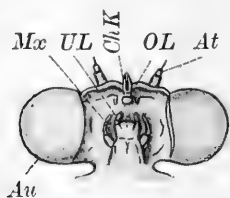


Fig. R.

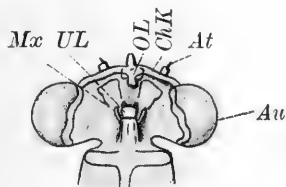


Fig. S.



Fig. T.

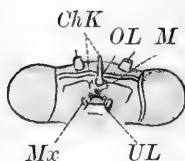


Fig. U.



Fig. V.

Fig. R. Kopf einer Subimago von *Hexagenia limbata* von unten gesehen. OL Oberlippe. UL Unterlippe mit den beiden noch 3gliedrigen Tastern. Mx Maxille (Endglied = dem Taster). ChK Chitinkamm. At Antennen. Au Auge. 12:1.

Fig. S. Kopf einer Imago von *Ephemera simulans*. Maxille 1gliedrig. Taster der Unterlippe nur noch 2gliedrig. 12:1.

Fig. T. Kopf von *Hexagenia limbata* (Imago). 10:1.

Fig. U. Dsgl. von vorn gesehen. M Mundöffnung. 10:1.

Fig. V. Kopf von *Chloeon bioculatus* (Imago ♀). 15:1.

### Imago.

Die ausgebildete Ephemeride, die Imago, endlich zeigt uns die Mundteile im Zustand hochgradiger Verkümmerung. Immerhin ist diese nicht bei allen Teilen gleichweit fortgeschritten. Verhältnismäßig am besten ist noch die Unterlippe ausgebildet, aber auch

diese ist zu einem kleinen, mit bloßem Auge selbst bei den größten Arten kaum sichtbaren Zäpfchen geworden. Doch trägt sie an ihrem Ende die stummelförmigen, jetzt nur noch 2gliedrigen Taster. Augenscheinlich ist das Basalglied verloren gegangen, das heißt mit der Unterlippe verschmolzen. Diese Verschmelzung ist, wie Taf. 34, Fig. 3 ergibt, aber auch jetzt noch nicht vollständig. Immer noch sind auf dem Schnitt die Taster sowie die Laden deutlich voneinander zu trennen. Zu beiden Seiten der Unterlippe werden die ersten Maxillen als 2 kleine, jetzt völlig ungliederte, tasterartige Gebilde sichtbar. Die Oberlippe ist zu einem winzigen, rundlichen Läppchen geworden, hat jedoch eigentlich noch am besten ihre ursprüngliche Form gewahrt, da sie eben auch schon bei der Larve verhältnismäßig einfach gestaltet ist. Die Mandibeln sind, wie bereits erwähnt, völlig geschwunden. TÜMPEL gibt allerdings im Gegensatz dazu an, daß dieselben als kleine, ungeliederte, fadenförmige Gebilde noch vorhanden seien. Ich habe jedoch weder auf Schnitten noch bei direkter Untersuchung etwas derartiges auffinden können und glaube um so eher im Recht zu sein, als auch PICTET bei der Beschreibung der Imagomundteile die Mandibeln mit keinem Wort erwähnt. Jedenfalls bleibt das Fehlen der Oberkiefer eine sehr auffällige Erscheinung. Man könnte sich dieselbe vielleicht noch am leichtesten erklären, wenn man von der Annahme ausginge, daß, durch einen Übergang von fester zu flüssiger Nahrung, die Mandibeln bereits früher als die übrigen Mundteile verkümmerten, ähnlich wie uns dies heute die Lepidopteren zeigen. Doch lassen sich darüber naturgemäß nur reine Vermutungen äußern.

Die Chitinbekleidung der noch vorhandenen Mundteile wird bei der letzten Metamorphose bis auf ein sehr dünnes Häutchen reduziert. Die Organe sind infolgedessen äußerst weich und in ihrer Form leicht veränderlich. Dazu kommt noch die, allen rudimentären Gebilden eigne, hohe Variabilität, sodaß es nicht leicht ist, eine genaue Beschreibung von ihnen zu geben. Irgend welche Unterschiede zwischen den Mundteilen männlicher und weiblicher Ephemeriden sind nicht zu bemerken, auch scheint die Verkümmerng bei allen Gattungen gleichweit und in gleicher Weise vorgeschritten zu sein, was sehr bemerkenswert ist, da ja die Mundteile der Larven diese Übereinstimmung durchaus nicht zeigen, vielmehr häufig genug sehr stark voneinander abweichen. Wahrscheinlich ist das Aufgeben der Nahrung bei den Ephemeriden eine sehr alte Erscheinung, älter als die Differenzierung der Larvenmundteile. Ebenso bemerkenswert

ist jedoch auch, daß deren später erfolgte Veränderungen keinen Einfluß auf die bereits im Schwinden begriffenen Imagomundteile auszuüben vermochten, eine Tatsache, die wiederum beweist, daß die einzelnen Glieder einer Entwicklungsreihe sich unabhängig voneinander verändern können, und die, ohne Zuhilfenahme der Determinantenlehre WEISMANN'S, schwerlich zu erklären sein dürfte. Für das hohe Alter der Verkümmerung der Mundteile spricht auch die bei allen Gattungen und Arten in völlig gleicher Weise vollzogene Änderung der Funktion des Darms.

### Bau des Darms.

Der Darm der Ephemeriden ist keineswegs, wie man vielleicht annehmen möchte, ebenso wie die Mundteile verkümmert, vielmehr hat er sich zu einem für diese Insectengruppe höchst wichtigen Organe umgewandelt. Von seinen 3 Hauptabschnitten, Vorderdarm, Mittel- und Enddarm, sind der erste und letzte ziemlich eng, während der mittlere Teil stark erweitert ist und besonders das Abdomen fast völlig ausfüllt. Am Übergang vom Vorderdarm zum Mitteldarm befindet sich der sogenannte Kropf, eine Erweiterung, die durch eine Ringfalte nach hinten begrenzt ist. Da FRITZE (Über den Darmkanal der Ephemeriden) Mittel- und Enddarm bereits richtig beschrieben, Bau und Funktion des Vorderdarms jedoch nicht völlig einwandfrei dargestellt hat, so kann ich mich bei der genauern Beschreibung auf den letztern beschränken.

Der Ösophagus beginnt mit der, bei der Imago ziemlich engen, Mundöffnung. Die bereits von FRITZE gerügte Behauptung, die Ephemeriden besäßen als Imagines keine Mundöffnung, ist völlig unbegründet, leider aber auch heute noch im Lehrbuche von CLAUS-GROBEN (7. Auflage 1905) zu finden. Der 1. Abschnitt des Vorderdarms steigt mehr oder weniger steil auf, um dann mit einem ziemlich scharfen Knick kurz vor dem Kropf nach hinten umzubiegen. Auf dem Querschnitt (Taf. 34, Fig. 4) erscheint der Ösophagus sternförmig, da die Wandung in Falten vorspringt. Seine innerste Bekleidung wird von einer sehr dünnen Chitincuticula gebildet, welche aufwärts bis zum Kropf geht. An der untern Seite der Mundöffnung ist sie beträchtlich verdickt und mit sehr kurzen, feinen Borsten besetzt. Auf diese Intima folgt ein anfangs niedriges, dann immer höher werdendes Epithel, welches sich durch den Kropf bis über die Ringfalte fortsetzt und dann allmählich in das flache Epithel des Mitteldarms übergeht. Das Auffälligste am Ösophagus ist die an

ihm ansetzende Muskulatur. Auf das Epithel folgt zunächst eine kräftige Ringmuskelschicht, welche von der Mundöffnung bis zur Umbiegung vor dem Kropf reicht. Sodann setzen, besonders am mittlern Teil des Pharynx, Dilatatoren an, welche sich in sternförmiger Anordnung (Taf. 34, Fig. 5), teils an der vordern Kopfwand, teils an einem etwa Uförmig gestalteten Chitinbogen befestigen, welcher mit seinen beiden freien Schenkeln den Vorderdarm umfaßt und an der vordern Kopfwand endet. Eine Längsmuskelschicht, wie FRITZE sie angibt, ist nicht vorhanden. Wahrscheinlich liegt, da FRITZE die Ringmuskulatur teilweise übersehen hat, eine Verwechslung mit dieser vor. Dieser Muskelapparat ist frühern Beobachtern keineswegs völlig entgangen. FRITZE deutet ihn auf seinen Abbildungen an, spricht aber nicht über seine Bedeutung. Auch bei TÜMPEL finde ich eine darauf bezügliche Bemerkung. „Eigentümlicherweise“ schreibt dieser, „wird der Schlund durch starke Muskeln zusammengeschnürt, sodaß schon aus diesem Grunde eine Nahrungsaufnahme unmöglich ist.“ Tatsächlich nehmen ja die Ephemeriden keine Nahrung auf, aber die Muskulatur dürfte sie schwerlich daran hindern, sie wäre dann ja auch völlig überflüssig. Vielmehr glaube ich ihre Bedeutung auf ganz anderm Gebiet suchen zu müssen: Sie macht den Ösophagus zu einer Saugpumpe für die Luftfüllung des Mitteldarms.

#### Funktion des Darms.

Daß der Mitteldarm der Ephemeriden bei der Imago, und zwar nur bei dieser, wirklich mit Luft gefüllt ist, läßt sich leicht feststellen. Zerschneidet man, wie bereits FRITZE angibt, eine Imago irgend einer Ephemeriden-Art unter Wasser, und preßt es ein wenig mit der Pinzette, so treten eine Reihe von Luftblasen aus dem Darm aus. Doch geschieht dies nur, wenn wirklich der Mitteldarm angeschnitten wurde, ein Durchschneiden des Enddarms hat nicht den gleichen Erfolg; auch läßt sich die Luft nicht nach vorn durch den Ösophagus pressen. Ich halte es jedenfalls für das Wahrscheinlichste, daß die im Darm enthaltene Gasart wirklich atmosphärische Luft ist, ein anderes Gas dürfte schwerlich in Frage kommen. Ob jedoch die aufgenommene Luft irgend welche Veränderungen erfährt, das ist freilich eine Frage, die sich nicht ohne weiteres beantworten läßt.

Die Art und Weise der Luftaufnahme ist bisher wenig berücksichtigt worden. Nur FRITZE beschreibt einen Sphincter, der den Mitteldarm der Ephemeriden gegen den Enddarm verschließt und

dem er, wahrscheinlich mit Recht, eine bedeutende Rolle für die Regulierung der Luftfüllung des Darms zuschreibt. Weit wichtiger jedoch scheint mir die Tätigkeit des Vorderdarms zu sein. Wie bereits erwähnt, ist der Ösophagus von einer starken Ringmuskelschicht umgeben, die ihn durch Kontraktion beliebig verengern oder auch völlig schließen kann. Das letztere dürfte besonders leicht an den beiden engsten Stellen, nämlich der Mundöffnung einerseits und der scharfen Umbiegung vor dem Kropf andererseits, möglich sein. Die Wirkung der Muskulatur wäre nun folgende: Soll der Darm des Tiers mit Luft gefüllt werden, so läßt dieses in den durch die Dilatatoren erweiterten Schlund Luft einströmen und preßt diese sodann vermittels der Ringmuskulatur in den Mitteldarm ein, wobei der von FRITZE beschriebene Sphincter sowie ein Verschuß am obern Ende des Vorderdarms den Wiederaustritt verhindern würden. Da die Ephemeride dieses Experiment natürlich beliebig wiederholen kann, so ist es ihr dadurch gestattet, den Darm, soweit überhaupt möglich, mit Luft vollzupumpen. Die Menge der jedesmal aufgenommenen Luft ist nicht ganz unbedeutend, da ja die kräftigen Dilatatoren die in Falten liegende Ösophaguswand jedenfalls bedeutend auszudehnen vermögen. Es ist übrigens wohl zu bedenken, daß die Luftfüllung des Darms allein das Insect nicht zum Steigen, ja nicht einmal zum Schweben befähigt. Auch glaube ich nicht, daß eine durch die Tätigkeit der Muskulatur eventuell eintretende Erwärmung der Luft genügen würde, um eine bedeutende Wirkung hervorzubringen. Wohl aber erleichtert zweifellos die Verringerung des spezifischen Gewichts den Flügeln ihre Arbeit, und vor allem vermag der Mitteldarm bei dem für die Ephemeriden so charakteristischen Auf- und Niedersteigen während des Hochzeitsflugs nach Art einer Schwimmblase zu wirken, da es dem Tiere ja völlig freisteht, ihn beliebig zu füllen und zu entleeren.

Mit dem bisher Gesagten scheint mir jedoch die Aufgabe des Muskelapparats noch keineswegs erschöpft zu sein. Vielmehr dürfte auf ihm noch eine zweite Eigenart des Ephemeridenflugs beruhen. Wie EATON bereits erwähnt und wie man sich durch Beobachtung leicht überzeugen kann, wird der Körper der Ephemeriden während des Aufsteigens fast senkrecht getragen, wobei das vorderste Beinpaar gerade ausgestreckt wird und wahrscheinlich ebenso wie die Schwanzborsten zur Erhöhung der Schwebefähigkeit und zur Erhaltung des Gleichgewichts beiträgt. Auch GROSS erwähnt diese Eigentümlichkeit des Flugs in seiner Arbeit „Über das PALMÉN'sche

Organ der Ephemeriden“, indem er dieses als Gleichgewichtsorgan für jene komplizierten Flugbewegungen auffaßt, ob mit Recht oder Unrecht, lasse ich dahingestellt, doch glaube ich mit Hilfe des Muskelapparats eine Erklärung der eigenartigen Flugstellung geben zu können. Stellen wir uns nämlich vor, daß nach Füllung des Mitteldarms mit Luft, der sowohl an der Mundöffnung wie an der Biegung vor dem Kropf geschlossene Ösophagus, durch die Dilatatoren erweitert wird, so muß notwendigerweise ein luftverdünnter Raum entstehen, was natürlich ein Leichterwerden des Kopfs und damit die aufrechte Stellung des Körpers zur Folge hat.

Man darf die biologische Bedeutung eines derartigen Flugapparats für die Ephemeriden nicht unterschätzen. Ich halte es sogar für durchaus nicht unwahrscheinlich, daß die damit verbundene Steigerung der Flugfähigkeit die Ursache der Darmumwandlung und damit der Verkümmernng der Mundteile geworden ist, daß also nicht die Aufgabe der Nahrungsaufnahme, sondern der Funktionswechsel des Darms das eigentlich Primäre ist. Eine Ephemeride, welche imstande ist, sich am Hochzeitsfluge lebhaft zu beteiligen, hat jedenfalls mehr Aussicht sich fortzupflanzen, als wenn sie etwas länger lebt, dafür aber, infolge geringern Flugvermögens, beim Hochzeitsfluge vorzeitig ermattet. Wie wichtig die dauernde Teilnahme daran für die Fortpflanzung ist, geht schon daraus hervor, daß, nach EATON, Paarung wie Eiablage mehrere Male stattfinden und in den Intervallen das Tier immer wieder zum Tanz zurückkehrt, um sich nach einem neuen Gatten umzusehen. Sicherlich ist es auch kein Zufall, daß gerade die besten Flieger unter den Ephemeriden im männlichen Geschlecht die höchst entwickelten Augen besitzen, da diese bei der geringen Ausbildung der Fühler wohl das wichtigste Organ zur Auffindung der Weibchen sind. Nebenbei dürfte die den Darm füllende Luft in mehr oder minder hohem Grad auch für die Atmung in Betracht kommen.

Der geschilderte Muskelapparat ist bei sämtlichen von mir untersuchten Arten vorhanden. Zwar findet er sich weder bei den verschiedenen Gattungen noch bei beiden Geschlechtern einer Art völlig gleich ausgebildet, aber die vorhandenen Unterschiede sind sehr gering und mehr quantitativer als qualitativer Natur. Ebenso wie die große Übereinstimmung der verkümmerten Mundteile deutet auch der überall gleichartig vollzogene Funktionswechsel des Darms auf das hohe Alter dieser Eigentümlichkeit der Eintagsfliegen hin,



gehören ja doch die Ephemeriden auch paläontologisch zu den ältesten Insectengruppen, die wir kennen.

### Zusammenfassung.

Die Resultate meiner Untersuchung sind also kurz gefaßt folgende: Die Mundteile der Ephemeriden sind im Imagostadium im Zustand völliger Degeneration. Dieselbe setzt ein im Stadium der Nymphe, wird bei der Subimago äußerlich vollzogen und ist bei der Imago vollendet. Die einzelnen Organe sind nicht gleichweit reduziert, doch weichen die verschiedenen Gattungen hierin nicht erheblich voneinander ab. Ein Einfluß der verschiedenen Ausbildung der Larvenmundteile auf die verkümmerten des vollendeten Insects ist nicht festzustellen.

Der Darm der Ephemeriden ist durchaus kein rudimentäres Gebilde. Er ist bei der Imago mit Luft angefüllt und dient hauptsächlich zur Erhöhung der Flug- und besonders Schwebefähigkeit, wobei ein Muskelapparat am Vorderdarm sowohl die Luftfüllung regelt wie die eigenartige Stellung der Tiere beim Hochzeitsfluge verursacht. Der Darm hat also zwar seine ursprüngliche Funktion eingebüßt, aber eine neue ist an ihre Stelle getreten. Und diese neue Funktion übertrifft sogar die frühere an biologischer Bedeutung. Sie trägt dazu bei, die extreme Anpassung dieser kurzlebigen Tänzer des Luftreichs an eine möglichst schnelle, sichere Fortpflanzung der Art, die letzte Ursache aller Umwandlung der Lebewelt, zu fördern.

---

### Literaturverzeichnis.

- PICTET, F. J., Histoire naturelle des Insectes néuroptères, Vol. 1, Genève et Paris 1843.
- EATON, A. E., A monograph of the Ephemeridae, London 1871.
- BRAUER, F., Neuroptera austriaca, Wien 1857.
- ROSTOCK, Neuroptera germanica, Zwickau 1888.
- FRITZE, A., Über den Darmkanal der Ephemeriden, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., 1888.
- KOLBE, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin 1893.
- TÜMPEL, Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach 1901.
- GROSS, J., Über das PALMÉN'sche Organ der Ephemeriden, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Anat., 1903.
-

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 34.

Fig. 1. Nymphe von *Choroterpes*. Sagittalschnitt, seitlich der Medianebene.

*O* Oberlippe, in Reduction begriffen, *M* Mandibel, bereits völlig geschwunden (nur noch leere Hülle), *Mx* Maxille, *Ul* Unterlippe.

Fig. 2. Subimago von *Hexagenia limbata*. Horizontalschnitt.

*O* Oberlippe, *Ul* Unterlippe, innere Laden  $L_1$  und äußere  $L_2$  noch erhalten, *T* Basalglied des Tasters.

Fig. 3. Imago von *Hexagenia bilineata*. Horizontalschnitt.

*Ol* Oberlippe, *Ul* Unterlippe, rechte und linke Hälfte noch getrennt, aber die Laden unter sich verschmolzen.

Fig. 4. Ösophagus von *Hexagenia limbata*. Querschnitt.

*Ch I* Intima (teilweise abgelöst), *Ep* Epithel, *Rgm* Ringmuskeln (Verengerer), *Dil* Dilatoren (Erweiterer) des Ösophagus.

Fig. 5. Kopf von *Hexagenia limbata*. Querschnitt.

*Oe* Ösophagus, *Rgm* Ringmuskulatur, *Dil* Dilatoren (sternförmig angeordnet), *Ch* Chitinbogen (Ansatzpunkt für den größten Teil der Dilatoren), *F* Fühler, *OG* Gehirn, *Au* Augen.

Fig. 6. Kopf von *Heptagenia venosa*. Annähernd medianer Sagittalschnitt.

*M* Mundöffnung, *Oe* Ösophagus, *Kr* Kropf, *Rg F* Ringfalte, *MD* Mitteldarm, *Rgm* Ringmuskeln, *Dil* Dilatoren, *Ch R* Chitinrohr (kurzer Ast quergetroffen), *Ol* Oberlippe, *Ul* Unterlippe, *OG* Oberschlundganglion, *UG* Unterschlundganglion, *Oe* Ocellus, *Tr* Trachee, *Fk* Fettkörper.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Samenreifung und Samenbildung bei *Locusta viridissima*.

Von

**Heinrich Otte.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 35–37 und 2 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Untersuchungsmethoden.

### I. Samenreifung.

Die Verteilung der Geschlechtszellen im Hoden.

Die Spermatogonien.

Die Spermatocyten 1. Ordnung.

Die 1. Reifungsteilung.

Die Spermatocyten 2. Ordnung und die 2. Reifungsteilung.

Schlußfolgerung.

Das akzessorische Chromosom.

Die Individualität der Chromosomen.

### II. Samenbildung.

A. Entwicklung der Geschlechtszellen von den Spermatogonien  
bis zur Spermatoide.

(Kern.)

Die Mitochondrien.

Das Idiozom.

## B. Umformung der Spermatide in das Spermatozoon.

Der Kern.

Centralkörper und Achsenfäden.

Der Mitochondrienkörper.

Umformung des Idiozoms zum Spitzenstück.

Der sogenannte Idiozomrest.

Das Spermatozoon.

Zusammenfassung.

**Einleitung.**

Zu einem beträchtlichen Umfang ist die Literatur über die Reduktionsvorgänge bei der Entwicklung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen in den letzten Jahren herangewachsen. Eine ganze Reihe von Forschern hat diese Vorgänge bei den verschiedensten Objekten aus dem Tier- und Pflanzenreich studiert.

Während noch vor 5—6 Jahren gänzlich verschiedene Resultate einander gegenüber standen — so werden im Lehrbuch von KORSCHULT-HEIDER 3 Typen des Reifungsverlaufs unterschieden —, schien in den letzten Jahren eine gewisse Einigung dahin erzielt zu sein, daß für die verschiedensten Objekte eine Präreduction im Sinne KORSCHULT-HEIDER angenommen wird.

Alle diese Arbeiten bauen sich aber mehr oder weniger auf gewissen Voraussetzungen bzw. Annahmen auf. Namentlich sind es drei Annahmen, die wieder untereinander in Beziehung stehen: die Conjugation der Chromosomen mit den Enden im Synapsisstadium, die Querteilung als Reductionsteilung, die Verteilung der 4 Einzelstücke der vor der 1. Reifungsteilung auftretenden „Tetraden“ auf die 4 Spermatiden.

Nachdem nun schon einige Arbeiten der letzten 2 Jahre gezeigt haben, daß diese Voraussetzungen nicht allgemein zutreffen, hielt ich es von vornherein für geboten, mich bei meinen Untersuchungen durch diese Voraussetzungen nicht beeinflussen zu lassen.

*Locusta viridissima* wurde als Untersuchungsobjekt deshalb gewählt, weil sie, wie auch andere Orthopteren, durch recht große und deutliche Chromatinverhältnisse ausgezeichnet ist und aus diesem Grunde von vornherein Erfolg versprach. Sind doch gerade auch an Orthopteren recht erfolgreiche Untersuchungen des Reifungsvorgangs angestellt worden. Namentlich McCLUNG hat verschiedene Locustiden und eine Reihe anderer Orthopteren vielfach untersucht (1900, 1902, 1905). Außerdem liegen noch kürzlich erschienene

Arbeiten von von BAUMGARTNER (1904), MONTGOMERY (1905) und FARMER-MOOR (1905). Davor haben namentlich noch SUTTON, DE SINÉTY und WILCOX die Samenreifung der Orthopteren studiert.

Aus der Verschiedenheit der Resultate, die diese Forscher über das im wesentlichen gleiche Objekt erlangt haben, geht zur Genüge hervor, daß nur die verschiedene Art des Studiums und der Auffassung die Resultate bedingt. Ich hielt es daher nach den bereits erwähnten neuen Gesichtspunkten für angebracht, mich auch dieses günstigen Objekts zu bedienen. Hierzu kommt noch, daß bei diesen Tieren das sogenannte akzessorische Chromosom vorhanden ist, das in den letzten Jahren viel Interesse beansprucht hat. Wie ich zeigen werde, bin ich in der Lage, über den gesamten Reifungsvorgang und namentlich über das akzessorische Chromosom neue Angaben machen zu können.

Das Material erwies sich aber als geeignet für das Studium der weitem spermatogenetischen Vorgänge, d. h. für dasjenige der Um- und Ausbildung der Samenzellen bis zum fertigen Spermatozoon. Also konnte ich auch diese Vorgänge eingehend studieren. In bezug auf sie ist es mit der Literatur wesentlich anders bestellt. Jedenfalls hat mich mein Literaturstudium auf keine nach neuern Gesichtspunkten unternommene ausführliche Arbeit über die Samenbildung der Locustiden und überhaupt der Orthopteren geführt, und da auch in dieser Hinsicht die Verhältnisse recht klar liegen, wie man sehen wird, so schien es auch in bezug hierauf wünschenswert, die Bearbeitung weiter zu führen.

Über *Locusta* und *Decticus* hatte GILSON 1885 recht umfangreiche Untersuchungen veröffentlicht, deren Inhalt in kurzem folgender ist.

Nachdem die Hodenzellen sich mehrmals geteilt haben, entsteht in jeder Zelle eine „Vacuole“. Diese Vacuole bildet sich zum hakenförmigen Spitzenstück um. Großes Gewicht legt GILSON darauf, daß das Spermatozoon durch einseitige (unipolare) Verlängerung der Zelle entstände.

VOM RATH (1892) führt zum Schluß seiner bekannten Arbeit über Chromatinreduction an, daß *Gryllotalpa*, also ein ganz naher Verwandter von *Locusta*, sich nicht zum Studium der Samenbildung eigne, und bildet nur einige fast fertige Spermatozoen ab.

Über eine meinem Objekt ferner stehende Orthoptere, *Forficula auricularia*, sind einige ältere Arbeiten vorhanden von CARNOY (1885) und von LA VALETTE ST. GEORGE (1887).

Kürzlich, schon nach Beendigung meiner Untersuchung, erschien

eine neue Arbeit über *Forficula* von ZWEIGER im vorläufigen Auszug. Soweit es aus dieser vorläufigen Mitteilung ersichtlich ist, weichen die Resultate über die Ausbildung der Samenelemente, noch mehr aber die der Chromatinreduction, beträchtlich von den meinigen ab.

Eine schon etwas neuere Arbeit von WILCOX (1895—96) über *Caloptenus* weicht in ihren Resultaten auch noch recht von unserer heutigen Kenntnis der Spermatogenese ab. Das Spitzenstück wird nach WILCOX aus dem Protoplasma gebildet, der Schwanzfaden wird von dem aus den Spindelfasern entstandenen Nebenkern abgeleitet.

Es ist auch eine neue Arbeit von SUTTON (1902) über *Gryllus* vorhanden. Die Untersuchung ist aber fast nur auf den „Nebenkern“ gerichtet und dürften auch hierüber nicht unanfechtbar sein, wie MEVES (1902) ausführt.

Es geben zwar mehrere Forscher an, die die Chromatinreduction bei Heuschrecken in den letzten Jahren studiert haben, daß sie demnächst eine Arbeit über die weitere Ausbildung der Spermatiden veröffentlichen werden. Es ist aber bis heute noch keine derartige erschienen, und dies ist wohl daraus erklärlich, daß die Untersuchung bei den jungen Spermatiden zuerst auf ziemlich verwickelte Verhältnisse stößt. Nachdem aber diese Schwierigkeiten überwunden sind, bietet sich *Locusta* als recht günstiges Objekt für die Untersuchung der Samenbildung dar und kann so eine nach Möglichkeit „vollständige“ spermatogenetische Arbeit liefern. Namentlich bin ich in der Lage, über mehrere Gebilde neue Angaben machen zu können, wovon ich hier nur die Mitochondrien, den sogenannten „Idiozomrest“, das Spitzenstück erwähnen möchte.

### Untersuchungsmethoden.

Die Hoden von *Locusta viridissima* wurden im August herauspräpariert und namentlich in HERMANN'Scher und ZENKER'Scher Lösung verschieden lange konserviert. Ganz ausgezeichnet konserviertes Material wurde mir von Herrn Dr. TÖNNIGES in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

Für das Studium der Chromatinverhältnisse, auch zur Darstellung der körner- und ringförmigen Mitochondrien erwies sich mir am bei weitem günstigsten die Konservierung mit ZENKER'Scher Flüssigkeit. Diese bewirkt zwar, wie alle Sublimatgemische, eine gewisse Schrumpfung, die aber vollkommen gleichmäßig ist.

Dagegen erhält die Konservierung nach HERMANN oder BENDA sehr gut die äußere Form der Zelle und eignet sich namentlich zum Studium der spätern Stadien der Spermatidenumbildung und auch zum Studium der Mitosen. Überhaupt war mir die Benutzung beider Methoden (BENDA und HERMANN) unerlässlich, um eine vollständige Untersuchung zu ermöglichen. Der äußere Nachteil, daß die Zellen nach ZENKER'scher Konservierung kleiner sind als nach HERMANN'scher und BENDA'scher, spielt keine Rolle.

Zur Färbung benutzte ich namentlich die Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN, ferner die BENDA'sche Mitochondrienfärbung. Für dringend nötig halte ich es, zur genauen Unterscheidung der chromatischen Substanz von andern Gebilden auch Kontrollpräparate mit typischen Chromatinfarben wie Alaunkarmin zu benutzen. Auf manche Einzelheiten der Konservierungs- und Färbungstechnik komme ich im Laufe meiner Arbeit zu sprechen.

## I. Samenreifung.

### Die Verteilung der Geschlechtszellen im Hoden.

Zum bessern Verständnis des Nachfolgenden möchte ich zunächst einen kurzen Überblick über die Bauverhältnisse des Hodens speziell im Hinblick auf die Verteilung der Geschlechtszellen geben, die, wie man später sehen wird, für deren Auffassung und Beziehung zueinander nicht unwichtig ist.

Der Hoden von *Locusta viridissima* besteht aus einer größeren Zahl schlauchförmiger Follikel, die in einen gemeinsamen Abschnitt und durch diesen in das Vas deferens einmünden. Jeder dieser Hodenschläuche (Textfig. A) ist von einer bindegewebigen Hülle umschlossen, in der vereinzelte Wandzellen liegen. Zahlreicher sind die Zellen am blinden Ende der Hodenschläuche, wo auch die Hülle stärker ist. Noch stärker ist die Wandung der Ausführungsgänge; in dieser liegen die somatischen Wandzellen dicht nebeneinander.

Wie bei den meisten Insecten, liegen in den Hodenschläuchen oder Follikeln, wie sie von manchen Forschern (MONTGOMERY, McCLUNG, GROSS) genannt werden, die Geschlechtszellen in Gruppen angeordnet, die von Cysten umschlossen werden. In einer Cyste sind die Stadien nur annähernd gleich; so kommen z. B. alle Stadien der 1. Reifungsteilung, spätere Prophasen, Metaphasen und Telophasen in ein und derselben Cyste vor.

In einem bestimmten Follikel sind nie auch nur die hauptsächlichsten Stadien der Samenentwicklung vorhanden. Bei den von mir untersuchten Hoden nahmen die Spermatiden bereits einen großen Teil des Follikels ein. Die Zone der Spermatogonien war auf einen relativ kleinen Bezirk am blinden Ende des Follikels beschränkt. Von einer Einteilung eines bestimmten Hodenschlauchs in regelmäßige Zonen „Keimzone, Wachstumszone, Zone der Reifungsteilungen und Zone der Umwandlung der Spermatiden“ kann hier also nicht die Rede sein. Ja in den meisten Fällen fehlt in einem bestimmten Hodenschlauch die Zone der Reifungsteilungen ganz, und auch die Wachstumszone kann bisweilen völlig fehlen.

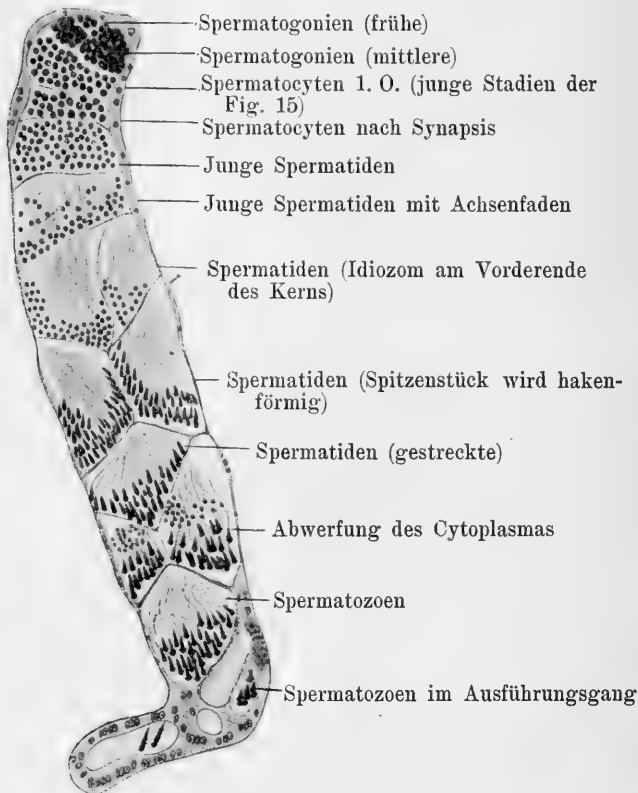


Fig. A.

In der Textfig. A habe ich einen Hodenschlauch im Längsschnitt abgebildet. Am blinden Ende liegen 3 Cysten mit Sperma-



togonien, von denen die äußerste kleinste Cyste die jüngsten Spermatogonien enthält, die vielleicht derselben Generation wie die in Fig. 2 abgebildete Spermatogonie angehören. Auf diese 3 Cysten mit Spermatogonien folgt eine Cyste mit ganz jungen Spermatocyten, die etwa der Fig. 15 entsprechen. Hieran grenzt eine Cyste mit etwas ältern Spermatocyten 1. Ordnung, an diese wieder junge Spermatiden. In allen folgenden Cysten liegen Spermatiden, und zwar sind diese in jeder folgenden, dem Ausführungsgang näher liegenden Cyste weiter ausgebildet. Das Nähere geht aus den Bezeichnungen hervor, die ich zu den Cysten hinzugefügt habe.

Aus dieser Darstellung sieht man, daß in einer Cyste, die dem Ausführungsgang näher gelegen ist, immer vorgeschrittenere Stadien liegen als in einer Cyste, die von ihr nach dem blinden Ende, bzw. den jungen Spermatogonien zu, liegt. Da man nur in seltenen Fällen den ganzen Hodenschlauch im Längsschnitt vor sich hat und dann auch noch nicht die betreffenden Stadien vorhanden zu sein brauchen, die man gerade studieren will, so drückt man vorteilhafter die Lagebeziehung der Stadien folgendermaßen aus: Zwischen 2 Cysten mit beliebigen Stadien kann nur eine Cyste liegen, deren Stadien in der Entwicklung zwischen diesen stehen. Dieser Umstand ist für das Studium des Reifungsvorgangs von großer Wichtigkeit. Namentlich wird es uns hierdurch möglich, die Stadien der Synapsis richtig anzuordnen. Ich werde bei der Besprechung der jungen Spermatocyten auf diese Lageverhältnisse zurückkommen. Ich möchte hier nur noch erwähnen, daß diese Lagebeziehungen für das Studium der Reifungsteilungen und Spermatocyten 2. Ordnung kaum förderlich sind, da diese Stadien schnell durchlaufen werden und so recht verschiedene Stadien in einer Cyste liegen.

### Die Spermatogonien.

Wie ich schon ausgeführt habe, liegen die Spermatogonien in Cysten gesondert und sind bei den von mir untersuchten Hoden auf einen mehr oder weniger kleinen Bezirk am blinden Ende des Hodenschlauchs beschränkt. Nach der Anzahl der Spermatogonien in einer Cyste vermag man ungefähr darauf zu schließen, ob die Spermatogonien einer frühern oder spätern Generation angehören.

Die ersten Generationen der Spermatogonien unterscheiden sich durch ihre Größe und durch den Reichtum an Protoplasma von den spätern Generationen. Durch die fortgesetzten aufeinander folgenden Teilungen werden die Zellen immer kleiner, und das Protoplasma

wird auf einen schmalen Rand beschränkt. Die Zellen sind bei den frühern Spermatogonien immer deutlich abgegrenzt, namentlich auf Präparaten, die mit HERMANN'Scher Lösung behandelt worden waren. Bei den letzten Spermatogoniengenerationen dagegen lassen sich keine Zellgrenzen mehr nachweisen. Da hier das Protoplasma sehr gering ist, liegen die Kerne dicht nebeneinander. Das Protoplasma der Spermatogonien ist fein granuliert, was wohl als der Ausdruck einer äußerst feinwabigen Struktur im Sinne BÜTSCHLI'S zu deuten ist.

Die Spermatogonien haben rundliche, oft etwas längliche Gestalt. Sie lassen in frühern Generationen eine rosettenförmige Anordnung innerhalb der Cysten erkennen, wie sie auch bei der Spermatogenese anderer Insecten beschrieben worden ist. In der Mitte einer jüngern Cyste fand ich oft eine den in den Wandungen liegenden Zellen ähnliche Zelle, die mit der von HENKING (1891) bei *Pyrrhocoris* beobachteten Zentralzelle identisch sein dürfte.

Im Protoplasma erkennt man bei geeigneter Färbung feine Körnchen oder Granulationen. Es sind dies die von BENDA und MEVES näher beschriebenen Mitochondrien. Die Körnchen reihen sich schon in den Spermatogonien bisweilen zu Fäden an, den Chondromiten. Ich werde diese Gebilde, ebenso wie das Idiozom und Centrosoma, die sich in den Spermatogonien nicht mit Bestimmtheit nachweisen lassen, im zweiten Teil meiner Arbeit im Zusammenhang behandeln.

Ich komme jetzt zu dem uns in diesem Teil der Arbeit ausschließlich interessierenden Bestandteil der Zelle, zu der chromatischen Substanz des Kerns. Hier begegnet man einem höchst eigentümlichen Verhalten, dessen Betrachtung von Interesse ist. Wir finden keine Spermatogonie, deren Kern eine gleichmäßige Verteilung des Chromatins aufweist. Die Chromosomen zerfallen zwischen den Spermatogonienteilungen nicht derartig, daß sie mit ihrer Substanz gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt erscheinen, wie es bei andern Tieren allgemein beschrieben worden ist. Es vollzieht sich vielmehr die Auflösung der Chromosomen in ihre Chromatinpartikeln so, daß keine Vermischung stattfinden kann.

In den Figg. 1—8 habe ich die Stadien von einer Spermatogonienteilung bis zur andern dargestellt. Diese Figuren sind nicht gleichen Generationen entnommen. Welchen Generationen bestimmte Spermatogonien angehören, läßt sich nur vermuten. Für unsere Betrachtungen spielt dies auch keine Rolle. In der Telophase einer Spermatogonienteilung liegen die Chromosomen in den Tochterzellen

auf einem Haufen. Wenn die Spindelfasern verschwinden und kaum noch erkennbar sind (Fig. 1), verteilen sich die Chromosomen und nehmen unregelmäßige Gestalt an. Eine Kernmembran kommt nicht zur Ausbildung. Auf einem weitem Stadium (Fig. 2) werden die Chromosomen noch unregelmäßiger und beginnen zu zerfallen. Jetzt treten die einzelnen Chromosomen aber nicht miteinander in Berührung, sondern jedes Chromosom ist von einer hellen Zone umgeben. Bei einer Anzahl von Chromosomen grenzt sich das Protoplasma gegen diese helle Zone ab.

Darauf zerfallen die Chromosomen in ihre Partikelchen (Fig. 3, 4, 5), wobei jedes Chromosom einen lockern Haufen feiner Chromatinkörper darstellt. Jedes Chromosom ist von einem hellen Hof umgeben, der wie eine Vacuole erscheint. Gegen diese Vacuole grenzt sich das Protoplasma scharf ab. Es ist also keine gemeinsame Kernmembran vorhanden, sondern das Protoplasma liegt zwischen den einzelnen Chromosomen. Jedes Chromosom bildet gleichsam einen Kern für sich. Es ist rings vom Kernsaft umgeben und ragt nicht bis an die Wandung seines Kerns.

In einer Spermatogonie der frühesten Generation (Fig. 3) ist das Protoplasma reichlich vorhanden und umgrenzt hier jede Vacuole der einzelnen Chromosomen. In den spätern Spermatogonien ist auch jedes Chromosom von einem hellen Hof umgeben (Fig. 4 u. 5). Aber das nur spärlich vorhandene Protoplasma umgibt diese hellen Höfe nur unvollkommen, sodaß sie ineinander übergehen. Aber auch hier berühren sich die Chromosomen nicht, da ja um jedes Chromosom eine helle Zone ist.

Nur ein Chromosom liegt auch hier in einer rings vom Protoplasma abgegrenzten Vacuole (Fig. 5 *ac*). Es ist dies das von McCLEUNG so benannte akzessorische Chromosom. Dieses Chromosom zeichnet sich hier durch stärkere Färbung vor den übrigen aus, ein Verhalten, das darauf zurückzuführen ist, daß die einzelnen Chromatinteilchen des akzessorischen Chromosoms sich nicht so sehr lockern wie bei den übrigen Chromosomen.

Man möchte im ersten Augenblick geneigt sein, bei diesem eigentümlichen Verhalten der Chromosomen an ein Kunstprodukt zu denken. Man findet aber dieses Verhalten bei allen nach den verschiedensten Methoden behandelten Objekten, namentlich auch bei solchen, die mit HERMANN'Scher Lösung behandelt worden waren, die auch sonst gar keine Schrumpfungerscheinungen bei meinem Objekt veranlaßt. Ein analoges Verhalten für den gesamten Chro-

matinkomplex, den Kern, daß nämlich eine helle Zone zwischen ihm und der Kernwand bleibt, ist ja oft beschrieben worden. Daß ein einzelnes Chromosom sich so verhält, ist für das akzessorische Chromosom bereits bekannt. Daß aber auch jedes gewöhnliche Chromosom sich so verhalten kann, ist noch kaum bekannt und meines Wissens nur von SUTTON (1902) für die Spermatogonien einer Orthoptere, *Brachystola magna*, erwähnt worden. „Each of the sixteen chromosomes of the larger group has also been enclosed in a separate vesicle during the period of metabolic activity, but these vesicles are practically always in communication with one another at their polar extremities, forming there a common compartment in which the six smaller units are frequently found.“

SUTTON hat aber nicht die Stadien von einer Teilung bis zur andern verfolgt. Dass die Vacuolen untereinander in Kommunikation stehen, gilt bei meinem Objekt nur für die vorgeschrittenen Spermatogoniengenerationen und hier wohl auch nur deshalb, weil das Protoplasma hier so spärlich vorhanden ist, daß es nicht, wie bei den jungen Stadien, jedes Chromosom ganz umschließen kann.

Allmählich verdichten sich die Chromatinhäufchen wieder und nehmen regelmäßige Gestalt an (Fig. 6). Das Protoplasma grenzt jetzt den gesamten Chromosomenbestand, den Kern, in toto ab. Nur das akzessorische Chromosom (Fig. 6 *ac*) ist in der spätern Prophase noch von einer eignen Vacuole umgeben, die ringsum vom Protoplasma begrenzt wird. Beim Eintritt in die Teilungsfigur schwindet auch diese Abgrenzung, und das akzessorische Chromosom liegt in der Peripherie, oft auch etwas unter der Äquatorialplatte der andern Chromosomen.

Als wesentliches Ergebnis dieser Betrachtungen möchte ich hervorheben, daß zwischen den Spermatogonienteilungen die Chromosomen während ihres Zerfallstadiums nicht untereinander in Berührung treten, sondern deutlich voneinander getrennt bleiben. Auf die weitere Bedeutung dieses Verhaltens werde ich bei der Besprechung der Individualität der Chromosomen näher eingehen.

Um nun einen Überblick und Vergleich der Chromosomen zu gewinnen, wenden wir uns zur Betrachtung der Äquatorialplatten der Spermatogonienteilungen, da sich uns nur hier die Möglichkeit bietet, sämtliche Chromosomen auf einem Schnitt zu haben. Durch Zählung einer ganzen Reihe solcher Äquatorialplatten bin ich zu dem Resultat gekommen, daß bei *Locusta viridissima* 33 Chromo-

somen vorhanden sind, und zwar kann man 32 gewöhnliche Chromosomen von dem bereits erwähnten akzessorischen unterscheiden. Ich finde die Richtigkeit dieser Zahlen dadurch bestätigt, daß in den Spermatocyten 1. Ordnung 16 gewöhnliche Chromosomen und 1 akzessorisches vorkommen. Aus dem Umstand, daß bei scheinbar günstig gelegenen Äquatorialplatten oft weniger Chromosomen gezählt wurden, so gewöhnlich 31, 30 und 29 Chromosomen, und in den Spermatocyten 1. Ordnung 15 gewöhnliche Chromosomen, den Schluß zu ziehen, daß die Zahl schwanke, halte ich für verfehlt. Einmal müßten dann ständig die geraden Zahlen 32, 30 oder 28 entsprechend den Zahlen 16, 15 oder 14 gefunden werden. Dann müßte auch die Zahl der großen Chromosomen schwanken, die ich aber bei günstig getroffenen Äquatorialplatten stets gleich gefunden habe. Es ist auch ganz natürlich und unvermeidlich, daß kleine Chromosomen durch andere, ihnen an Größe weit überlegene, verdeckt werden.

Es sind hier nämlich recht bedeutende Größenunterschiede bei den Chromosomen vorhanden. Wir zählen konstant 14 große, 2 mittlere und 16 kleine Chromosomen. Die 14 großen Chromosomen zeigen, wie ein Blick auf die Figg. 7 u. 8 erkennen läßt, eine charakteristische Anordnung in der Peripherie der Äquatorialplatte. Sie unterscheiden sich untereinander auch bedeutend an Größe. Namentlich erkennen wir in jeder Äquatorialplatte 2 besonders große Chromosomen, die alle übrigen an Größe übertreffen. Ich habe diese in der Fig. 7 als 1. Paar bezeichnet. Ihnen kommen an Größe 2 andere Chromosomen nahe, die sich also auch in jeder Äquatorialplatte erkennen lassen (Paar 2). Die 2 erwähnten mittelgroßen Chromosomen lassen sich auch gewöhnlich erkennen, namentlich daran, daß sie in der Mitte der kleinen Chromosomen liegen und sich von diesen deutlich an Größe unterscheiden.

So haben wir hier 3 Paare von Chromosomen kennen gelernt, die durch Form- und Größenverhältnisse vor den andern besonders ausgezeichnet sind. Betrachten wir uns daraufhin die andern Chromosomen, so vermögen wir auch diese zu Paaren anzuordnen. Mit einiger Sicherheit läßt sich dies begrifflicher Weise nur bei den großen Chromosomen tun. Die 16 kleinen Chromosomen unterscheiden sich zwar auch durch ihre Größe, aber die Größenunterschiede sind so gering, daß man sie danach nicht mit Bestimmtheit zu Paaren anzuordnen vermag. Soweit also der Größenunterschied so stark ist, daß man die Chromosomen mit Bestimmtheit wieder-

erkennen kann, vermag man sie zu Paaren anzuordnen. Man kann nun annehmen, daß sich alle 32 Chromosomen zu Paaren anordnen lassen. Es sind dann in den Spermatogonien 16 Paare von Chromosomen entsprechend den 16 Chromatinelementen der Spermatocyten 1. Ordnung, wie wir später sehen werden.

Außer diesen 16 Paaren der gewöhnlichen Chromosomen ist noch ein akzessorisches Chromosom vorhanden, das also in der Einzahl vorkommt. Es ist von bedeutender Größe und übertrifft hierin noch die 2 größten gewöhnlichen Chromosomen. Während der Mitose hat es seinen Platz in der Peripherie der Äquatorialplatte (Fig. 8 *ac*) oder auch etwas über oder unterhalb. Während der Metaphase (Fig. 9 *ac*) und Anaphase (Fig. 10 *ac*) bleibt das akzessorische Chromosom immer hinter den andern im Prozeß der Teilung zurück. Seine Teilstücke hängen noch zusammen, wenn die andern sich schon durchgeteilt haben. Dadurch, daß es nachrückt, kommt es in der Telophase etwas außerhalb des Chromatinkomplexes zu liegen. Es ist hier während der weitem Zerfallstadien immer durch seine seitliche Lage, besonders abgegrenzte Vacuole und dichtere Struktur von den übrigen Chromosomen unterscheidbar, wie wir es oben schon kennen gelernt haben (Fig. 1, 3, 5, 6 *ac*).

### Die Spermatocyten 1. Ordnung.

Wieviel Spermatogonienteilungen vorhanden sind, vermag man, wie schon erwähnt, nicht zu sagen. Sobald der letzte Teilungsprozeß beendet ist, bezeichnet man die Zellen als Spermatocyten 1. Ordnung. Infolge der fortgesetzten Teilungen der Spermatogonien sind die hieraus hervorgehenden jungen Spermatocyten sehr klein.

Die jungen Spermatocyten vermag man als solche mit Sicherheit daran zu erkennen, daß das Chromatin gleichmäßiger über den Kern verteilt ist, während ja bei den Spermatogonien jedes Chromosom von den andern unberührt bleibt.

Das Chromatin liegt in Brocken über den Kern verteilt (Fig. 12). Von einigen Brocken gehen feine Fäden aus; es erscheinen so einige Chromatinbrocken durch Fäden miteinander verbunden. Auf einem etwas weitem Stadium (Fig. 13) haben sich die Chromatinbrocken weiter zu Fäden umgewandelt. Es kommt so zur Bildung eines feinen Fadenwerks, dessen Fäden durch Chromatinpartikelchen verdickt sind (Fig. 14). Es scheint so das gesamte Chromatin sich zu einem feinen Netzwerk ausgebildet zu haben, das den Kernraum

ausfüllt. Nur an der Peripherie bleibt ein freier Raum zwischen diesem Netzwerk und der Kernmembran, die hier nur schwach ausgebildet zu sein scheint. Ob dieses Netz vollkommen einheitlich ist, d. h. ob es von einem zusammenhängenden Faden gebildet wird, ist schwer zu entscheiden. Ich halte es für wahrscheinlicher, daß man es hier mit einer Anzahl feiner langer Fäden zu tun hat, und habe für diese Annahme mehrere Gründe.

Die Fäden scheinen hier oft blind zu endigen, was in einem einheitlichen Netz nicht der Fall sein würde. Ferner laufen die Fäden hier oft einander einfach vorbei oder kreuzen sich, ohne daß, wie in einem einheitlichen Netzwerk, verdickte Knotenpunkte vorhanden sind. Schließlich besteht ein einheitliches Netz gewöhnlich aus regelmäßigen Maschen und Knotenpunkten, was hier durchaus nicht der Fall ist.

Immerhin ist bei diesen äußerst feinen Verhältnissen das Studium sehr erschwert und leicht Täuschungen ausgesetzt. Man wird daher besser sagen, daß das Vorhandensein eines einheitlichen Netzes kaum Wahrscheinlichkeit für sich hat, daß vielmehr alles dafür spricht, daß hier eine Reihe einzelner Fäden vorhanden ist. Dadurch, daß diese Fäden einander kreuzen, über- und untereinander, oder einander parallel verlaufen, bietet ein solcher Kern den Anblick eines Netzes.

Daß in den Spermatocyten der Heuschrecken nie ein zusammenhängendes, aus Chromatinfäden bestehendes Netz vorhanden ist, sagt auch MONTGOMERY in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über *Syrbula* (1905). „There is evidence that in *Syrbula*, as I have shown to be the case in *Peripatus*, there is a continuous linin spirem during the synapsis stage; but at no period of the first spermatocyte is there a continuous chromatin spirem.“

In diesem Fadenwerk kann man einige Fäden, die sich durch etwas tiefere Färbung auszeichnen, schon eine kurze Strecke verfolgen (Fig. 15). Auf einem etwas weitem Stadium (Fig. 16) ist dies besser möglich, und man sieht jetzt, daß immer 2 und 2, soweit man sie zu verfolgen vermag, einander parallel laufen. Diese parallelen Fäden nähern sich (Fig. 17), und es entstehen so Doppelfäden, während andere Einzelfäden noch einen Abstand voneinander haben. Bald ist der ganze Kern von dicken Fäden erfüllt, die jetzt ihre Doppelung kaum erkennen lassen (Fig. 18 u. 19). Diese Doppelfäden können wir besser verfolgen und sehen jetzt,

daß wir es mit einer Anzahl selbständiger Chromatinelemente zu tun haben.

Um in unserer Deutung sicherzugehen, ist es von großer Wichtigkeit, die Stadien in ihrer richtigen Reihenfolge zu gruppieren. Hier bot mir eine sichere Handhabung ihre Lage in den Hodenschläuchen. Daß die netzartigen Stadien der Figg. 13, 14 und vielleicht auch 15 ganz junge Spermatocyten sind, wird auch so augenscheinlich sein. Sicher entschieden ist dies aber dadurch, daß sie in Cysten angetroffen werden, die mehr nach dem blinden Ende des Schlauchs zu liegen als die Stadien der parallelen Fäden und der Doppelfäden. Wichtig ist, daß die parallelen Fäden (Fig. 16 u. 17) nicht durch Spaltung der dickern (Doppel-)Fäden (Fig. 18 u. 19) entstanden sein können, da sie ebenfalls mehr nach dem blinden Ende des Follikels zu liegen als die Doppelfäden. Es bietet sich uns so durch genauen Vergleich vieler Cysten in verschiedenen Follikeln eine sichere Handhabung im Gruppieren der Stadien.

Wir haben also gesehen, daß sich 2 fadenförmige Chromosomen der Länge nach aneinander legen. Es entspricht also dieses Stadium dem von vielen Autoren beschriebenen Synapsisstadium. Unter Synapsisstadium im ursprünglichen Sinne versteht man die Erscheinung, daß alles Chromatin in einem ziemlich dichten Knäuel an dem einen Pol des Kerns angehäuft ist. In diesem Synapsisstadium vollzieht sich, wie man jetzt annimmt, die Conjugation der Chromosomen zu bivalenten Chromatinelementen. Ein derartiges dichtes Knäuelstadium ist bei *Locusta* nicht vorhanden und kommt nach McCLUNG überhaupt bei Orthopteren nicht vor. Auch MONTGOMERY, der zuerst daß Synapsisstadium beschrieben hat, gibt in seiner letzten Arbeit (1905) über eine Heuschrecke an, daß ein Knäuelstadium nicht vorhanden ist.

Die Entstehung der Doppelfäden ist bisher von allen Forschern, die die Chromatinreduction an Orthopteren studiert haben, durch Spaltung eines einfachen Fadens angenommen worden. Im besondern ist aber nur MONTGOMERY auf diese frühen Stadien bei Orthopteren in seiner eben erwähnten Arbeit näher eingegangen. Ich werde noch später darauf zurückkommen.

Der von mir beschriebene Vorgang der parallelen Aneinanderlegung zweier Chromatinfäden entspricht den Prozessen, die in den letzten Jahren bei ganz verschiedenen Objekten beschrieben worden sind. Für Wirbeltiere ist dieses Verhalten von WINIWAITERS (1900) angegeben worden, von A. u. K. E. SLHREINER (1904) und MARÉCHAL



(1905) näher festgestellt worden. Bei einem Gastropoden, *Enteroxenos östergreni*, ist von K. BONNEVIE (1905) auch eine parallele Copulation beschrieben worden. Auch bei Pflanzen sind von ALLEN (1904) und JULES BERGHS (1905) ganz homologe Prozesse gefunden worden.

K. BONNEVIE findet bei *Enteroxenos* im Synapsisstadium dieselben Hauptzüge im Verhalten des Chromatins, die schon von A. u. K. E. SCHREINER (1904) für *Myxine glutinosa* beschrieben worden sind. Die Darstellung nach K. BONNEVIE gleicht der meinigen in dem wichtigen Vorgang der parallelen Zusammenlegung zweier Einzel-fäden. Ein wesentlicher Unterschied besteht darin, daß K. BONNEVIE von einem Netzwerk mit Knotenpunkten redet, während ich bei *Locusta* ein aus einer Reihe einzelner Fäden bestehendes Fadenwerk angenommen habe.<sup>1)</sup>

Nachdem bei *Locusta* die Chromosomen zur Conjugation geschritten sind, liegen sie eng aneinander, sodaß die Doppelung der Chromatinfäden oft nicht zu erkennen ist (Fig. 18 u. 19). Man sieht aber jetzt, daß man es mit einer Anzahl selbständiger Chromatin-elemente zu tun hat. Wenn schon vor dem Synapsisstadium kein zusammenhängendes Netz vorhanden war, sondern dies aus einzelnen Fäden bestand — ich habe oben mehrere Gründe hierfür angeführt —, so ist es augenscheinlich, daß von einem einheitlichen Faden, aus dem sich durch transversale Segmentierung die Chromosomen bilden würden, nicht die Rede sein kann. Vielmehr spricht alles dafür, daß man es schon vor der Synapsis mit einzelnen Fäden zu tun hat, deren Zahl 32 sein muß, da durch die paarweise Zusammenlegung 16 Chromosomen auf den spätern Stadien der Spermatocyten 1. Ordnung vorhanden sind, wie ich später zeigen werde.

Bald weichen die Fäden wieder etwas auseinander und lassen die Doppelung klar erkennen (Fig. 21 u. 22). Die 2 Längshälften eines Doppelfadens gleichen jetzt einander; es liegt jedem Chromatinteilchen des einen Fadens mit ziemlicher Regelmäßigkeit ein gleiches des andern Fadens gegenüber. Allmählich rücken die Längshälften noch weiter auseinander. Sie laufen jetzt einander parallel und umkreuzen sich und umwinden sich (Fig. 22—25). Nachdem die

---

1) Anm. nach Schluß der Arbeit: Nach Beendigung meiner Untersuchungen des Reifungsvorgangs sind, während ich mit dem Studium der Samenbildung beschäftigt war, mehrere äußerst sorgfältige und genaue Arbeiten von A. u. K. E. SCHREINER erschienen. Die Verfasser beschreiben bei allen Objekten eine Längsconjugation der Chromosomen und erwähnen, daß sie auch bei *Locusta* diese gefunden haben.

zusammengehörenden Fäden eine Zeitlang einen größeren Abstand voneinander gehabt haben, rücken sie allmählich wieder nahe aneinander.

Die Doppelfäden zeigen gewöhnlich gebogenen Verlauf, und wir erkennen, daß sie von ganz verschiedener Länge sind, während ihre Dicke im allgemeinen gleich ist. Die Doppelfäden nehmen an Dicke zu und verkürzen sich gleichzeitig. Sie gehen in die Prophase der 1. Reifungsteilung über. Der Zwischenraum der Doppelfäden wird erst auf der ganz späten Prophase undeutlich, wie wir später sehen werden.

Daß die Einzelfäden — nach ihm sind dies die Spaltheilfäden — auseinanderweichen und sich dann wieder aneinanderlegen, beschreibt auch MONTGOMERY für *Syrbula*. „Then comes a post-synapsis stage in which the chromosomes are no longer densely grouped, and when the longitudinal split is very clear. Very rarely does the longitudinal split become wider than shown in the largest chromosome of fig. 25. This was the maximum extent of separation seen of the halves of a split univalent chromosome, and from this stage through the following this split narrows gradually.“<sup>1)</sup>

Bevor ich den Verlauf, den die normalen Chromosomen nehmen, weiter verfolge, ist es zweckmäßig, jetzt die Besprechung des akzessorischen Chromosoms nachzuholen. Wenn sich das akzessorische Chromosom schon in den Spermatogonien von den andern Chromosomen verschieden verhält, so tritt diese Selbständigkeit in den Spermatocyten weit auffälliger zutage. Während nach der letzten Spermatogonienteilung die gewöhnlichen Chromosomen sich zu Chromatinbrocken und Fäden auflösen, die über den Kernraum durcheinander verteilt erscheinen, bleibt das akzessorische als ein zusammenhängendes Gebilde leicht erkennbar. Es unterscheidet sich ferner auffällig durch stärkere Färbung, wie es immer bei den chromatischen Gebilden der Fall ist, wenn sie zu einer dichten Masse kondensiert sind. Auch seine Lage ist ganz abseits; es wird nicht in die von den übrigen Chromosomen gebildete Kugelform einbegriffen, sondern es liegt dieser auf und bietet so das Aussehen eines selbst-

1) Anm. nach Schluß der Arbeit: Nach den neuen Arbeiten von A. und K. E. SCHREINER sind die auseinanderrückenden Chromatinfäden die längsconjugierten ganzen Chromosomen, wie ich es auch hier bei *Lorusta* gefunden habe. Dagegen legen sich nach der Darstellung von A. und K. E. SCHREINER die Chromatinfäden nicht wieder aneinander, sondern sie werden durch die 1. Reifungsteilung ganz voneinander getrennt.

ständigen 2. Kerns oder Nebenkerns (Fig. 13, 15, 17). Auf allen Schnitten, auf denen der Kern mit den andern Chromosomen in seinem ganzen Umfang getroffen ist, ist das akzessorische Chromosom nur quer zu sehen. Dies erklärt sich daraus, daß das akzessorische Chromosom die mehr oder weniger regelmäßige Form einer Platte hat, deren Flächendurchmesser vielleicht doppelt oder dreifach so groß ist wie der Querdurchmesser. Diese Platte liegt nun dem kugelförmigen Kern auf. Es ist also verständlich, daß, wenn man das akzessorische Chromosom in seiner ganzen Fläche sieht, entweder die andern Chromosomen der betreffenden Zelle gar nicht zu sehen sind oder nur unvollkommen (Fig. 12, 14, 16).

Ich komme nun zu einem sehr interessanten Verhalten des akzessorischen Chromosoms. Betrachtet man das in den Figg. 13–17 in der Zelle vorhandene akzessorische Chromosom, so sieht man, daß es kein vollkommen dichter Körper ist, sondern daß auch in ihm eine Auflockerung vorzugehen scheint. Auf etwas stärker differenzierten Präparaten erkennt man, daß das akzessorische Chromosom aus einem feinen Fadenknäuel besteht (Fig. 13a). Das in der Fig. 13a. ebenso wie die in den andern Nebenfiguren, dargestellte akzessorische Chromosom ist nicht stärker vergrößert, sondern in seiner ganzen Fläche getroffen. Aus der körperlichen Vorstellung erkennt man auch, daß die Größe des akzessorischen Chromosoms im Verhältnis zu den andern keine abnorme ist. Wie ich vielmehr zeigen werde, wird auf spätern Stadien das akzessorische Chromosom von einem oder vielleicht zweien der 16 gewöhnlichen Chromosomen noch an Größe übertroffen.

Wie die Fäden der gewöhnlichen Chromosomen sich verkürzen und verdicken, so ist dies auch bei dem akzessorischen der Fall. Es geht so das feine Fadenknäuel allmählich in ein dickeres über (Fig. 25). Recht interessante Verhältnisse sieht man in den Figg. 26a, b, c. Das akzessorische Chromosom entspricht hier in seiner Entwicklung und Dicke etwa dem der Fig. 27a. Während aber in der Fig. 27a der Faden noch so zu einem Knäuel verschlungen ist, daß man ihn in seiner Länge nicht verfolgen kann, sehen wir in den Figg. 26a, b, c, wie sich aus dem Knäuel allmählich ein einheitlicher Faden entwirrt, den wir hier zuerst in seiner Länge zu verfolgen vermögen.

Der Faden verdickt und verkürzt sich mehr und mehr (Fig. 26d, e, f). In Fig. 26 hat sich der Faden des akzessorischen Chromosoms in die Länge gestreckt und liegt am Rand des Kerns. Im allgemeinen ist aber der Faden in seiner Mitte gefaltet. Seine beiden Schenkel

können etwas auseinanderweichen, wie in Fig. 26f dargestellt. Diese Gestalt kann das akzessorische Chromosom beibehalten, bis es sich in einer Reifungsteilung teilt. Es kann aber auch seine äußere Form ändern. So verkürzt es sich bisweilen noch mehr, wodurch es hufeisenförmig erscheint (Fig. 34 ac). Gewöhnlich legen sich aber die beiden Schenkel dicht aneinander (Fig. 33 ac). Dies ist also auf der späten Prophase die gewöhnliche Gestalt; ein gestreckter Stab, der in der Mitte einen feinen Spalt zeigt. Als wichtiges Resultat des Studiums der Herausbildung des akzessorischen Chromosoms ist also hervorzuheben, dass dieser Spalt kein Längsspalt ist, sondern der Zwischenraum, der durch die Zusammenlegung der beiden Schenkel des akzessorischen Chromosoms entstanden ist.

Der Faden des akzessorischen Chromosoms unterscheidet sich wesentlich dadurch von den übrigen Chromatinfäden, daß er immer vollkommen glatt ist und nicht wie die andern aus feinen Chromatinkörnchen zusammengesetzt erscheint. Während auf den frühern Stadien das akzessorische Chromosom sich auffällig von den andern abhebt, ist es in der spätern Prophase der 1. Reifungsteilung wesentlich durch seine glatte Oberfläche von den übrigen unterschieden (Fig. 33, 34). Beim Eintritt der Chromosomen in die 1. Reifungsteilung schwindet auch dieses Unterscheidungsmerkmal, da alle Chromosomen eine glatte Oberfläche annehmen.

### Die 1. Reifungsteilung.

Die gewöhnlichen Chromosomen hatte ich bis zum Stadium der Fig. 27 verfolgt, wo sie als Doppelfäden ihre Doppelung mehr oder weniger deutlich erkennen lassen. Die größern von ihnen sind oft in der Mitte ihrer Länge umgebogen und bilden so Schleifen oder Winkel. Ihre freien Enden neigen sich jetzt gewöhnlich gegeneinander, sie legen sich mehr oder weniger dicht aneinander und können auch verkleben (Fig. 28, 29, 30, 31). Dadurch entstehen ringförmige Figuren, die gewöhnlich länglich, und an dem Punkt, wo sich die beiden Schenkel der Schleifen mit ihren Enden aneinander gelegt hatten, oft offen sind. Der Zwischenraum zwischen den beiden Fäden, die sich in der Synapsis aneinander gelegt hatten, ist hier noch recht deutlich sichtbar. Er verläuft in der Mitte der Ringe, die also Doppelringe sind. Von jetzt ab, wo sich die Chromatin-elemente zur 1. Reifungsteilung mehr und mehr zu kompakten Körpern zusammenziehen, wird dieser Zwischenraum immer undeutlicher und

ist kurz vor dem Eintritt in die Spindel nicht mehr sichtbar. Da aber die Chromosomen eines Kerns ungleichweit in ihrer Entwicklung sind, so vermag man auch auf diesen späten Stadien bei einigen Chromosomen, die sich noch nicht so verdichtet haben, diesen feinen Spalt zu erkennen (Fig. 37a).

Je nachdem die Schenkel der Schleifen mehr oder weniger mit ihren Enden gegeneinander konvergieren und nach der Krümmung die die Schenkel zeigen, erhalten wir alle Übergänge von vollständigen Ringen zu 2 parallel verlaufenden Stäben (Fig. 32—39). Es kann nun oft an der Biegungsstelle der Schenkel zu einer Durchteilung kommen, wie in Fig. 36a angedeutet und in Fig. 38a ziemlich ausgeführt ist. In Fig. 33 sehen wir 2 Stäbe, die dicht aneinander gelagert sind. Der zwischen ihnen längsverlaufende Spalt ist also entstanden durch eine Aneinanderlegung der Schenkel und eine quere Durchschnürung in ihrem Winkel. Der in jedem Schenkel am blinden Ende noch angedeutete Spalt repräsentiert den Zwischenraum, der durch die Conjugation der Chromatinfäden entstanden ist.

Ich habe bisher nur das gewöhnliche Verhalten der großen Chromosomen geschildert. Es braucht aber der Doppelfaden sich nicht immer in seiner Mitte umzubiegen, sondern er kann gestreckt bleiben. Es entsteht so ein Doppelstab, dessen in der Mitte längsverlaufender Spalt den Zwischenraum darstellt, der durch die Aneinanderlegung der Fäden in der Synapsis entstanden ist. In der Mitte seiner Länge zeigt dieser Stab oft eine Durchteilung oder eine Divergenz der Einzelfäden (Fig. 31). Diese Umbiegung nach außen kann so weit gehen, daß ein gleichmäßiges Kreuz entsteht (Fig. 32). Diese bei *Locusta* selten kreuzförmigen Figuren treten bekanntlich in der Spermatogenese sehr vieler Tiere auf und werden hier als Vorstadien der Vierergruppen oder Tetraden beschrieben. Im weiteren Verlauf dieser Arbeit werde ich zeigen, daß diesen Tetraden gar nicht die Bedeutung zukommt, die man ihnen gewöhnlich zuschreibt, daß in ihnen nicht die Teilstücke für die 4 Spermatiden ausgeprägt sind.

Diese einfachen, also nicht zusammengefalteten Doppelstäbe werden von den größten Chromosomen nie, von den mittelgroßen vielleicht 1- oder 2mal in jeder Zelle gebildet. Es läßt sich wegen der bedeutenden Größenunterschiede nicht feststellen, ob hier eine Gesetzmäßigkeit herrscht.

Die Form der nicht umgebogenen Doppelfäden wird stets von den kleinen Chromosomen beibehalten. Diese können sich bei ihrer

Kürze, aber gleichen Dicke mit den andern Chromosomen nicht zu Ringen umbiegen (Fig. 29—32). Sie sind als kurze Doppelfäden, die in der Mitte oft etwas auseinanderweichen, erkennbar. Bisweilen sind sie auch in der Mitte dünner geworden und zeigen hier den Ausdruck einer Querteilung. Sie bilden so typische Tetraden, die in günstigen Fällen beim Eintritt in die 1. Reifungsteilung ihre Tetradenform deutlich erkennen lassen (Fig. 42). Die meisten kleinen Chromosomen sind aber zu länglich kompakten Körperchen verdichtet und lassen so ihre Struktur nicht erkennen.

Vor dem Eintritt in die 1. Reifungsteilung nehmen die Chromosomen eine glatte Oberfläche an. Entsprechend der verschiedenen Form in der frühen Prophase, haben wir hier kompakte, kugelförmige oder zylinderförmige Chromatinelemente. Andre dagegen sind schon vollkommen durchgeteilt, die beiden Teile entsprechen den beiden Schenkeln der frühern Schleife. Ebenso sind die kleinen Chromosomen kompakte Körperchen, oder sie lassen auch bisweilen ihren Tetradenbau deutlich erkennen.

Überlegt man sich, wie die Doppelringe sich in der 1. Reifungsteilung teilen könnten, so erkennt man schon, daß nur eine quere Durchschnürung möglich ist, eine Teilung also in 2 Halbringe, deren jeder doppelt ist; denn daß die 2 den Doppelring bildenden Ringe, also die ursprünglichen Fäden, die sich in der Synapsis aneinander gelegt hatten, auseinander gingen, ist bei diesen kompakten kugelförmigen Körpern kaum denkbar.

Man hat bei *Locusta* aber diese theoretischen Betrachtungen nicht nötig zur Erklärung der 1. Reifungsteilung. Wir sahen die Teilung bei manchen Chromatinelementen in der Prophase schon fast ausgeführt (Fig. 37, 38). Dieselben Elemente, die Tochterchromosomen ein wenig auseinander gerückt, erkennt man in der späten Metaphase der Fig. 45 wieder. Auch in der frühen Anaphase sieht man mit absoluter Sicherheit, daß die frühern Doppelringe quer in 2 Halbringe geteilt worden sind. Da nun, wie ich oben gezeigt habe, die Ringe durch Umbiegung eines Doppelfadens entstanden sind, so ist diese quere Teilung eines Doppelrings in 2 Halbringe auch eine Querteilung der ursprünglichen Doppelfäden. Dieselbe Art der Teilung findet auch bei den kleinen stabförmigen Chromosomen statt. In seltenen Fällen lassen diese bei Einstellung in die Spindel die Tetradenform noch deutlich erkennen (Fig. 42). Wir sehen, wie der Stab in der Mitte quer durchgeteilt wird, während gleichzeitig

der durch die Zusammenlegung entstandene Längsspalt recht deutlich ist.

Es werden also in der 1. Reifungsteilung die Doppelfäden in der Mitte ihrer Länge quer durchgeteilt, bei den Ringfiguren in dem Punkt, in dem sich der Doppelfaden zu einem Ring umgebogen hatte. Die Doppelfäden waren entstanden durch parallele Conjugation zweier Einzelfäden. Diese beiden zu einem zweiwertigen Chromatinelement verbundenen Chromosomen bleiben zusammen; das bivalente Chromatinelement wird nur quer halbiert.

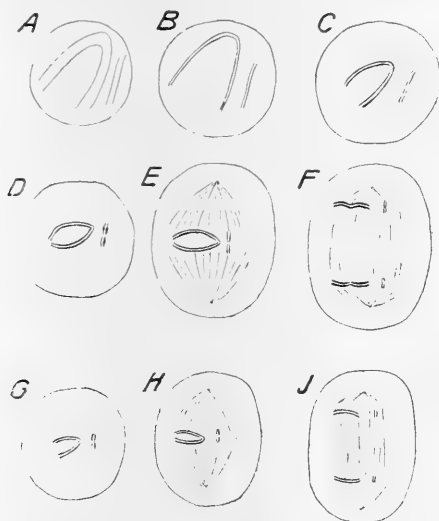


Fig. B.

In der Textfig. B habe ich den Vorgang schematisch darzustellen versucht, und zwar habe ich ein großes ringförmiges und ein kleines stabförmiges (tetradenförmiges) Chromosom in seinem Reifungsverlauf dargestellt. In den jungen Spermatocyten (A) verlaufen je 2 Einzelfäden einander parallel. Natürlich vermag man in Wirklichkeit die parallelen Fäden nur eine gewisse Strecke zu verfolgen. In der Synapsis (B) legen sich diese aneinander. Der lange Doppelfaden biegt sich um zu einer Ringform, verkürzt und verdickt sich (C) und zeigt oft an der Umbiegungsstelle eine Durchteilung (D). Der kleine Doppelfaden verkürzt und verdickt sich ebenfalls und zeigt in der Mitte auch oft eine Durchteilung (C, D). In der 1. Reifungsteilung werden die Doppelfäden quer durchgeteilt (E, F).

In einer günstig gelegenen Äquatorialplatte (Fig. 40, 41) der 1. Reifungsteilung erkennt man 16 Chromosomen, entsprechend den 32 oder 16 Paaren der Spermatogonien (Fig. 40, 1—8). Von diesen liegt oft 1 in der Mitte (8), bei den Spermatogonien 1 Paar (Fig. 7, 8). Ständig liegen 7 große in der Peripherie (Fig. 40, 1—7; 41, 1—7). 1 von den 7 großen in der Peripherie gelegenen Chromosomen vermag man durch seine besondere Größe zu unterscheiden, entsprechend den 2 besonders großen der Spermatogonien (Fig. 40, 41, 1; 7, 1). Ein anderes Chromosom (2) kommt diesen an Größe nicht gleich, übertrifft aber doch noch die andern so, daß es in jeder günstig gelegenen Äquatorialplatte wieder erkannt werden kann; auch dieses entspricht dem Paar 2 der Spermatogonien. Ferner sind hier 8 kleine Chromosomen, entsprechend den 16 kleinen der Spermatogonien, vorhanden.

Man sieht also, daß allen diesen Chromosomen die doppelte Anzahl in den Spermatogonien entspricht. Ja soweit es möglich ist, bestimmte Chromosomen in den Äquatorialplatten der 1. Reifungsteilung wieder zu erkennen, vermag man für jedes Chromosom 2 entsprechende oder 1 Paar in den Spermatogonien zu finden. Diese Verhältnisse sind dadurch zu erklären, daß jedes Chromosom aus 2 homologen oder 1 Paar Chromosomen der Spermatogonien besteht. In der Synapsis habe ich zudem gezeigt, daß jedes Chromatinelement durch parallele Aneinanderlegung zweier gleicher Fäden gebildet wird. Es werden also die 2 sich zusammenlegenden Fäden von 1 Paar Chromosomen der Spermatogonien entstanden sein. Ich werde auf diese wichtigen Verhältnisse bei Besprechung der Individualität der Chromosomen noch zurückkommen.

Das akzessorische Chromosom war in den Figg. 33 u. 34 durch seine glatte Oberfläche leicht erkennbar. Bei der Ausbildung der Spindel ist es manchmal nicht möglich, es unter den übrigen Chromosomen zu erkennen. Wenn die übrigen Chromosomen in die Äquatorialplatte eintreten, kann es in jeder beliebigen Lage in der Zelle vorkommen. Nach McCLEUNG (1902) liegt es einem Pol näher, nach DE SINÉTY (1902) im Protoplasma. Ich finde übereinstimmend mit BAUMGARTNER (1904), daß es beide Lagen haben kann. Es kann aber auch sogar in der Äquatorialplatte liegen (Fig. 41 ac). Interessant ist, was ich bei *Locusta* gefunden habe, daß das akzessorische Chromosom nur von einer von einem Pol ausgehenden Mantelfaser erfaßt wird (Fig. 42, 43, 46). Es wird so in die Nähe des einen Pols ge-



zogen. Es wird also in der 1. Reifungsteilung nicht geteilt, sondern geht ungeteilt in eine der beiden Tochterzellen über. Von den Spermatocyten 2. Ordnung hat also die Hälfte ein akzessorisches Chromosom, während die andere Hälfte keins besitzt.

### Die Spermatocyten 2. Ordnung und die 2. Reifungsteilung.

Ich verließ die gewöhnlichen Chromosomen in der frühen Anaphase der 1. Reifungsteilung. Sobald die Tochterchromosomen auseinander rücken, erkennt man an vielen von ihnen wieder eine Einschnürung, die manchmal in der späten Anaphase bis zur Durchteilung gehen kann. Wie wir wissen, sind die Tochterchromosomen doppelte Halbringe, die aus 2 längs aneinander gelegten Fäden bestehen. Betrachtet man nun die Chromosomen der Figg. 47 u. 48, so sieht man, daß die Einschnürung eines jeden Tochterchromosoms nicht bedingt sein kann durch den Zwischenraum zwischen diesen Fäden. Es ist vielmehr eine quere Einschnürung.

Da die Andeutung einer Zweiteilung der Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung als einziger Anhaltspunkt für die Teilungsebene der 2. Reifungsteilung in mehreren neuen Arbeiten angenommen wird, so möchte ich hierauf noch näher eingehen. MONTGOMERY und FARMER u. MOORE (1905) halten für mehrere Objekte aus dem Tier- und Pflanzenreich das Auftreten einer Zweiteilung der Tochterchromosomen für durch die ursprüngliche Längsspaltung bedingt. MONTGOMERY schreibt in seiner letzten Arbeit (1905) über *Syrbula*, also einen nahen Verwandten von *Locusta*: „In the anaphase of this reduction division as homologous univalent chromosomes move apart from each other, each opens up in the form of a V. This opening is the reappearance of the longitudinal split, since it is cleft along the long axis of each univalent chromosome. In no way can it be considered a transverse split, a space between two univalent chromosomes. The split is widest and appears first at the end of the chromosome turned toward the equatorial plane, and rarely extends quite through the opposite end.“ In den frühen Anaphasen, die MONTGOMERY abbildet, weichen die Chromosomen so auseinander, wie Chromosom a in Fig. 46. In den etwas spätern Anaphasen haben die Tochterchromosomen zum Teil eine ähnliche Form wie Chromosom b in Fig. 49.

Dies ist nach MONTGOMERY in Form eines V geöffnet, und zwar

ist diese Öffnung das Wiederauftreten des Längsspalts nach MONTGOMERY.

Wenn alle Chromosomen an ihren Enden erfaßt würden und so wie Chromosom a in Fig. 46 u. 49 auseinander rückt, daß sie also nach der Teilung mit ihrer Längsachse parallel zur Spindelachse stehen, könnte dies zutreffen.

Bei *Locusta* trifft dies aber nicht zu. Hier rücken die meisten Tochterchromosomen einander parallel auseinander. Das Chromosom b in Fig. 49 ist also ein Halbring, der sich mehr umgebogen hat. Das Chromosom b in Fig. 46 ist ein ringförmiges, genau wie das Chromosom b in der späten Prophase der Fig. 39. Das Lumen des Rings kann hier gar nicht durch ein Aufspringen des Längsspalts bedingt sein, da die Tochterchromosomen noch zu dicht aneinander sind. Eine Durchteilung in der Mitte dieser Tochterchromosomen würde also eine Querteilung sein. Wäre dies der ursprüngliche Längsspalt, so dürften wir auch keine einheitlichen runden Schleifen antreffen, was aber der Fall ist, wenn die quere Einschnürung noch nicht ausgeprägt ist.

Diese V-förmigen Tochterchromosomen sind bei *Locusta* relativ selten; gewöhnlich sehen wir ein Verhalten wie in Fig. 47 oder 48, wo eine Deutung keinem Zweifel unterliegen kann. In der spätern Anaphase ist diese Zweiteilung der Tochterchromosomen gewöhnlich noch stärker ausgeprägt (Fig. 50). Alle 16 Tochterchromosomen, jedes durchgeschnürt, sind in der Tochterplatte der Fig. 51 dargestellt.

So bestimmt wir gesehen haben, daß bei den großen Tochterchromosomen die Zweiteilung durch eine quere Einschnürung bedingt ist, so können wir dies bei den kleinen Chromosomen nicht nachweisen. Es ist dies aber auch nicht unbedingt nötig, nicht weil in den bisherigen Arbeiten über Orthopteren überhaupt nur die großen ringförmigen Chromosomen betrachtet worden sind, sondern weil wir sehen werden, daß wir die 2. Reifungsteilung aus ihrer Prophase und Metaphase am sichersten deuten können. Auf jeden Fall dürfen wir aus der Anaphase der 1. Reifungsteilung allein nicht die 2. Reifungsteilung erklären wollen.

Die Pause zwischen den Reifungsteilungen kann verschieden lang sein. Sicher folgt bisweilen direkt auf die 1. Reifungsteilung die 2. So kommt es vor, daß in einer Cyste Telophasen der 1. Reifungsteilung sind und Metaphasen der 2. ohne Übergänge. Die Tochterchromosomen lockern sich dann wohl nur etwas aus

dem gedrängten Haufen, den sie in der Telophase bildeten, und treten direkt in die 2. Reifungsteilung ein, ohne inzwischen größere Umgestaltungen durchgemacht zu haben. Die Spermatocyten 2. Ordnung sind deshalb auch recht selten. Nie kommt es zu einem Ruhestadium. Die Chromosomen verteilen sich über den Kern, sodaß auf einem Schnitt nur einige sichtbar sind.

Sie nehmen jetzt eine rauhe Oberfläche an und lockern sich, sodaß sie weniger tief gefärbt sind (Fig. 53, 54). Sie strecken sich mehr und mehr in die Länge, sodaß Schleifen entstehen. In der späten Telophase der Fig. 53 erkennt man namentlich noch ein in 2 Teile zerfallenes Tochterchromosom der 1. Reifungsteilung. In Fig. 54 sieht man ebenfalls einige Tochterchromosomen, die sich schon ein wenig gelockert haben und eine geringere Färbbarkeit angenommen haben. In Fig. 55 ist das eine in 2 Teile zerfallende Tochterchromosom etwas gestreckt, das andere dagegen bedeutender in die Länge gezogen. Ebenso in die Länge gezogene Tochterchromosomen sind in der Fig. 56 abgebildet. Es entsprechen also bei diesen Schleifen die beiden Schenkel den 2 Teilstücken der Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung, die sich hier mehr in die Länge gestreckt haben. Geht dieser Vorgang weiter und neigen sich die Schenkel der Schleifen mit ihren freien Enden gegeneinander, so entstehen mehr oder weniger vollkommene Ringe genau wie in der Prophase der 1. Reifungsteilung (Fig. 58, 59).

Diese ringförmigen Figuren lassen jetzt sehr schön ihre Doppelung, ihre Zusammensetzung aus 2 parallelen Fäden, erkennen. Sie beweisen so, daß wir mit der Erkenntnis der 1. Reifungsteilung recht gehabt haben, daß nämlich in der 1. Reifungsteilung nicht die beiden längs aneinander gelegten Fäden voneinander getrennt worden sind. Die Doppelringe können mehr oder weniger rund oder länglich, geschlossen oder offen sein, genau wie in der Prophase der 1. Reifungsteilung. Die Doppelringe sind in der Mitte auch oft scharf umgeknickt und können wieder eine Durchschnürung zeigen. Diese Einschnürung wird bei den Chromosomen der 1. Reifungsteilung bisher gewöhnlich für den Ausdruck der Aneinanderlegung zweier Chromosomen mit ihren Enden angesehen. Die kleinen Chromosomen können hier auch wieder dieselben Tetraden bilden, wie in den Spermatocyten 1. Ordnung (Fig. 60). Wie Fig. 58 zeigt, können einige Chromosomen sich zu Doppelfäden und Ringen umformen, während andere ihre Form behalten, nur etwas unscharfe Oberfläche zeigen.

Die Prophase der 2. Reifungsteilung gleicht also vollkommen der der 1. Nur sind die Spermatocyten 2. Ordnung und ihre Chromatinelemente nur halb so groß wie die gleichen Stadien der Spermatocyten 1. Ordnung. Es findet ja kein Ruhestadium der Spermatocyten 2. Ordnung statt, in dem diese heranwachsen könnten. Ein Vergleich der Fig. 54 ff. mit den gleichen Stadien der Spermatocyten 1. Ordnung zeigt diese Größenunterschiede recht deutlich. Sämtliche Figuren sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

Vor dem Eintritt in die Spindel verdichten sich die Doppelringe wieder (Fig. 61, 62, 63). Auch die kleinen Chromosomen sind verdichtet, aber fast immer durchgeteilt. Nicht selten lassen sie noch ihren Tetradenbau in der Metaphase erkennen (Fig. 64, 65). Es ist jetzt nicht mehr zu unterscheiden, ob bestimmte Chromosomen, die in die 2. Reifungsteilung eintreten, ihre Form als Tochterchromosom der 1. Reifungsteilung bewahrt hatten oder sich inzwischen ringförmig umgebildet hatten.

In den Fällen, in denen die 2. Reifungsteilung direkt ohne Übergangsformen neben den Telophasen der 1. Teilung liegt, darf man wohl annehmen, daß in der 2. Reifungsteilung die Chromosomen in der Ebene geteilt werden, in der sie schon in der Anaphase der 1. Teilung mehr oder weniger vollkommen durchgeteilt waren. Es ist dies die allgemeine Ansicht der Forscher, und es wird oft die Andeutung einer Teilung der Tochterchromosomen der 1. Teilung als alleiniger Beweis für die 2. Reifungsteilung angesehen. Wie außerdem die Figg. 66 u. 67 zeigen, haben die Chromosomen der 2. Reifungsteilung oft dieselbe Gestalt wie die der Anaphase der 1. Teilung. Direkt bewiesen ist hiermit aber noch nicht, daß die Teilungsebene der 2. Reifungsteilung dieselbe ist wie die in den Tochterchromosomen der 1. Teilung vorhandene, zumal ja noch mehr oder weniger starke Umgestaltungen der Chromosomen zwischen den beiden Reifungsteilungen stattfinden können.

Im letztern Fall kommt es zur Bildung derselben Chromatinfiguren wie in der Prophase der 1. Teilung. Da sich dieselben Chromatinfiguren in die 2. Reifungsteilung einstellen wie in die 1., so können sie auch nur in derselben Weise geteilt werden. Die Schleifen und Ringe können nur in ihre 2 Schenkel bzw. Halbringe geteilt werden, deren jeder doppelt ist. Eine andere Teilung dieser Schleifen und Ringe ist, wie ich schon bei der 1. Reifungsteilung ausgeführt habe, nicht denkbar. Sicher bewiesen ist dies dadurch, daß diese Teilung bei manchen Chromosomen der späten Prophase

schon ganz durchgeführt ist (Fig. 62, 63). In dem linken Chromosom der in Fig. 68 dargestellten Metaphase ist der Ring noch nicht ganz durchgeteilt; man sieht aber, daß er so in die Spindel eingestellt ist, daß er in 2 Halbringe zerlegt werden muß.

Wenn ein Ring in 2 Halbringe zerlegt wird, so ist dies eine Querteilung des Rings. Eine ganz andere Frage ist die, ob diese quere Teilung der Ringe eine Querteilung der Chromosomen repräsentiert. Dies ist davon abhängig, wie der Ring entstanden ist, ob das Lumen des Rings durch Umbiegung (Querteilung) oder Auseinanderweichen der Längsspalten (Längsteilung) gebildet ist. Wie ich oben ausgeführt hatte, wird ein Ring durch Streckung eines Tochterchromosoms der 1. Reifungsteilung gebildet. Die Schenkel bzw. Halbringe repräsentieren die Teilstücke eines Tochterchromosoms der 1. Reifungsteilung. Diese waren durch eine Querteilung in 2 Stücke geteilt. Folglich bewirkt also die 2. Reifungsteilung eine Querteilung der Chromosomen.

Die kleinen Chromosomen zeigen in der Metaphase der 2. Reifungsteilung oft recht deutlich ihre Tetradenform. Die in den Figg. 64 u. 65 abgebildeten Tetraden sind genaue, nur verkleinerte Ebenbilder der Tetraden der in Fig. 42 abgebildeten beginnenden Metaphase der 1. Reifungsteilung.

Es werden also in der 2. Reifungsteilung die Doppelfäden quer halbiert. Die in der Synapsis conjugierten Chromosomen bleiben zusammen.

Betrachten wir jetzt eine günstig gelegene Anaphase (Fig. 69). Ich möchte erwähnen, daß die meisten Metaphasen und namentlich Anaphasen zu einem Klumpen verdichtet sind und so einem Studium unzugänglich sind. Man sieht an jedem günstig gelegenen Tochterchromosom der 2. Reifungsteilung, daß es aus 2 Teilen zusammengesetzt ist, zwischen denen ein feiner Längsspalt sichtbar ist. Wir finden also auch hier eine Bestätigung unserer Resultate über die 2. Reifungsteilung, daß nämlich auch hier nicht die beiden conjugierten Chromosomen auseinander gebracht worden sind.

In der Textfig. B sieht man an den großen Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung (*F*) wieder eine quere Einschnürung. In den Spermatocyten 2. Ordnung (*G*) strecken und biegen sich diese Tochterchromosomen wieder zu Ringen um, die doppelt sind. Auch die kleinen Chromosomen strecken sich und erleiden wieder eine quere Einschnürung. In der 2. Reifungsteilung (*H*) werden die Doppel-

fäden wieder quergeteilt, und in der Anaphase der 2. Reifungsteilung (*I*) sieht man noch deutlich die Doppelung der Chromosomen.

Das akzessorische Chromosom liegt als tiefgefärbtes, längliches Chromatinelement in der Hälfte der Spermatocyten 2. Ordnung. Es hat die Form wie in den Figg. 33, 34, 52 und zeigt gewöhnlich den Spalt recht deutlich (Fig. 57).

In der 2. Reifungsteilung stellt sich das akzessorische Chromosom mit seiner Längsachse quer zur Spindel ein, sodaß sein Spaltraum in die Teilungsebene fällt (Fig. 68 *ac*). Es wird in der 2. Reifungsteilung in der Richtung dieses Spalts durchgeteilt. Wie ich gezeigt habe, wird der Spalt dadurch gebildet, daß das fadenförmige akzessorische Chromosom sich in der Mitte umbiegt, und die Schenkel sich aneinander legen. Das akzessorische Chromosom wird also in der 2. Reifungsteilung quer geteilt, der ursprüngliche Faden wird in der Mitte seiner Länge, also in dem Punkte, in dem er sich umgebogen hatte, durchgeteilt.

Das akzessorische Chromosom rückt, wie wir es auch bei der Teilung der Spermatogonien gesehen haben, hinter den andern her, vielleicht infolge seiner Größe. Wenn die andern Tochterchromosomen schon gegen die Pole auseinander gerückt sind, hängen die Teilstücke des akzessorischen oft noch zusammen (Fig. 70, 71). In der späten Telophase sieht man in den jungen Spermatiden bisweilen die Teilstücke des akzessorischen Chromosoms noch einander gegenüber liegen (Fig. 72).

Dadurch daß das akzessorische Chromosom nur in einer Teilung geteilt wird, entstehen aus einer Spermatocyte 1. Ordnung 2 Spermatiden mit und 2 ohne akzessorisches Chromosom. Wir können hiernach die Spermatiden in 2 gleich große Gruppen einteilen, deren eine Gruppe ein akzessorisches Chromosom besitzt, während die andere keins hat.

Ich fasse nochmals die über den Reifungsvorgang gewonnenen Resultate zusammen. Alle Chromosomen wandeln sich in den jungen Spermatocyten in Fäden um. Je 2 gleiche Fäden der gewöhnlichen Chromosomen legen sich der Länge nach zu Doppelfäden aneinander. Diese zweiwertigen Doppelfäden werden 2mal quer geteilt.

Das akzessorische Chromosom ist nur in der Einzahl vorhanden. Der einwertige, einfache Faden des akzessorischen Chromosoms wird nur einmal, in der 2. Reifungsteilung, quer geteilt.

## Schlußfolgerung.

Um zu einer theoretischen Betrachtung des oben geschilderten Reifungsvorgangs überzugehen, wird es zweckmäßig sein, zuvor eine ganz kurze Erläuterung über die bisher vertretenen Auffassungen zu geben.

Betrachtet man es als feststehend, daß jedes Chromatinelement der Spermatocyten 1. Ordnung aus 2 homologen Chromosomen der Spermatogonien zusammengesetzt ist — ich habe dies oben schon besprochen und werde später nochmals hierauf zurückkommen —, so ist die wichtige Frage die:

Werden die zu einem zweiwertigen Chromatinelement conjugierten beiden Chromosomen in einer der beiden Reifungsteilungen wieder voneinander getrennt, oder bleiben sie zusammen? Im 1. Fall werden ganze Chromosomen voneinander getrennt, und man bezeichnet diese Teilung als Reductionsteilung. Im 2. Fall findet nur eine quantitative Halbierung der Chromatinelemente statt, und man bezeichnet nach der bisherigen Auffassung die Teilung als echte Mitose oder Äquationsteilung.

Zum Wesen der echten Mitose oder Äquationsteilung rechnet man im allgemeinen die Längsspaltung der Chromosomen vor der Teilung und Trennung der gespaltenen Längshälfte voneinander. Nach WEISMANN werden durch diese Längsspaltung die im Chromosoma angeordneten Chromatinportionen durchgeteilt und somit in gleicher Zahl auf die Tochterplatten übertragen. Kommt es nun bei einer der beiden Reifungsteilungen nicht zu einer Längsteilung, sondern zu einer Querteilung, so nehmen die betreffenden Forscher an, daß dies keine echte Mitose oder Äquationsteilung ist. Man glaubt vielmehr, daß durch diese Querteilung die in den zweiwertigen Chromatinelementen vereinigten ganzen Chromosomen voneinander getrennt werden. Diese Querteilung wird also als Reductionsteilung aufgefaßt, durch die die Reduction der Chromosomenzahl bewirkt wird.

Wenn aber eine Querteilung als Reductionsteilung aufgefaßt wird, so muß vorausgesetzt werden, daß die in den zweiwertigen Chromatinelementen vorhandenen 2 Chromosomen mit ihren Enden aneinander gelagert sind. Doch muß ich hier anfügen, daß ich SCHREINER und K. BONNEVIE beistimmen muß, wenn sie sagen, daß diese Conjugation mit den Enden noch gar nicht nachgewiesen ist. Es wird dies wohl hauptsächlich aus den oben angeführten Er-

wägungen angenommen. Zwar gibt es auch einige Fälle, wo eine Aneinanderlegung mit den Enden deutlich gezeigt ist, so von KORSCHOLT bei *Ophryotrocha* (1896). Es findet diese Aneinanderlegung aber erst direkt vor der 1. Reifungsteilung statt, und wir dürfen daher dies nicht mit den Vorgängen im Synapsisstadium gleichstellen.<sup>1)</sup>

Eine Conjugation mit den Enden im Synapsisstadium haben beschrieben MONTGOMERY (1900—1905), SUTTON (1902), FOOT u. STROEBEL (1905) und DUBLIN (1905). K. BONNEVIE sagt (1905), daß die von SUTTON gegebenen Abbildungen ebensogut zugunsten einer Conjugation mit den Enden gedeutet werden könnten.

Dasselbe läßt sich von der letzten Arbeit MONTGOMERY's (1905) sagen, in der er auf die eigentlichen Stadien der Zusammenlegung näher eingeht.

„Next the chromatin reticulum segregates into short loops, very much convoluted and occasionally simulating longitudinal splittings. But a long study of cells in this period shows that the space between two mutually wound loops is not a longitudinal split, and that the latter, i. e. a splitting into two of each chromatin globule along the length of a loop rarely ever commences so early. On the contrary the double loops represent pairs of univalent and correspondent (homologous) chromosomes, so that this stage is the commencement of the conjugation into pairs of the eighteen ordinary chromosomes.“

MONTGOMERY nimmt also eine Conjugation mit den Enden an,

---

1) Anm. nach Schluß der Arbeit: Soeben sind 2 Abhandlungen über *Ophryotrocha* von A. u. K. E. SCHREINER und von GRÉGOIRE u. DETON erschienen. KORSCHOLT hatte die volle Normalzahl 4 der Oogonien und Spermatogonien auch noch in den Ovocyten bzw. Spermatocyten 1. Ordnung nach dem Synapsisstadium gefunden. Erst direkt beim Eintritt in die Spindel der 1. Reifungsteilung heften sich nach KORSCHOLT je 2 Chromosomen mit ihren Enden aneinander. Sie werden durch die 1. Reifungsteilung wieder voneinander getrennt auf die beiden Tochterzellen. Die reduzierte Zahl ist also nach KORSCHOLT 2.

A. u. K. E. SCHREINER und GRÉGOIRE u. DETON nehmen dagegen an, daß die in den Spermatogonien vorhandene Normalzahl der Chromosomen 8 ist, und die in den Spermatocyten vorhandenen 4 Chromosomen bereits durch Längsconjugation im Synapsisstadium zweiwertig geworden sind. Da aber die Autoren nach eigener Angabe nur unzureichendes Material zur Verfügung hatten und die Zahl der Chromosomen variieren kann, halte ich es für gewagt, aus diesen Untersuchungen weitgehende Schlüsse ziehen zu wollen.



obgleich nach seiner Beschreibung, und auch nach seinen Figuren, man wohl ebenso an eine parallele Conjugation denken könnte.

Bei den Wirbeltieren hat man keine Querteilung gefunden. A. und K. E. SCHREINER und BOVERI traten aber (1904) anstatt für 2 Längsspaltungen für eine parallele Conjugation zweier einfach gespaltener Chromosomen ein. Es gestaltet sich also danach der Vorgang so, daß durch die eine Längsteilung eine Trennung ganzer Chromosomen, also eine Reductionsteilung, durch die andere eine Trennung der Längshälften, also eine Äquationsteilung sich vollzieht. Dieser Vorgang ist, was die parallele Conjugation betrifft, durch mehrere Forscher festgestellt worden, wie ich oben schon erwähnt habe.

Wir sehen also, daß wir jetzt nicht mehr berechtigt sind, ohne weiteres Querteilung mit Reductionsteilung und Längsteilung mit Äquationsteilung gleich zu setzen. In meinen obigen Untersuchungen habe ich nachgewiesen, daß sich bei *Locusta* je 2 Chromosomen parallel aneinander legen. Diese werden aber nicht wieder getrennt, sondern 2mal quer durchgeteilt. Es ist aber nach den obigen Ausführungen nicht angängig, diese Querteilungen als Reductionsteilung zu bezeichnen, da ja keine ganzen Chromosomen getrennt werden, also auch keine Reduction der Chromosomenzahl bewirkt wird. Durch jede Teilung wird dasselbe erreicht, nämlich eine quantitative Halbierung eines jeden Chromosoms. Durch beide Teilungen zusammen wird aber, im Vergleich zu einer gewöhnlichen Mitose, eine Verminderung oder Reduction der Masse eines jeden Chromosoms auf die Hälfte bewirkt, da hier das Ruhestadium zwischen den beiden Teilungen fehlt.

Nun sagte ich oben, daß man im allgemeinen eine Reifungsteilung, durch die keine Reduction der Chromosomenzahl bewirkt wird, als Äquationsteilung bezeichnet. Andererseits rechnet man zum Wesen der echten Mitose oder Äquationsteilung die Längsspaltung der Chromosomen. Wenn ich nun diese beiden Teilungen als Äquationsteilungen bezeichne, obgleich sie Querteilungen sind, so stimmt dies nicht mit der bisherigen Auffassung in dem Punkte der äußern Form der Teilung.

Es drängt sich uns nun die Frage auf, ob die äußere Form der Teilung von der großen Bedeutung ist, die ihr jetzt gewöhnlich beigelegt wird, und ob wir berechtigt sind anzunehmen, daß durch eine Querteilung etwas wesentlich anderes erreicht wird als durch eine Längsteilung.

Nach der ROUX'schen Hypothese führt eine Längsteilung zur Bildung zweier gleicher oder identischer Tochterchromosomen. Nach WEISMANN werden durch die Längsspaltung die einzelnen im Chromosoma angeordneten Chromatinportionen durchgeteilt und somit in gleicher Zahl auf die Tochterplatten übertragen.

Wie hat man sich hiernach nun die Anordnung der Chromatinportionen im Chromosoma vorzustellen? Ich will hier ein kurzes, dickes Chromosoma betrachten, wie es für somatische Zellen und Spermatogonien oft beschrieben worden ist. Sollen nun durch eine Längsspaltung alle Chromatinportionen durchgeteilt werden, so gibt es drei Möglichkeiten.

1. Die Chromatinportionen sind Scheiben, deren Umfang so groß ist, wie das ganze Chromosoma dick ist. Da nun viele derartige Teilchen vorhanden sein müßten, so wären dies sehr dünne Scheiben von großem Flächendurchmesser.

2. Das Chromosoma bestände aus 2 Substanzen. Die Chromatinportionen wären dann alle genau in der Mitte zu einem Faden aneinander gereiht. Wenn dies nun viele Chromatinportionen sind, so können sie nur sehr klein sein. Dann würden gerade diese wichtigen Chromatinteilchen nur einen verschwindend kleinen Bruchteil im Chromosoma ausmachen.

3. Sollten die Chromatinportionen aber einen einigermaßen annehmbaren Raum im Chromosoma ausmachen, so können es nur ganz wenige große Teile sein.

Das Vorhandensein von nur ganz wenigen großen Chromatinportionen dürfte wohl überhaupt ausgeschlossen sein. Stellt man sich z. B. vor, daß sich die dicken Chromosomen der Spermatogonien in den jüngern Spermatocyten als lange dünne Fäden repräsentieren, so sieht man, daß es nicht möglich ist, daß in einem derartigen langen dünnen Faden nur ganz wenige große Chromatinportionen wären.

Außerdem gibt es noch eine weitere vierte Möglichkeit, die wohl die Struktur eines Chromosoms am einfachsten erklären würde, die aber absolut nicht mit der ROUX'schen Hypothese im Einklang steht, sondern ihr direkt widerspricht. Man könnte sich vorstellen, daß das ganze Chromosom aus einzelnen Chromatinpartikelchen zusammengesetzt ist, die mehr oder weniger dicht aneinander liegen. Ob dann, wenn sie weniger dicht aneinander liegen, noch eine Zwischen substanz vorhanden wäre, spielt hier für unsere Betrachtungen keine Rolle. Immer würde eine Teilung nur höchstens die gerade in der

Teilungsebene liegenden Chromatinpartikelchen durchteilen oder noch wahrscheinlicher diese einfach beiseite schieben. Es gingen dann bei einer Längsteilung sowie bei einer Querteilung nur ganze Chromatinpartikelchen in die Tochterchromosomen über. Eine Längsteilung würde sich dann von einer Querteilung in ihrer Wirkung nicht unterscheiden.

Nun haben wir bei dem heutigen Stande unseres Wissens gar keine Sicherheit, welche der genannten Möglichkeiten zutrifft. Ich glaube aber, daß die zuletzt genannte Möglichkeit, die also mit der Roux'schen Hypothese absolut nicht im Einklang steht, die bei weitem annehmbarste und einfachste ist.

Sollte nun aber doch eine der ersten drei Möglichkeiten zutreffen, so wäre dadurch nur die Annahme gerechtfertigt, daß eine Längsteilung 2 gleichartige Tochterchromosomen liefert, während bei einer Querteilung die Tochterchromosomen qualitativ verschieden sind. Ganz und gar nicht wäre damit bewiesen, daß eine Querteilung keine echte Mitose sei, sondern eine Reductionsteilung, die nur ganze Chromosomen auseinander brächte.

Daß dies nicht der Fall zu sein braucht, habe ich in dieser Untersuchung nachgewiesen, und dies ist in gleicher Weise von SCHÄFER und in abweichender Weise von GROSS gezeigt worden, worauf ich sogleich näher eingehen werde.

Daß eine Querteilung keine Reductionsteilung zu sein braucht, die ganze Chromosomen auseinander bringt, beweist auch der Teilungsvorgang des akzessorischen Chromosoms. Da dieses einwertig ist, wie wir später sehen werden, so kann diese Querteilung keine Reductionsteilung sein.

Auch mehrere Forscher sind der Überzeugung, daß die Art der Teilung, ob Längs- oder Querteilung, nicht von Bedeutung ist. MEVES sagt (1902): „Zugegeben, daß bei diesem oder jenem Tier eine sog. Reductionsteilung, d. h. Teilung mit Quertrennung der Chromosomen, wirklich vorkommt, so ist dadurch für die Reduktionslehre durchaus gar nichts gewonnen. Wir würden nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse nicht berechtigt sein, anzunehmen, daß durch die Quertrennung etwas wesentlich anderes bezweckt wird als durch die gewöhnlich vorkommende Längsspaltung.“

In den 4 Jahren, die seit dieser Arbeit von MEVES verfloßen sind, ist nun nachgewiesen worden, daß die Querteilung in der Tat häufig ist. Im übrigen ändert dies aber nichts an der Richtigkeit der obigen Ausführungen von MEVES.

Eine ausführliche Begründung, daß man aus der Form der Teilung absolut keine Schlüsse ziehen kann, gibt WILCOX in seinem Aufsatz „Longitudinal and Transverse Divisions of Chromosomes“ (1901).<sup>1)</sup>

Eine volle Übereinstimmung zeigt der Reifungsverlauf, wie ich ihn bei *Locusta* geschildert habe, mit dem in einer ganz neuen Arbeit von SCHÄFER über *Dytiscus* angegebenen; die Arbeit liegt mir im Manuskript vor. In der Prophase der 1. Reifungsteilung sind bei *Dytiscus* dieselben Chromatinfiguren wie in der Prophase der 2. Teilung, und zwar hauptsächlich „Tetraden“. Die Tetraden werden in der 1. Reifungsteilung quer halbiert; dasselbe geschieht auch wohl in der 2. Reifungsteilung. Aus der Gleichheit der Chromatinfiguren schließt der Verfasser, daß durch beide Reifungsteilungen keine Qualitätsänderung stattfindet, daß vielmehr beide Reifungsteilungen Äquationsteilungen sind.

Eine gewisse Ähnlichkeit hat auch der von SCHÄFER und von mir geschilderte Reifungsprozeß mit dem von K. BONNEVIE für einen parasitischen Gastropoden, *Enteroceros östergreni*, beschriebenen. Auch hier findet eine parallele Conjugation statt, und es sind dieselben Chromatinfiguren vor beiden Reifungsteilungen und nach der letzten vorhanden. Hieraus schließt K. BONNEVIE auch, daß keine Qualitätsänderung stattgefunden hat, sondern daß beide Reifungsteilungen Äquationsteilungen sind. Hieraus wird nun aber weiter der Schluß gezogen, daß die Teilungen „Teilungen der Fläche nach“ oder Längsteilungen sind. K. BONNEVIE geht sogar soweit, diese Teilungsart für alle Ringfiguren aller Objekte anzunehmen, obgleich die Teilungsart bei ihrem eigenen Objekt gar nicht bewiesen wird. Sondern es sind kompakte Chromatinklumpen in der Metaphase und spätern Anaphase vorhanden, denen man in bezug auf den Teilungsmechanismus gar nichts entnehmen kann. Als einzigen Beweis für diesen sonderbaren Teilungsvorgang „der Fläche nach“ gibt K. BONNEVIE an, daß die Tochterchromosomen einander spiegelbild-

---

1) Anm. nach Abschluß der Arbeit: In einer Abhandlung von FICK wird ausgeführt, daß die Schlüsse, die aus dem Vorgang der Querteilung der Chromosomen gezogen würden, verfehlt seien. Im übrigen dürfte der Verfasser zu weit gehen, wenn er sagt, daß alle die mühevollen in den letzten Jahren erschienenen Untersuchungen des Reifungsvorgangs nur Wert hätten, wenn die Hypothese richtig sei, daß eine Querteilung eine Reductionsteilung ist, zumal, wie ich bereits ausgeführt habe, viele Arbeiten der letzten Jahre eine parallele Conjugation der Chromosomen beschreiben.

lich seien. In der soeben erschienenen ausführlichen Arbeit (1906) finde ich diesen „Beweis“ nicht mehr erwähnt.

Eine gewisse Ähnlichkeit in einem Hauptpunkt hat meine Darstellung mit denen von HÄCKER für *Cyclops* (1904) und GROSS (1904). GROSS nimmt bei *Syromastes* eine Conjugation mit den Enden an. Die zweiwertigen Chromatinelemente teilen sich nach ihm in der 1. Reifungsteilung längs und in der 2. Reifungsteilung quer, ohne daß durch diese Querteilung ein Auseinanderbringen der conjugierten Chromosomen bewirkt wird. GROSS bezeichnet die 1. Teilung als Äquationsteilung und die 2. Teilung als Reductionsteilung mit Symmixis (nach HÄCKER).

Danach hätte ich bei meinem Objekt beide Teilungen als Reductionsteilungen mit Symmixis bezeichnen können. Ich halte aber diese Bezeichnungen hier nicht für angebracht. Das Wesentliche einer Reductionsteilung ist, wie ich oben ausgeführt habe, daß durch sie die Reduction der Chromosomenzahl bewirkt wird. Eine Reduction der Chromosomenmasse kann ebensogut durch Längsteilung wie durch Querteilung bewirkt werden.<sup>1)</sup>

Nun ist man nach dem heutigen Stande unseres Wissens absolut nicht berechtigt anzunehmen, daß durch eine Querteilung etwas anderes bewirkt wird als durch eine Längsteilung. Ich bin also vollkommen berechtigt, wie es auch SCHÄFER tut, die beiden Querteilungen als Äquationsteilungen zu bezeichnen. Ob durch diese Querteilungen eine gewisse qualitative Verschiedenheit der Tochterchromosomen im Gegensatz zur Längsteilung bewirkt wird, vermag ich nicht zu entscheiden. Irgend welche Berechtigung zu dieser Annahme haben wir nicht, und wie ich oben gezeigt habe, ist sie sogar sehr unwahrscheinlich. Andererseits ist es auch nicht ersichtlich, daß die Gleichheit der Chromatinfiguren ein Beweis dafür ist, daß absolut keine Qualitätsänderung stattgefunden hat, wie es SCHÄFER und K. BONNEVIE annehmen.

---

1) Anm. nach Schluß der Arbeit: In einer soeben erschienenen Arbeit über die Spermatogenese von *Pyrrhocoris* beschreibt GROSS denselben Reduktionsvorgang wie für *Syromastes*. Nach den zugleich erschienenen Arbeiten von A. u. K. E. SCHREINER und andern und nach meinen eignen Untersuchungen scheint es mir gewagt, noch eine Conjugation der Chromosomen mit ihren Enden als Voraussetzung anzunehmen. Zudem ist das Objekt HÄCKER's (*Cyclops*) neuerdings von LERAT wieder untersucht und hier eine typische Längsconjugation der Chromosomen gefunden worden.

### Das akzessorische Chromosom.

Unter dem Namen akzessorisches Chromosom ist im Laufe der letzten Jahre eine ganze Reihe von Chromatinelementen beschrieben worden, die sich von den gewöhnlichen Chromosomen unterscheiden. Auf eine vergleichende Besprechung dieser Chromatinelemente einzugehen, ist nicht meine Absicht. Es hat erst kürzlich (1905) MONTGOMERY im Anhang zu seiner hier schon mehrfach erwähnten Arbeit über *Syrbula* einen klaren Überblick über die Elemente gegeben. Unter dem Namen akzessorisches Chromosom sind verschiedene Chromatinelemente beschrieben worden, die nach der Beschreibung nicht ohne weiteres als gleich gesetzt werden dürfen. MONTGOMERY schlägt daher vor, alle diese Chromatinelemente als Heterochromosomen zu bezeichnen, die sich nach ihm in Chromatinnucleoli und akzessorische Chromosomen einteilen lassen.

Die Chromatinnucleoli kommen paarweise in den Spermatogonien vor und vereinigen sich in den Spermatocyten zu zweiwertigen Chromatinelementen. Sie sind namentlich bei den Hemipteren beschrieben worden.

Die akzessorischen Chromosomen dagegen sind in den Spermatogonien in der Einzahl vorhanden, und es kann also keine Conjugation stattfinden. Sie übertreffen oft die andern Chromosomen an Größe. Sie sind namentlich bei Orthopteren beschrieben worden. Ich möchte hier erwähnen, daß nach einer soeben erschienenen vorläufigen Mitteilung von HERBERT ZWEIGER über die Spermatogenese von *Forficula* bei dieser Orthoptere kein eigentliches akzessorisches Chromosom vorhanden ist, sondern die von ZWEIGER als akzessorische Chromosomen bezeichneten Chromatinelemente sind nach der Nomenklatur von MONTGOMERY Chromatinnucleoli.

Dagegen kommt nach der soeben erschienenen Darstellung von WILSON bei einigen Hemipteren ein unpaares akzessorisches Chromosom vor, das auch bei einer Reifungsteilung ungeteilt in die eine Tochterzelle übergeht.

Ferner beschreibt WILSON für Hemipteren „Microchromosomen“ und „Idiochromosomen“. Überhaupt scheinen bei Insecten abweichende Chromosomen (= Heterochromosomen) allgemein vorzukommen und sind auch bei Spinnen beschrieben worden, aber sie sind (nach MONTGOMERY) bei andern Tieren bisher nicht nachgewiesen worden.

Den Begriff der Heterochromosomen definiert MONTGOMERY folgendermaßen: „Their essential characteristic is their difference in

behavior from the other chromosomes in the growth period of the spermatocytes and oocytes, as sometimes during the rest stages of the spermatogonia, a difference which appears usually to consist in the maintenance of their compact structure and deep-staining intensity, so that while other chromosomes become long loops or even compose a reticulum, these do not undergo any such changes or only to slight extent. There is really not much known as yet of these modified chromosomes despite extended studies upon them."

Diese Definition der Heterochromosomen ist begründet auf unsere bisherige Kenntnis. Meine Beschreibung des akzessorischen Chromosoms bei *Locusta* paßt nur noch wenig zu der obigen Ausführung MONTGOMERY'S. Zwar hat schon 1902 McCLUNG gefunden, daß das akzessorische Chromosom fadenförmig erscheint.

McCLUNG geht aber nicht weiter auf diese Verhältnisse ein und verfolgt sie nicht bis zur Teilung. In seiner neuen Arbeit (1905), die namentlich das akzessorische Chromosom bei verschiedenen Orthopteren behandelt, erwähnt derselbe nichts von diesen Vorgängen im akzessorischen Chromosom.

Wie ich gezeigt habe, besteht bei *Locusta* das akzessorische Chromosom in den jungen Spermatocyten aus einem feinen Faden wie alle übrigen Chromosomen. Der wesentliche Unterschied von den übrigen Chromosomen ist aber der, daß der Faden des akzessorischen Chromosoms immer einfach bleibt, während die gewöhnlichen Chromatinflächen sich zu Doppelfäden zusammenlegen. Während also alle andern Chromosomen in den Spermatogonien in doppelter Zahl und in den Spermatocyten als zweiwertige Doppelfäden auftreten, ist das akzessorische Chromosom in den Spermatogonien in der Einzahl vorhanden.

Nun bestände die Möglichkeit, daß das akzessorische Chromosom in den Spermatogonien schon zweiwertig ist. Erscheint dies von vornherein schon unwahrscheinlich, daß, während alle andern Chromosomen sich erst in der Synapsis der Spermatocyten vereinigen, das akzessorische sich schon vor dem Spermatogonienstadium conjugiert hätte, so haben auch meine Untersuchungen gar keinen Anhaltspunkt für diese Annahme gegeben. Vielmehr erscheint das akzessorische Chromosom immer als einfacher, einheitlicher Faden.

MONTGOMERY geht näher auf die Möglichkeit ein, daß das akzessorische Chromosom zweiwertig ist. Über die Teilung sagt MONTGOMERY unter anderm: „Because the accessory chromosome does not divide in the first mitosis it must be either univalent or else

already in the spermatogonia be composed of two so firmly united that they cannot be divided in the reduction mitosis; its division in the second mitosis must be equational, and all the descriptions show this to be so.“

Nach MONTGOMERY werden bekanntlich in der 1. Reifungsteilung alle Chromosomen quer geteilt, was er als Reductionsteilung auffaßt, und in der 2. Reifungsteilung längs geteilt, was als Äquationsteilung betrachtet wird. Also kann nach MONTGOMERY das akzessorische Chromosom in der 2. Reifungsteilung nur längs geteilt werden, was ja auch mit den bisherigen Untersuchungen übereinstimmt. Alle Autoren betrachten das akzessorische Chromosom als kompakten Körper, dessen in der Mitte längsverlaufender Spaltraum als durch Längsspaltung entstanden angesehen wird.

Wie ich gezeigt habe, wird bei *Locusta* das akzessorische Chromosom in der 2. Reifungsteilung quer geteilt, wie alle übrigen Chromosomen, und zwar ist dies als Äquationsteilung aufzufassen. Dagegen geht es bei der 1. Reifungsteilung ungeteilt in eine der beiden Tochterzellen über, sodaß nur die Hälfte der Spermatiden ein akzessorisches Chromosom besitzt. Der Umstand, daß das akzessorische Chromosom nur einmal geteilt wird, spricht auch für seine Einwertigkeit. Wichtiger ist ein anderer hiermit zusammenhängender Umstand. Wir betrachten nämlich, was ich im folgenden Abschnitt näher begründen werde, die Chromosomen als zur Hälfte väterlicher und zur Hälfte mütterlicher Herkunft. Dann kann das akzessorische Chromosom, wenn es einwertig ist, nur von dem einen Teil der Eltern abstammen. Da wir es hier bei der Spermatogenese, also beim Männchen, gefunden haben, dürfte in den weiblichen Keimzellen kein akzessorisches Chromosom vorkommen. MONTGOMERY sagt, ob unpaare Heterochromosomen in weiblichen Geschlechtszellen vorkommen, ist nicht bekannt. Immerhin hat aber SUTTON (1902) bei *Brachystola* in den Hodenzellen ein typisches akzessorisches Chromosom und in den weiblichen Keimzellen kein solches gefunden. „In the oogonia and ovarian follicle-cells in which I have been able to count the chromosomes, I have found but twenty-two; and the fact that none of these behaves in the characteristic manner of the accessory proclaims it the missing member.“

Über die Bedeutung des akzessorischen Chromosoms gehen die Ansichten sehr auseinander. MONTGOMERY ist der Ansicht, daß sie nicht mehr dieselbe Aktivität zeigen wie die andern Chromosomen, von denen sie nach ihm abgeleitet werden müssen. Er hält es für



wahrscheinlich, daß sie in Rückbildung begriffen sind. Er meint, sie zeigen uns vielleicht den Weg, auf dem im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eine höhere Chromosomenzahl allmählich in eine niedrigere übergehe. Ähnlich meint PAULMIER (1899), sie könnten der Träger von Erbmassen sein, welche die betreffende Species besessen habe, welche aber jetzt im Verschwinden begriffen sind.

Eine interessante Hypothese hat McCLUNG aufgestellt. Nach ihm ist das akzessorische Chromosom das ausschlaggebende Moment bei der Geschlechtsbestimmung. McCLUNG nimmt an, daß die eine Hälfte der Spermatozoen mit akzessorischem Chromosom bei der Befruchtung das Ei zur Hervorbringung eines männlichen Organismus befähigen, die andern Spermatozoen, denen das akzessorische Chromosom fehlt, dagegen nicht. Aus parthenogenetischen Eiern können dann natürlich nur Weibchen hervorgehen.

Diese Hypothese von McCLUNG ist natürlich nur eine Annahme, die nach der allgemeinen Ansicht der Forscher, so MONTGOMERY (1905) und GROSS (1904), ganz unwahrscheinlich ist.

Wie ich gezeigt habe, ist bei *Locusta* das akzessorische Chromosom durchaus kein starrer Körper oder ein solcher, der in seiner Tätigkeit eingeschränkt erscheint. Vielmehr zeichnet es sich durch manche Besonderheiten vor den übrigen Chromosomen aus. Daß gerade dieses Chromosom, das in so charakteristischer und gesetzmäßiger Weise seinen Weg geht, in Rückbildung begriffen wäre, ist nicht einzusehen.

Ist nun das akzessorische Chromosom einwertig und ist die Angabe von SUTTON über das Fehlen in den Oogonien richtig, so müssen wir folgende Schlüsse ziehen:

Männchen können nur aus solchen Eiern entstehen, die durch ein Spermatozoon mit akzessorischem Chromosom befruchtet worden sind. Da das Männchen in seinen Zellen ein akzessorisches Chromosom hat, so muß dies vom Spermatozoon abgeleitet werden; im Ei war ja vor der Befruchtung kein akzessorisches Chromosom.

Weibchen dagegen können entstehen aus einem Ei, das durch ein Spermatozoon ohne akzessorisches Chromosom befruchtet wurde, oder auch aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern. Nach den Erfahrungen über Phasmiden und Blattiden scheinen bei den Orthopteren wirklich aus unbefruchteten Eiern nur weibliche Individuen hervorzugehen. Auch bei Lepidopteren ist dies vielleicht der Fall.

Hiermit ist natürlich durchaus nicht bewiesen, daß bei Orthopteren das akzessorische Chromosom das ausschlaggebende Moment bei der Geschlechtsbildung ist. Vielmehr wäre es höchst sonderbar, daß nur bei diesen Tieren das Geschlecht durch solch ein auffälliges Chromatinelement bestimmt wird. Man möchte vielmehr annehmen, daß dann auch bei andern, vielleicht bei allen Tierformen homologe Gebilde vorkommen müßten. Aber hier treffen wir bisweilen Verhältnisse an, die der aufgestellten Hypothese direkt widersprechen. So wissen wir von der Honigbiene durch die Untersuchungen von PETRUNKEWITSCH (1901), daß bei der Parthenogenese nur Drohnen entstehen. Bei Aphiden und Gallicolen können aus unbefruchteten Eiern sogar Tiere beiderlei Geschlechts erzeugt werden.

Im 2. Teil dieser Arbeit werde ich das akzessorische Chromosom noch weiter bei der Umbildung der Spermatiden in das Spermatozoon verfolgen. Ich werde zeigen, daß es wie die übrigen Chromosomen im Kopf des Spermatozoons Verwendung findet. Es bleibt hier aber noch lange Zeit im Kern der Spermatide nachweisbar, bis es allmählich zerfällt und unerkennbar wird, wie es die gewöhnlichen Chromosomen dann schon lange geworden sind. Irgend ein Unterschied oder Erkennungszeichen zwischen Spermatiden mit akzessorischem Chromosom und solchen ohne dasselbe ist dann nicht mehr wahrnehmbar. Alle Spermatiden entwickeln sich gleichartig.

Ich möchte hier noch einige Worte über die Chromosomennatur des akzessorischen Chromosoms sagen. Bei der bisherigen Kenntnis des akzessorischen Chromosoms als eines starren Körpers könnte man wohl auf den Gedanken kommen, daß das akzessorische Chromosom gar kein Chromosom sei. Ich habe aber in dieser Arbeit gezeigt, daß es sich im Prinzip vollkommen wie ein echtes Chromosom verhält.

Die Frage könnte vielleicht noch entstehen, ob das akzessorische Chromosom aus einer andern Substanz als die gewöhnlichen Chromosomen beständen. Hier kommt für uns als Erkennungsmittel die Farbereaktion in Betracht. Die Farbereaktion des akzessorischen Chromosoms ist nun in der Tat auf den Stadien der jungen Spermatozyten, namentlich nach dem Synapsisstadium, derartig, daß es bei geeigneter Differenzierung gelingt, fast nur das akzessorische Chromosom gefärbt zu erhalten. Nun zeigt aber dieses Verhalten nur, daß das akzessorische Chromosom auf diesen Stadien eine größere Affinität zu den Farben hat als die andern Chromosomen; und dies ist eigentlich selbstverständlich und nur eine natürliche Folge davon, daß das akzessorische Chromosom auf diesen Stadien schon ganz

kompakt ist, sodaß es sich bis zur Reifungsteilung kaum noch verdichtet, während die andern Chromosomen auf diesen Stadien feine Fäden sind, die natürlich die Farbe schnell wieder von sich geben. Dagegen unterscheidet sich das akzessorische Chromosom während der Teilungen gar nicht durch die Farbereaktion von den andern Chromosomen, weil diese dann dieselbe Dichtigkeit haben. Aber auch ein Blick auf die Zwischenstufen der Spermatogonienteilungen zeigt, daß das akzessorische Chromosom während des Zerfallstadiums sich lediglich durch dichtere Struktur von den andern Chromosomen unterscheidet. Das akzessorische Chromosom färbt sich mit allen typischen Chromatinfärbemitteln wie Alaunkarmin nsw. Dagegen ist das akzessorische Chromosom mit Protoplasmafärbemitteln wie Bleu de Lyon ebensowenig färbbar wie die gewöhnlichen Chromosomen.

Aus den Betrachtungen bei *Locusta* dürfte wohl hervorgehen, daß das akzessorische Chromosom ein wesentlicher Bestandteil dieser Geschlechtszellen ist und daß ihm auch eine nicht unwesentliche Aufgabe zugeschrieben werden muß. Über die nähere Art dieser Aufgabe können wir aber vorläufig, wie über die der andern Chromosomen, nichts Bestimmtes sagen.

#### Die Individualität der Chromosomen.

Bei dem Studium des Reifungsprozesses von *Locusta* habe ich Verhältnisse gefunden, die für die Frage der Erhaltung der Individualität der Chromosomen von Interesse sind. Es ist nicht meine Absicht, hier einen Überblick über diese wichtige und interessante Frage und über die daran geknüpften Hypothesen über Vererbungsvorgänge zu geben. Es sind ja über diesen Gegenstand in den letzten Jahren mehrere spezielle Abhandlungen erschienen, von denen ich namentlich die von BOVERI (1904), BAUMGARTNER (1904) und HEIDER (1906) erwähnen möchte.

Nach HEIDER kann man den Zellkern als eine Chromosomenkolonie betrachten. „Da aber die Chromosomen meist nur in bestimmten Zuständen des Zellkerns zu erkennen sind, nämlich dann, wenn er sich zur Teilung anschiebt, während in der übrigen Zeit in dem gleichmäßigen Kerngerüst besondere auf die Chromosomen zu beziehende Partien nicht wahrnehmbar sind, so müssen wir unsern Anschauungen eine wichtige Voraussetzung zugrunde legen, die sich in neuerer Zeit immer mehr und mehr befestigt hat, nämlich die Lehre von der Erhaltung der Individualität der Chromo-

somen. Wir müssen annehmen, daß sie auch im Gerüstwerk des ruhenden Kerns, vielleicht in einem aufgequollenen oder vacuolisierten Zustand, vorhanden sind und bei den Erscheinungen der mitotischen Kernteilung nur wieder deutlicher werden.“

Es handelt sich also darum, ob ein bestimmtes Chromosom der einen Generation der direkte Nachkomme eines bestimmten Chromosoms der vorhergehenden Generation ist und nicht durch eine Neubildung entstanden ist. Nach BOVERI fordert diese Hypothese in letzter Instanz nichts anderes als einen genetischen Zusammenhang zwischen je einem der aus dem ruhenden Kern hervorgehenden Elemente mit einem bestimmten der in die Bildung des Kerns eingegangenen.

Von Interesse ist es, hier die Verhältnisse bei *Locusta* zu betrachten. Das akzessorische Chromosom ist auf allen Stadien, sowohl in den Spermatogonien wie in den Spermatocyten, leicht erkennbar. Während seines Zerfallstadiums zwischen den Spermatogonienteilungen ist es von einer Vacuole umgeben, die ringsum vom Protoplasma abgegrenzt ist. Ebenso ist es während des feinen Knäuelstadiums in den jungen Spermatocyten ganz von den andern Chromosomen getrennt. Von dem akzessorischen Chromosom ist es daher bewiesen, daß es nie seine Individualität aufgibt, sondern daß es immer der direkte Nachkomme des akzessorischen Chromosoms einer vorhergehenden Generation ist. Hierauf ist von verschiedenen Forschern, so namentlich von SUTTON, MONTGOMERY, BOVERI, hingewiesen worden.

Wichtig ist nun aber, daß sich in den Spermatogonien von *Locusta* die gewöhnlichen Chromosomen im Prinzip genau so verhalten wie das akzessorische Chromosom. Auch die gewöhnlichen Chromosomen sind immer zu erkennen und nicht etwa mit ihrer Substanz gleichmäßig oder unerkennbar über den Kern verteilt, auch jedes dieser gewöhnlichen Chromosomen liegt in einer Vacuole, die vom Protoplasma umgeben ist. Daß die Umgebung vom Protoplasma auf spätern Generationen weniger vollkommen ist als beim akzessorischen Chromosom, spielt hier keine Rolle.

Der wesentliche Unterschied zwischen dem akzessorischen Chromosom und den gewöhnlichen Chromosomen, der hier für die Frage der Individualität der Chromosomen in Betracht kommt, ist der, daß das akzessorische Chromosom infolge seiner Eigenheiten, die ich oben bei der Besprechung der Spermatogonien näher beschrieben habe, immer leicht als akzessorisches Chromosom zu identifizieren

ist, während dagegen sich die 32 gewöhnlichen Chromosomen alle gleich während des Zerfallstadiums verhalten. Da man nun aber nur einige auf einem Schnitt vor sich hat, so ist es nicht möglich, bestimmte Chromosomen zu identifizieren, d. h. zu sagen, welche Chromosomen die größten, zweitgrößten usw. sind. Erst jedesmal wenn sie sich zur Äquatorialplatte angeordnet haben, vermag man bestimmte Chromosomen an ihrer Größe wieder zu erkennen.

Wären mehrere akzessorische Chromosomen vorhanden, die sich alle gleich verhielten, so würde man sie auch auf den Stadien zwischen den Teilungen nicht untereinander identifizieren können. Dies wäre erst möglich, wenn sie sich in eine Äquatorialplatte eingestellt haben, und dann auch nur, wenn beträchtliche Größenunterschiede bei ihnen vorhanden sind. Hierdurch, also dadurch daß mehrere akzessorische Chromosomen vorhanden wären, würde natürlich die Erhaltung ihrer Individualität nicht im geringsten beeinträchtigt werden.

Nun zeigte ich oben, daß die gewöhnlichen Chromosomen sich im Prinzip genau so verhalten wie das akzessorische Chromosom. Nur der Umstand, daß es 32 sind, macht auf den Stadien zwischen den Teilungen eine individuelle Unterscheidung unmöglich, die genau so unmöglich sein würde, wenn mehrere akzessorische Chromosomen vorhanden wären.

Ich kann hier also denselben Schluß ziehen, der für das akzessorische Chromosom bereits in den letzten Jahren von den betreffenden Forschern angenommen wird, daß nämlich in den Spermatogonien von *Locusta* auch die gewöhnlichen Chromosomen ihre Individualität ständig bewahren, daß jedes Chromosom der einen Generation, wie man es in einer Äquatorialplatte erkennen kann, der direkte Nachkomme eines bestimmten Chromosoms einer vorhergehenden Generation ist, und zwar der Nachkomme desjenigen Chromosoms, das in einer frühern Äquatorialplatte ihm an Größe entsprach.

Wie ich in meinen obigen Untersuchungen gezeigt habe, findet auch nach der letzten Spermatogonienteilung in den jungen Spermatozyten keine Auflösung der Chromosomen oder feine Verteilung mit ihrer Substanz statt. Sie wandeln sich vielmehr direkt in ein feines Fadenwerk um. Weiter zeigte ich, wie sich 2 gleichlange Fäden zusammen legen; und in der Äquatorialplatte der 1. Reifungsteilung erkennt man, daß durch die Zusammenlegung die Zahl der Chromatinelemente auf die Hälfte reduziert worden ist. Ferner

entspricht durch seine Größe, soweit diese unterscheidbar ist, eins dieser Chromatinelemente einem Paar Chromosomen der Spermatogonien.

Es ist nun gar keine andere Erklärung möglich, als daß die 2 sich zusammenlegenden Fäden je einem Paar Chromosomen der Spermatogonien entsprechen, daß wahrscheinlich jeder Faden der direkte Abkömmling eines Chromosoms der Spermatogonien ist, ganz sicher aber zum mindesten mit ihm in genetischem Zusammenhang steht.

Warum nun in den jungen Spermatocyten die Chromosomen nicht voneinander abgesondert bleiben wie in den Spermatogonien, ist leicht erklärlich. Es findet hier eine Umbildung der Chromosomen zu feinen Fäden und eine netzartige Verschlingung derselben statt, da sich hier je 2 zusammengehörige Chromosomen zwecks Conjugation aufsuchen müssen.

Bewahren nun die Chromosomen ständig ihre Individualität, so kann man dies nur verstehen, wenn die einzelnen Chromosomen eines Kerns verschiedenwertig sind. Diese Verschiedenwertigkeit der Chromosomen ist bei *Locusta* wegen ihrer bedeutenden Größenunterschiede augenscheinlich. Man wird hier ohne weiteres annehmen dürfen, daß sie auch qualitativ verschieden sind und dementsprechend verschiedene Aufgaben haben. Diese Verschiedenheit an Größe ist namentlich von MONTGOMERY und von SUTTON hervorgehoben worden. BOVERI (1904) fand eine Verschiedenheit in der Funktion, worauf ich hier nicht eingehen will, da dies nicht mit meiner Arbeit in direktem Zusammenhang steht; und BAUMGARTNER fand eine Verschiedenheit an Gestalt (1904). BAUMGARTNER kommt für eine Heuschrecke, *Brachystola magna*, zu dem Schluß, daß die Teilungsprodukte eines bestimmten Chromosoms wieder dieselbe Gestalt bei der Prophase der nächsten Teilung annehmen.

Bei *Locusta* zeigte ich, daß die kleinen Chromosomen allgemein als Stäbchen und die größern bis auf 1 oder 2 als mehr oder weniger vollkommene Ringe auftreten. Weitere Verschiedenheiten in der Form hängen hier aber sicher von Zufälligkeiten ab. So läßt es sich verfolgen, daß das größte Chromosom in der spätern Prophase der 1. Reifungsteilung oft als kugelrunder Körper, ferner als langgestreckter, an einem Ende mehr oder weniger offener Doppelring oder auch, wenn die Umbiegungsstelle durchbrochen ist, als parallele Stäbe erscheinen kann.

Ich komme jetzt zu einem Punkt, den ich schon im vorigen Abschnitt bei der Besprechung des akzessorischen Chromosoms erwähnt

hatte. Durch die Vereinigung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen sind im befruchteten Ei die Hälfte der Chromosomen väterlicher, die andere Hälfte mütterlicher Herkunft. Die väterliche und mütterliche Hälfte des Chromosombestands bleiben bisweilen in den Furchungsstadien noch voneinander gesondert, wie wir dies aus Untersuchungen von RÜCKERT (1895), namentlich aber von HÄCKER (1896, 1902) und CONKLIN wissen. Jedoch ist dies für unsere Frage nicht direkt beweisend. Wichtig dagegen ist die von BOVERI ausgesprochene Überlegung: „Wenn nun die Chromosomen überhaupt ihre individuelle Selbständigkeit bewahren, so ist damit allgemein ein Selbständigbleiben der väterlichen gegenüber den mütterlichen Kernanteilen gegeben.“

Wende ich nun diese Ergebnisse bei *Locusta* an, bei der ja die Erhaltung der individuellen Selbständigkeit der Chromosomen sehr ausgeprägt ist, so sind vermutlich von den 33 Chromosomen einer Spermatogonie 16 Chromosomen väterlicher, 16 mütterlicher und, wie ich im vorigen Abschnitt gezeigt hatte, 1 akzessorisches Chromosom väterlicher Herkunft. Nun fanden wir 16 Paar Chromosomen, die sich zusammenlegen, und ein akzessorisches Chromosom, dem das entsprechende andersgeschlechtliche fehlt. Es ist nun eine notwendige Folgerung, daß in jedem Paar der Chromosomen das eine väterlicher, das andere mütterlicher Herkunft ist. In den Spermatozyten hat sich dann je ein väterliches mit dem entsprechenden mütterlichen Chromosom conjugiert.

Daß in den Spermatozyten 1. Ordnung je ein väterliches mit einem mütterlichen Chromosom conjugiert ist, wird jetzt von den betreffenden Forschern allgemein angenommen und ist namentlich von MONTGOMERY (1900), WINIWARTERS (1900), HÄCKER, SUTTON, BOVERI näher begründet worden. Der Prozeß der Conjugation selbst war aber noch wenig sicher dargestellt worden. Außerdem ist es erforderlich, um die Annahme gerechtfertigt erscheinen zu lassen, daß gerade je ein väterliches mit je einem mütterlichen Chromosom conjugiert ist, zu beweisen, daß die sich conjugierenden Chromosomen einander homolog sind. Diesen Beweis konnte ich wegen der bedeutenden Größenunterschiede bringen, indem ich nachweisen konnte, daß nicht etwa 2 beliebige, sondern je 2 gleichgroße (homologe) Chromosomen sich zusammenlegen.

Ich ziehe jetzt das Endresultat meiner Untersuchungen des Reifungsprozesses bei *Locusta*. Die in den Spermatozyten 1. Ordnung conjugierten vermutlich väterlichen und

mütterlichen Chromosomen werden durch die Reifungsteilungen nicht wieder voneinander getrennt, sondern sie bleiben dauernd miteinander vereinigt. Jedes Spermatozoon erhält 16 Chromosomen, also die halbe Normalzahl. Jedes dieser 16 Chromosomen dürfte zur Hälfte väterlicher und zur Hälfte mütterlicher Herkunft sein. Außerdem erhält die Hälfte der Spermatozoen ein akzessorisches Chromosom väterlicher Herkunft.

## II. Samenbildung.

Der erste Teil dieser Arbeit befaßte sich nur ganz speziell mit dem wichtigen und interessanten Verhalten der chromatischen Substanz des Kerns von den Spermatogonien ab bis zur letzten Reifungsteilung. Es bleibt mir nun noch übrig, die andern für die Spermatogenese wichtigen Bestandteile der Zelle während dieser Perioden zu verfolgen und dann die Umformung der Spermatide in das Spermatozoon, die Samenbildung im engeren Sinn, zu beschreiben.

In der Fig. 85 sieht man eine Spermatide, die noch keine Umformungen durchgemacht hat, mit allen charakteristischen Bestandteilen: Kern, Mitochondrienkörper, Idiozom. Es sollen nunmehr zunächst diese Gebilde von den Spermatogonien an bis zu diesem Stadium verfolgt werden.

Der Kern wurde bereits bis zur letzten Reifungsteilung sehr eingehend beschrieben. Das weitere Verhalten des Kerns nach der letzten Reifungsteilung bis zum Stadium der Fig. 85 ist im wesentlichen das gleiche, wie es für andere Objekte oft beschrieben worden ist.

Die Chromosomen lockern sich aus dem Haufen, den sie in der späten Telophase bildeten, und zerfallen allmählich in verschiedenen große Brocken, die zuerst oft kettenartig aneinander gereiht sind (Fig. 76). Das akzessorische Chromosom liegt in der Hälfte der jungen Spermatiden als ovaler, tief gefärbter Körper immer am Rand des Kerns (Fig. 76, 77, 80, 83) und läßt vorläufig keine Veränderungen erkennen.

### Die Mitochondrien.

In den Spermatogonien liegen bei gut gefärbten Objekten zahlreiche feine Körnchen (Fig. 4 u. 5). Es sind dies, wie ich später durch Vergleich mit andern Objekten zeigen werde, die von BENDA



so benannten Mitochondrien. Sie liegen zerstreut um den Kern herum, und man sieht auf einem Schnitt natürlich nur einen Bruchteil dieser Körnchen. BENDA (1902) macht darauf aufmerksam, daß die Mitochondrienkörnchen in den Spermatogonien dem Kern dicht aufliegen und oft nach Eisenhämatoxylinfärbung nicht erkannt werden könnten. Ich habe mit der von BENDA angegebenen Mitochondrienfärbung weniger gute Resultate erzielen können als mit der Eisenhämatoxylin-Färbung nach HEIDENHAIN, die auch MEVES für seine Mitochondrienuntersuchungen angewandt hat. Wichtig ist es aber, worauf auch MEVES (1900) aufmerksam macht, den richtigen Färbe- und Ausziehungsgrad zu erreichen.

Die von mir in den Spermatogonien von *Locusta* beschriebenen Mitochondrienkörnchen gleichen denen, die MEVES für die Spermatogonien von *Paludina* beschreibt. Im weiteren Verlauf haben die Mitochondrien bei *Locusta* bedeutende Abweichungen von denen, die MEVES für die haarförmigen Samenfäden von *Paludina* beschreibt. Sie dürfen aber diesen Mitochondrien in der Form und im Verhalten noch am nächsten kommen von allen sonst beschriebenen Mitochondrien.

In den Spermatocyten 1. Ordnung von *Locusta* treten die Mitochondrien zu einem kompakten, scharf umgrenzten Körper vereinigt auf. Dieser Mitochondrienkörper zeigt große Verschiedenheiten in seiner innern Struktur.

Ich habe nur einige der interessantesten und am häufigsten beobachteten Mitochondrienkörper der Spermatocyten 1. Ordnung abgebildet. In den jüngsten Spermatocyten (Fig. 20) ist der Körper noch nicht scharf abgegrenzt. Bei etwas starker Färbung nimmt er einen dunkeln Ton an, und in ihm sieht man eine größere Zahl ringförmiger Gebilde. Die Ringe sind nicht glatt, sondern unregelmäßig und scheinen aus Körnchen zusammengesetzt. Andere Mitochondrienkörper, deren Färbung gut differenziert ist, lassen in ihrem Innern nur wenige große, gewöhnlich nur 1 oder 2 Ringe erkennen (Fig. 22, 27). Die Ringe sind oft sehr regelmäßig und erscheinen bisweilen deutlich aus Körnchen zusammengesetzt. Das Lumen eines Rings scheint oft hell. Recht oft, namentlich auf spätern Stadien, kann man 2 Schichten am Mitochondrienkörper unterscheiden, eine dunkle Mittelschicht und eine helle Randzone. Die Mittelschicht ist oft von einem dunkeln Faden umgrenzt, der einem Ring entsprechen dürfte (Fig. 28). Auch eine Art radiärer Strahlung tritt in der hellen Randzone auf.

Diese zuletzt genannte Form des Mitochondrienkörpers, aber auch manche mit ringförmigen Gebilden würde man leicht geneigt sein, als Idiozom anzusprechen. Wie ich aber zeigen werde, ist diese Möglichkeit vollkommen ausgeschlossen.

In der späten Prophase der 1. Reifungsteilung streckt sich der Mitochondrienkörper in die Länge und legt sich der Kernmembran dicht an (Fig. 34, 36). Es erscheinen jetzt nur 1 oder 2 langgestreckte Ringe oder Doppelfäden in ihm (Fig. 36). Fig. 34 ist nach einem Präparat gezeichnet, das mit HERMANN'SCHER Lösung konserviert war. Die Ringformen sind nach dieser Konservierung sehr undeutlich oder gar nicht sichtbar.

Darauf zerfällt der Körper in eine größere Zahl verschieden großer Ringe, die sich um den Kern herum legen. Auf Präparaten, die nach HERMANN konserviert sind, sind dies ziemlich homogene Brocken oder Stückchen, die kaum Ringe erkennen lassen (Fig. 39). Bei der Mitose liegen diese Ringe ziemlich regellos auf den Spindelfasern, nie innerhalb der Spindel. In Fig. 41 sieht man eine Reihe solcher Ringe um die Äquatorialplatte liegen. In der Anaphase liegen sie zu beiden Seiten der Teilungsspindel, wie es die in Fig. 71 dargestellte Anaphase der 2. Reifungsteilung zeigt. In den Spermatocyten 2. Ordnung bilden die Mitochondrien keinen zusammenhängenden Körper, sondern liegen regellos im Protoplasma zerstreut. Sie verdichten sich hier bisweilen so, daß sie oft von den Chromosomen schwer zu unterscheiden sind (Fig. 53 u. 60).

In der Telophase der letzten Reifungsteilung liegen in den jungen Spermatiden die Mitochondrien in der Umgebung des Bündels der Centralspindelfasern (Fig. 73 u. 74). Etwas später sieht man, daß die Mitochondrien sich sammeln. Ein Teil liegt zu einem losen Haufen vereinigt seitlich neben dem persistierenden Bündel der Centralspindelfasern. Ein kleinerer Teil hat sich am Ende des Centralspindelfaser-Bündels angesammelt (Fig. 75 u. 76). Die Mitochondrien verlieren jetzt gewöhnlich die Ringform und treten als relativ dicke Körner auf.

Die in einem losen Haufen seitlich neben dem Centralspindelfaser-Bündel gelegenen Mitochondrien verdichten sich zu einem kompakten, scharf abgegrenzten Körper (Fig. 77 u. 78). Dieser Mitochondrienkörper kann recht verschiedene Strukturen aufweisen, die Miniaturbilder der in den Spermatocyten 1. Ordnung vorhandenen Mitochondrienkörper bilden (Fig. 77—89). Der Mitochondrienkörper ist dunkler gefärbt als das Protoplasma. Die Körner können in ihm

zerstreut liegen; sie können Ringe bilden, die hier ihre Zusammensetzung aus Körnern noch deutlicher erkennen lassen als in den Spermatocten 1. Ordnung. Die Körner können hauptsächlich am Rand liegen und andererseits wieder in der Mitte vereinigt sein.

Auf etwas spätern Stadien, vor und während der Entstehung des Achsenfadens, lassen die Mitochondrienkörper der Spermatocten auch zwei Schichten erkennen, eine dunkle Innenschicht und eine helle Außenzone, die oft von radiären Fäden, die von der dunklen Mittelschicht nach dem Rand laufen, strahlenartig durchzogen wird. Diese bisweilen sehr regelmäßigen radiären Fäden (Fig. 85 u. 88) dürften durch eine eigentümliche Anordnung und feine Ausziehung von Mitochondrienkörpern entstehen. Fig. 83 u. 84 zeigen, daß hier eine Andeutung einer radiären Strahlung durch Körner erzielt wird. Ziehen sich diese einzelnen Körner von der dunklen Mittelpartie aus durch die helle Randzone in die Länge, so entsteht die radiäre Strahlung der Fig. 85 u. 88.

Wenn sich der Mitochondrienkörper auf spätern Stadien zur Umhüllung des intracellulären Achsenfadens in die Länge streckt, wird er ganz homogen (Fig. 92, 93 u. 94). Hierauf werde ich später zurückkommen.

Die Mitochondrien, die am Ende des Centralspindelfaser-Bündels zu liegen kommen, bilden hier gewöhnlich 1 oder 2 Reihen, die aus deutlichen großen Körnern zusammengesetzt sind (Fig. 76, 77, 78 ff.). Die Körner haben genau dasselbe Aussehen wie die in den eben beschriebenen Mitochondrienkörpern liegenden, sie unterscheiden sich gar nicht von diesen. Auf etwas spätern Stadien, zu der Zeit, wo die Körner in dem Mitochondrienkörper sich verdichten, verdichten sie sich auch zu einer tief gefärbten, unregelmäßigen Masse, die die Körnelung gewöhnlich noch etwas erkennen läßt (Fig. 84, 85 f.).

Die Mitochondrien, die früher schon als Microsomen, Bioplasten bekannt geworden waren, sind bekanntlich von BENDA unter dem Namen Mitochondrien als spezifischer Bestandteil der tierischen Zelle in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, Epithelzellen, Muskelzellen und bei Protozoen (Infusorien) beschrieben worden (1899, 1900, 1902). MEVES hat (1900) die Entstehung ganzer Körper aus diesen Fadenkörnern für die Spermatocten von *Paludina* und *Pygaera* festgestellt und hat ihn als echten Nebenkern bezeichnet. Ferner hat MEVES eine Sichtung der Literatur vorgenommen, inwieweit die unter dem Namen Nebenkern oder unter anderm Namen beschriebenen Körper in den Spermatocten mit dem „echten Neben-

kern“, dem Mitochondrienkörper, identisch seien. MEVES sagt, daß irrtümlich auch andere Körper unter dem Namen Nebenkern beschrieben worden seien.

Hiergegen wendet BENDA (1902) ein, „daß sowohl von LA VALETTE wie von zahlreichen Nachuntersuchern ganz heterogene Dinge unter dem Nebenkern so lange zusammengefaßt werden mußten, bis die verfeinerte Technik eine histogenetische Analyse auch hier ermöglichte. Einstweilen kann ich mich darauf beschränken, festzustellen, daß die von MEVES erstrebte Identifizierung des Nebenkerns mit dem Mitochondrienkörper historisch nicht berechtigt ist.“

Im Lehrbuch von KORSCHULT-HEIDER wird ausgeführt, daß ganz differente Gebilde mit dem Namen Nebenkern bezeichnet werden, so namentlich solche, die den Centralspindelfasern ihre Entstehung verdanken.

Ich habe daher für diese Darstellung den Namen Mitochondrienkörper vorgezogen, da er mit Sicherheit Verwechslungen ausschließt.

Wie ich schon erwähnt habe, beschreibt MEVES in den Spermatozyten und Spermatiden von *Paludina*, die haarförmige Spermatozoen liefern, auch Ringe und Doppelfäden. „Die Ringe sind anfangs sehr klein; im weitem Verlauf der Prophase nehmen sie an Zahl ab und werden größer. Sie erscheinen nunmehr stark in die Länge gezogen, sodaß sie den Eindruck von Doppelfäden machen. Während der Mitose liegen sie sehr regellos.“

In den Spermatiden der haarförmigen Spermien gehen aus diesen Fäden „in einer nicht näher anzugebenden Art und Weise eine Anzahl kleiner Bläschen hervor“. Diese Bläschen verschmelzen nach MEVES zu einem Gebilde, das sich nach den Abbildungen, die MEVES davon gibt, nicht von dem von mir in Fig. 93 u. 94 abgebildeten langgestreckten Mitochondrienkörper unterscheidet.

Während die ringförmigen Fäden bei *Paludina* eine gewisse Ähnlichkeit mit denen bei *Locusta* haben, unterscheiden sich die bläschenförmigen Mitochondrien bei *Pygaera* von ihnen sehr (MEVES, 1900). Doch hat der von ihnen gebildete „Nebenkern“ auf den Stadien, auf denen er sich zu strecken beginnt, eine große Homologie mit dem bei *Locusta*. „Der Mitochondrienkörper besteht auf den Stadien der Figuren 67 aus einer centralen, nur wenig Vacuolen einschließenden schwarzen Kugel, welche von einer hellen, nach außen durch eine deutliche Membran abgegrenzten Zone umgeben wird. Die helle Zone wird von Balken durchsetzt, welche als Fortsätze der centralen Kugel erscheinen.“

Ich habe nun bei *Locusta* einen Mitochondrienkörper, der oft aus einer dunklen Mittelzone und einer von radiären Fäden durchzogenen hellen Randzone besteht, außer in den Spermatiden auch in den Spermatocyten 1. Ordnung beschrieben.

Bevor ich hierauf eingehe, will ich erst eine Bemerkung anführen, die BENDA (1902) zu der obigen Darstellung von MEVES macht: „Ich halte nach meinen Präparaten die Darstellungen der „Doppelfäden“ von MEVES nur für die Schattenrisse mangelhaft konservierter stabförmiger Mitochondrien, ebenso wie die Produkte derselben nie Bläschen, sondern solide Körper werden. Immerhin ist das Gesamtergebnis MEVES' an diesen Bildungen unanfechtbar und bildet eine höchst wertvolle Neuerungenschaft der Mitochondrialehre: die Feststellung der Entstehung ganzer kugeligter Körper aus Fadenkörnern.“

Ich kann nur das Vorkommen von Ringen und Doppelfäden, wenn auch bei meinem Objekt in abweichender Weise, bestätigen. Vacuolen habe ich bei *Locusta* nicht direkt beobachtet, wohl aber ist in den Ringen oft eine Aufhellung zu bemerken.

Ich komme nun zu dem Mitochondrienkörper der Spermatocyten 1. Ordnung. Nach MEVES kommt kein echter Nebenkern (Mitochondrienkörper) in den Spermatocyten vor. Wo hier ein Nebenkern beschrieben worden ist, sei dies gewöhnlich das Idiozom oder das Idiozom und Mitochondrien.

Daß die von mir beschriebenen Gebilde Mitochondrien sind, bedarf nach der vergleichenden Darstellung, die ich davon gegeben habe, keiner Erwähnung. Wohl aber könnte man nach den Ausführungen von MEVES daran denken, daß der Körper in den Spermatocyten 1. Ordnung aus Idiozom und Mitochondrien bestände. Dann müßten die beiden Gebilde innig miteinander zu einem kompakten Körper verschmolzen sein. Ich habe aber gezeigt, daß sich ein Körper ganz zu Ringen auflösen kann. Ferner ist der Mitochondrienkörper der Spermatiden genau das verkleinerte Ebenbild des Körpers der Spermatocyten 1. Ordnung. Da nun der Mitochondrienkörper der Spermatiden nichts mit dem Idiozom zu tun hat, sondern, wie ich zeigen werde, genau wie der Mitochondrienkörper bei *Paludina* ganz zur Umhüllung des Achsenfadens benutzt wird, so ist nicht anzunehmen, daß der Mitochondrienkörper der Spermatocyten 1. Ordnung neben den Mitochondrien noch das Idiozom enthielte. Allerdings werde ich zeigen, daß in den Spermatiden auch eine Beziehung zwischen dem Idiozom und den Mitochondrien besteht. Aber es

handelt sich dabei nicht um den Mitochondrienkörper (Nebenkern), sondern um die Mitochondrienansammlung am Ende der Centralspindelfasern. Bei der Besprechung des Idiozoms werde ich aber zeigen, daß dieses ganz anders entsteht und wir ein anderes Gebilde in den Spermatocyten 1. Ordnung als Idiozom ansprechen müssen.

Immerhin möchte ich darauf aufmerksam machen, daß man im Anfang des Studiums leicht Verwechslungen ausgesetzt ist. Namentlich wenn der Mitochondrienkörper aus 2 Zonen besteht, könnte man ihn für das Idiozom halten. Hierzu kommt noch, daß für die Spermatocyten 1. Ordnung noch kein kompakter Mitochondrienkörper beschrieben worden ist, ferner daß in den Spermatiden die Streckung des Mitochondrienkörpers (Fig. 92, 93 ff.) bei manchen Konservierungen (ZENKER) kaum zu verfolgen ist, während zu gleicher Zeit das Idiozom heranwächst.

Gelegentlich des Studiums der Chromatinreduction bei Orthopteren haben einige Forscher Angaben gemacht über Gebilde in den Spermatocyten 1. Ordnung. MONTGOMERY (1905) erwähnt ein Idiozom. McCLUNG (1902) beschreibt Restkörper der Spindelfasern. Ob es sich in der Tat in den betreffenden Fällen um solche Gebilde handelt, ist ohne näheres Studium schwer zu entscheiden. Einen Mitochondrienkörper erwähnen die Forscher nicht, und dieser ist bisher, wie schon gesagt, für Spermatocyten 1. Ordnung meines Wissens überhaupt noch nicht beschrieben worden.

#### Das Idiozom.

Bevor ich zur Besprechung des Idiozoms bei *Locusta* komme, muß ich darlegen, was man unter einem Idiozom versteht. Der Ausdruck „Idiozom“ ist, „um Verwechslungen zu verhüten“, von MEVES an Stelle der Bezeichnungen „Sphäre“, Attraktionssphäre, Archiplasma usw. eingeführt worden. „Mit dem Namen Idiozom habe ich die kompakte Hülle bezeichnet, von welcher die Centrakörper in den ruhenden Spermatogonien und Spermatocyten vieler Tiere umgeben sind“ (MEVES 1900).

Betrachtet man nun daraufhin die Literatur der letzten Jahre, so sieht man, daß unter dem Namen Idiozom oft Gebilde verstanden werden, die nicht zu der von MEVES gegebenen Definition passen, da in ihnen keine Centrakörper nachgewiesen werden. MEVES selbst bezeichnet bei der Beschreibung der Entwicklung der eupyrenen Spermien von *Paludina* in den Spermatocyten ein Gebilde als Idiozom, in dem keine Centrakörper liegen.

BÜSENBURG (1905) sagt, daß der Name *Centrotheca* nicht den bei Spinnen beobachteten Verhältnissen entspricht, „niemals sah ich im Idiozom den Centrankörper liegen, glaube auch nicht, daß hier eine Umhüllung desselben durch das Idiozom überhaupt möglich ist“.

Hierzu ist freilich zu bemerken, daß BÜSENBURG nur die Samenbildung von den Spermatiden an verfolgt hat und daß hier eine Umhüllung der Centrankörper vom Idiozom (Sphäre, *Centrotheca*) auch kaum beschrieben worden ist.

Alle Autoren, ich nenne nur die der letzten Arbeiten: SCHÄFER, BONNEVIE, MOLLÉ, BÜSENBURG, THESING, v. KORFF, bezeichnen in den Spermatiden einen Körper als Idiozom (MOLLÉ und THESING als Sphäre), ohne eine Beziehung dieses Gebildes zum Centrankörper nachgewiesen zu haben. Auch ist die Beziehung zu einem Gebilde der Spermatocyten, in dem die Centrankörper lägen und das daher der Definition von MEVES entsprechen würde, im allgemeinen nicht nachgewiesen. Alle diese Forscher bezeichnen den Körper der Spermatiden als Idiozom, aus dem das Spitzenstück des Spermatozoons entsteht.

Wenn nun einerseits nach der Definition von MEVES die Umhüllung der Centrankörper der Spermatogonien und Spermatocyten als Idiozom bezeichnet wird, andererseits das Gebilde der Spermatiden, aus denen das Spitzenstück entsteht, ebenfalls so benannt wird, so sieht man, daß hier die Möglichkeit vorhanden ist, daß 2 ganz verschiedene Gebilde mit demselben Namen bezeichnet werden. Diese beiden Gebilde können ja einander unter Umständen homolog sein; jedoch dürfte dies bei der Benennung nicht von vornherein vorausgesetzt werden. Daß diese Homologität nicht ohne weiteres gegeben ist, geht auch noch aus Folgendem hervor. Wie ich durch meine Untersuchung bei *Locusta* zeigen werde und wie es soeben auch von EINAR SJÖVALL ausgesprochen ist, besteht der Körper der Spermatide, den man gewöhnlich als Idiozom (Sphäre) bezeichnet, aus zwei ganz verschiedenen Gebilden. Das helle sog. Idiozombläschen ist etwas ganz anderes als der außerhalb dieses Bläschens befindliche stark färbbare Teil, der sog. Idiozomrest.

Aus diesen Betrachtungen geht wohl zur Genüge hervor, daß der Name Idiozom nicht seinen Zweck erfüllt hat, Verwechslungen zu verhüten. Bevor ich auf eine weitere Besprechung eingehen kann, muß ich zur Schilderung dieses Gebildes bei meinem Objekt übergehen, und zwar muß ich hier zunächst die Entstehung des Idiozoms in den Spermatiden schildern.

In der späten Telophase der 2. Reifungsteilung bleiben die Züge der Centralspindelfasern lange bestehen. Warum ich diese Elemente als Centralspindelfasern bezeichne, werde ich später begründen. Allmählich verliert dieses Bündel seine Faserstruktur und wird homogener (Fig. 74, 75, 76). An dem der Kernmembran zugekehrten Ende liegt die bereits beschriebene Ansammlung von Mitochondrien. An dieser Ansammlung von Mitochondrien ist das Bündel der Centralspindelfasern nach seiner Umwandlung immer mit Sicherheit auf seinen Ursprung zurückzuführen. Das Bündel wird jetzt heller und erscheint vacuolenartig (Fig. 77, 78, 79). An der der Zellgrenze zugekehrten Seite wird es kürzer, und es tritt hier jetzt eine Abgrenzung oder Abschnürung auf (Fig. 84, 87, 88), sodaß ein kleines rundliches Bläschen entsteht. Dieses Bläschen entspricht dem Idiozombälchen anderer Objekte. Es ist auf diesem Stadium durch eine verdichtete Ansammlung von Mitochondrien fest mit der Kernmembran verbunden (Fig. 85—91). Bisweilen liegt auch noch eine ganz geringe Ansammlung von Mitochondrien an der andern Seite des Bläschens, also an der der Zellgrenze zugekehrten Seite (Fig. 81, 89).

Über die Entstehung des Idiozoms in den Spermatiden liegen relativ wenige Untersuchungen vor. Einige Autoren, die die Herkunft des Idiozoms berücksichtigen, geben an, daß es sich durch Differenzierung aus dem Protoplasma gebildet habe. Eine andere Ansicht ist die, daß das Idiozom sich aus Elementen der caryokinetischen Spindel bilde. So glaubte MEVES, daß bei *Salamandra*, und M'GREGOR, daß bei *Amphiuma* das Idiozom sich aus dem Polspindelfaserkegel bilde. MEVES gibt auch Abbildungen, die eine solche Entstehung des Idiozoms wohl glaubhaft machen.

BÖSENBERG (1905) zeigt an der Hand einiger Abbildungen, daß das Idiozom in den Spermatiden der Spinnen aus den Centralspindelfaserzügen entsteht. „Die Züge der Centralspindelfasern, deren Ende die ehemalige Lage des Centralkörpers anzeigt, scheinen sich ziemlich lange unverändert zu erhalten. Allmählich unterliegen jedoch auch sie der Rückbildung, die sich zunächst in einer Verkürzung zu äußern scheint. Dann verschmelzen aber die einzelnen Fasern zu einem rundlichen Gebilde von völlig homogenem Aussehen, das stets in unmittelbarer Nähe der Zwischenplatte liegt.“ BÖSENBERG führt auch eine Reihe von Fällen aus der Literatur an, die zeigen sollen, daß öfter Gebilde beschrieben worden sind, die dem von ihm gefundenen Idiozom homolog sein dürften.

Unter anderm kommt BÖSENBERG auch auf die Gebilde zu



sprechen, die PLATNER bei *Pygaera* als Mitosoma bezeichnete (1889). PLATNER fand 2 derartige Körper, die nach ihm aus den Spindelfasern entstanden waren. PLATNER schlug vor, die den Spindelfasern entstammenden Körper mit dem Namen Mitosoma zu bezeichnen. BÜSENBERG meint nun, daß eine Gleichstellung des großen Mitosomas von PLATNER mit dem Idiozom der Araneinen, wenigstens in bezug auf die Genese, sehr nahe liegt.

Diese Gleichstellung wäre wohl berechtigt, wenn die Ableitung des Körpers von den Spindelfasern durch PLATNER richtig wäre. Dies ist nun aber nicht der Fall. Schon aus der Beschreibung, die PLATNER von der Entstehung dieses Gebildes gibt, „durch Verschmelzung einer Anzahl runder Körner“, noch sicherer aus seinem weiteren Verhalten und seiner Verwendung am „Centralfaden des Spermiosoms“ geht ohne weiteres hervor, daß es sich hier um den Mitochondrienkörper handelt. Schon MEVES (1900/02) hat dies bei demselben Objekt (*Pygaera*) festgestellt.

Wie es nun mit dem kleinen Mitosoma PLATNER's bestellt ist, kann ich nicht entscheiden. Es scheint ja, daß dieses aus den Spindelfasern entsteht; aber wenn die Beschreibung, die PLATNER von dem weiteren Verhalten dieses Gebildes gibt, richtig ist, so kann es nicht mit dem Gebilde der Spermatiden homolog sein, das man jetzt gewöhnlich als Idiozom bezeichnet.

In einer vor kurzem erschienenen Arbeit von MOLLÉ (1905) über die Spermioγένèse dans l'Écureuil wird ausgeführt, daß hier die Sphäre in den Spermatiden noch in Kommunikation mit den Resten des Bündels bleibt. Nach den Abbildungen, die MOLLÉ gibt, ist es wahrscheinlich, daß diese Sphäre auch Spindelfasern enthält. Sie besteht aber, wie ich bei Besprechung des sog. Idiozomrests noch anführen werde, wie fast alle beschriebenen Sphären bzw. Idiozome der Spermatiden aus 2 verschiedenen Gebilden, dem Idiozombläschen und dem sog. Idiozomrest (Mitochondrienansammlung).

Nun komme ich auf die Bildung des sog. Idiozoms in den Spermatiden von *Locusta* zurück. Hier bildet sich in den Spermatiden das Idiozom aus Elementen der caryokinetischen Spindel, und zwar aus den Faserbündeln, die nach der Telophase noch persistieren und zwischen den beiden Tochterkernen hinziehen. Diese Faserbündel können nur die Centralspindelfasern sein; in Erwägung zu ziehen wären aber auch noch die sog. Verbindungsfasern, d. h. die Fasern, die während der Anaphase noch zwischen den Tochterchromosomen verlaufen und diese verbinden.

Bei *Locusta* habe ich zwar keine eingehenden Untersuchungen über die achromatische Teilungsfigur angestellt, wohl aber habe ich speziell auf die Frage der Verbindungsfasern Rücksicht genommen; und ich habe, wie auch ein Blick auf die von mir abgebildeten Teilungsfiguren zeigt, nicht gefunden, daß hier außer den Centralspindelfasern noch andere Fasern („Verbindungsfasern“) vorhanden wären.

HEIDENHAIN sagte schon in seiner bekannten Arbeit (1894), daß die sog. Verbindungsfäden nichts anderes sind als die Fasern der Centralspindel.

MEVES (1897) spricht bei den Spermatogonienteilungen und bei der 1. Reifungsteilung von *Salamandra* überhaupt nicht von Verbindungsfasern. Dagegen erwähnt MEVES, daß bei der 2. Reifungsteilung die schon vor der Teilung vollkommen voneinander getrennten Spaltheilungen noch durch einen achromatischen Faden (Lininfaden) verbunden sind, da sonst eine Einstellung der Chromosomen in die Äquatorialebene überhaupt nicht möglich sein würde. Nach den Abbildungen, die MEVES von der vorgeschrittenen Anaphase gibt, sind hier auch diese Lininfäden verschwunden. Er spricht bei den spätern Stadien der Telophase nur von dem Centralspindelstumpf.

Dies tun überhaupt sämtliche Forscher, die sich eingehender mit der Mitose befaßt haben. Auch in der kürzlich erschienenen Arbeit von K. BONNEVIE, worin die Morphologie und Mechanik der mitotischen Teilung eingehend und von den neuesten Gesichtspunkten aus besprochen wird, werden die in der Telophase vorhandenen Fasern als Centralspindelfasern bezeichnet. K. BONNEVIE erwähnt zwar auch Verbindungsfasern, über die Natur dieser Faser und über ihr weiteres Schicksal gibt K. BONNEVIE nichts an.

Aus diesen Betrachtungen, wobei ich noch auf die Zusammenfassung von WILSON (1900) verweisen möchte, dürfte Folgendes hervorgehen: Die sog. Verbindungsfasern sind wahrscheinlich gar nicht vorhanden bzw. dasselbe wie die Centralspindelfasern. Auf jeden Fall sind sie vorübergehender Natur und höchstens nur in der frühen Anaphase vorhanden, sodaß also das in der Telophase persistierende Faserbündel nur aus Centralspindelfasern besteht.

Hiermit habe ich nun nachgewiesen, daß das Gebilde, welches, wie aus meiner weitem Schilderung hervorgehen wird, zweifellos dem sog. Idiozombälchen anderer Objekte entspricht, bei *Locusta* sich aus den Centralspindelfasern bildet. Nun sagte ich oben, daß

auch von andern Autoren eine Entstehung des Idiozoms aus Elementen der caryokinetischen Spindel angegeben worden ist. Die wichtigste Angabe ist die von MEVES, daß sich bei *Salamandra* das Idiozom aus den Polspindelfasern bilde. Die Frage entsteht nun, ist das Idiozom bei *Locusta* etwas anderes als das Idiozom bei *Salamandra* nach MEVES? Daß das Idiozombläschen in den Spermatiden in seinem ganzen Verhalten und spätern Schicksal dem Idiozombläschen anderer Autoren entspricht, werde ich später zeigen. Die Frage, ob es auch hinsichtlich seiner Entstehung dem Idiozom von MEVES entspricht, ist durch die weitere Frage entschieden: Sind die Centralspindelfasern etwas wesentlich anderes als die Polspindelfasern?

Bei *Locusta* habe ich absolut keinen Unterschied zwischen den Centralspindelfasern und den Polfasern gefunden, wie auch ein Blick auf die Teilungsfiguren zeigt. Nun ist dies auch die Ansicht der letzten Forscher, daß beide aus derselben Substanz bestehen. MEVES (1897) hat gezeigt, wie sich die Polfasern auf Kosten der Centralspindelfasern vergrößern können und umgekehrt.

Recht ausführlich sind diese Verhältnisse in der bereits erwähnten soeben erschienenen Arbeit von K. BONNEVIE untersucht. Ich muß hier auf diese Arbeit verweisen, da es mich zu weit führen würde, näher darauf einzugehen. Ich will nur hervorheben, daß nach K. BONNEVIE die Polstrahlen und Centralspindelfasern aus Microsomenreihen bestehen. Diese Microsomen strömen und können von dem Polarfaserbereich in den Centralspindelfaser-Bereich strömen und umgekehrt wieder zurückströmen. Ein substantieller Unterschied besteht also auch nach K. BONNEVIE nicht zwischen den Polstrahlen und den Centralspindelfasern.

Dadurch, daß ich jetzt auch festgestellt habe, daß Polstrahlen und die Centralspindelfasern aus der gleichen Substanz bestehen, habe ich auch bewiesen, daß das Idiozom bei *Locusta* auch hinsichtlich seiner Genese dasselbe ist wie das Idiozombläschen bei *Salamandra* nach MEVES.

Nun sagte ich oben bereits, daß viele Forscher die Herkunft des Idiozoms nicht berücksichtigen und daß andere seine Entstehung durch Differenzierung aus dem Protoplasma herleiten. Dies letztere ist nun aber auf jeden Fall nie bewiesen. Wenn man ein helles Bläschen entstehen sieht und seine Herkunft nicht ableiten kann, was, wie ich glaube, bei vielen Objekten auch kaum möglich ist, so

ist man geneigt, anzunehmen, daß das Idiozom sich aus dem Protoplasma differenziert.

Wenn nun, wie bei *Locusta*, das Idiozom aus den Centralspindelfasern entsteht, so wird man von vornherein eine Lage der Centrakörper in ihm nicht für sehr wahrscheinlich halten. Bildet sich dagegen dieser Körper aus der Region der Polstrahlen, so dürften die Centrakörper in ihm bzw. in seiner Nähe liegen.

Ich bin also der Ansicht, daß das fragliche Gebilde immer Beziehungen zu den Elementen der caryokinetischen Spindel, nicht aber immer direkte Beziehungen zu den Centrakörpern hat.

Wie ich oben anführte, hat PLATNER den Namen Mitosoma für die den Spindelfasern entstammenden Körper eingeführt. Da nun aber PLATNER und nach ihm auch andere den Namen Mitosoma falsch angewandt haben, so darf ich diesen sonst sehr bezeichnenden Namen nicht verwenden. Ich habe daher für meine Untersuchung die Bezeichnung Idiozom beibehalten, da sie sich in den letzten Jahren allgemein eingebürgert hat.

Ich muß jetzt noch kurz die Schilderung des Idiozoms in den Spermatogonien und Spermatocyten von *Locusta* nachholen. Wie ich schon bei Besprechung der Spermatogonien erwähnt habe, konnte ich in ihnen kein Idiozom finden. Daß ein Idiozom erst mit dem Beginn der Wachstumsperiode auftritt, ist auch von andern Forschern öfter angegeben worden, so von MOORE bei Selachiern und MEVES bei *Paludina*. Bei *Salamandra* (1897) fand MEVES, daß wohl bei den ersten Spermatogoniengenerationen ein Idiozom, aber nicht bei den spätern Generationen vorhanden ist.

In den Spermatocyten 1. Ordnung ist ein Gebilde vorhanden, das ich deshalb als Idiozom bezeichne, weil es aus dem Centralspindelfaser-Stumpf entstanden ist und so der eben beschriebenen Entstehung eines Idiozoms folgt. Dies zeigt sich deutlich darin, daß diese Gebilde mehrerer Zellen gewöhnlich miteinander in Verbindung stehen und als kolbenförmige Anschwellungen von persistierenden Spindelfasern erscheinen (Fig. 27). Das Idiozom ist ein heller, vollkommen homogener Körper von rundlicher oder ovaler Form. Centrakörper habe ich in ihm nicht nachweisen können, und wie ich oben ausführte, wird man nach der Art der Entstehung dieses Idiozoms eine Lage der Centrakörper in ihm von vornherein kaum für wahrscheinlich halten.

Das Verhalten der Idiozome bei der Teilung ist von den betreffenden Forschern verschieden geschildert worden. Nach MEVES

kann das Idiozom vorher in Teilstücke zerlegt werden, oder es persistiert vielfach eine Zeitlang in ungeteiltem Zustand seitlich neben der Teilungsfigur. Bei *Locusta* verhält sich das Idiozom auf die letztere Art. Beim Beginn der 1. Reifungsteilung bleibt das Idiozom vollkommen unverändert neben der Teilungsfigur liegen, oft liegt es an einem Pol der Spindel. Auf der spätern Anaphase wird das Idiozom undeutlich, und nach Vollendung der Teilung ist es nicht mehr sichtbar.

Auf den Stadien der Spermatocyten 2. Ordnung kommt es, wie es nach Beschreibung der Autoren auch bei den meisten andern Objekten der Fall ist, nicht zur Ausbildung eines Idiozoms.

Die erste Entstehung des Idiozoms in den Spermatiden habe ich bereits oben geschildert. Auf das fernere Verhalten des Idiozoms komme ich später zu sprechen.

### Umformung der Spermatide in das Spermatozoon.

Nachdem ich die verschiedenen Gebilde der Spermatide von den Spermatogonien her bis zum Stadium der in Fig. 85 abgebildeten Spermatide verfolgt habe, wende ich mich jetzt zu ihrer Umbildung zu Teilen des Spermatozoons.

#### Der Kern.

Den Kern hatte ich auf dem Stadium der Fig. 85 verlassen. Das Chromatin lag in ihm in Brocken verteilt, und in der Hälfte der Kerne lag das akzessorische Chromosom unverändert als tief gefärbter ovaler Körper dicht an der Kernmembran.

Auf etwas spätern Stadien lösen sich die Chromosomen weiter in feine Chromatinpartikelchen auf, die gleichmäßig über den Kern verteilt sind (Fig. 91—104). Ich möchte erwähnen, daß der Kern sich nicht auf den Stadien, die in Fig. 91 ff. dargestellt sind, vergrößert, wie es beim Anblick der Figuren scheinen möchte, sondern die Figg. 91—96 und 102 erscheinen deshalb größer als Fig. 88, weil sie nach Präparaten gezeichnet sind, die mit HERMANN'Scher Lösung konserviert worden waren. Die vorhergehenden und die folgenden Stadien sind mit ZENKER'Scher Flüssigkeit konserviert, die, wie ich im technischen Teil ausgeführt habe, eine gleichmäßige Schrumpfung veranlaßt.

Dagegen tritt jetzt eine Verkleinerung des Kerns ein, wie ein Vergleich der Figg. 97—98 ff. mit 88 zeigt. Auch die Reihe der

Figg. 91—96 u. 102, welche alle mit HERMANN'scher Lösung behandelt sind, zeigen diese Verkleinerung. Eine Verkleinerung des Kerns auf diesen Stadien der jungen Spermatozoen scheint nach der Beschreibung der Autoren bei vielen Objekten vorzukommen. Die Chromatinpartikelchen liegen jetzt gewöhnlich an einer Seite des Kerns oder rings an der Kernmembran zusammengedrängt (Fig. 97 bis 100).

Während dieser Zeit, ungefähr zu derselben Zeit, wo das Idiozom seine Wanderung antritt, nimmt das akzessorische Chromosom eine unregelmäßige Oberfläche an (Fig. 98, 99). Es löst sich auf in einen dichten Haufen Chromatinpartikelchen, der noch in unregelmäßigen Umrissen die Form des akzessorischen Chromosoms erkennen läßt (Fig. 100, 101). Bald hat sich das akzessorische Chromosom ganz aufgelöst und ist nicht mehr als solches zu erkennen.

Das akzessorische Chromosom löst sich also ebenso im Kern auf wie die andern Chromosomen. Nur daß die gewöhnlichen Chromosomen schon gleich nach der letzten Reifungsteilung zerfallen und sich schon ganz in feine Chromatinpartikelchen aufgelöst haben, wenn das akzessorische Chromosom erst zu zerfallen beginnt. Zwischen den Kernen mit akzessorischem Chromosom und denen ohne dasselbe ist von jetzt ab kein Unterschied zu bemerken. Beide Arten von Spermatozoen entwickeln sich gleichartig, und man vermag sie nicht auseinanderzuerkennen.

Nach dem Zerfall des akzessorischen Chromosoms lösen sich alle Chromatinkörnchen vollkommen auf, sodaß die chromatische Substanz jetzt fast homogen erscheint (Fig. 105, 106 ff.). Die chromatische Substanz sammelt sich jetzt und auf allen nächsten Stadien am vordern Teil des Kerns an, während die Mitte und namentlich das hintere, dem Zentralkörper und Achsenfaden zugekehrte, Ende hell erscheint.

Während dieser Zeit ist eine Drehung des Kerns eingetreten, und es kommt jetzt zu seiner Abflachung, sodaß er bilateral-symmetrisch wird, ferner bildet sich zu dieser Zeit in seinem Innern ein „Innenkörper“. Auf alle diese Vorgänge sowie auf die weiteren Umwandlungen des Kerns werde ich in den nächsten Abschnitten zu sprechen kommen.

#### Centralkörper und Achsenfaden.

Die Centralkörper sind in den jungen Spermatozoen nicht mit Sicherheit zu erkennen. Wie ein Blick auf die 2. Reifungsteilung

zeigt, sind sie hier so klein, daß sie selbst im Verband der Spindel oft nicht zu erkennen sind. In Fig. 85 sieht man 2 Körnchen in der Nähe der Zellperipherie gelegen, die wohl die Centrankörper sein dürften.

Sicher erkennt man die Centrankörper erst nach Anlage des Achsenfadens (Fig. 86). Man sieht 2 feine Körnchen im Protoplasma; das eine liegt an der Zellgrenze, das andere an der Kernmembran oder in einer Einbuchtung derselben. Zwischen beiden zieht sich ein gerader intracellulärer Faden hin, und vom distalen Centrankörper geht ein feines extracelluläres Fädchen aus (Fig. 87, 88, 89). Auf den frühesten Stadien, auf denen der intracelluläre Faden erkennbar ist, ist der extracelluläre Faden gewöhnlich gar nicht oder doch nur recht undeutlich erkennbar. Erst durch das Studium der etwas spätern Stadien erhielt ich die Gewißheit von seinem Vorhandensein.

Daß die Körnchen, von denen der Achsenfaden ausgeht, Centrankörper sind, auch wenn sie nicht direkt von den Polkörnern der Mitose abgeleitet werden können, dürfte heute als sicher gelten. v. LENHOSSEK äußerte sich (1898) eingehend über diese Frage. Nachher ist durch eine Reihe von Arbeiten die Centrankörpurnatur dieser Körnchen, von denen der Achsenfaden ausgeht, sicher festgestellt worden.

Ich möchte jetzt auf eine sehr eigentümliche Lagebeziehung der Centrankörper nebst Achsenfaden zum akzessorischen Chromosom eingehen. In den Spermatiden mit akzessorischem Chromosom liegen die Centrankörper nebst Achsenfaden konstant an der Seite des akzessorischen Chromosoms; der proximale Centrankörper liegt gewöhnlich dem akzessorischen Chromosom so dicht an, daß er nicht zu erkennen ist (Fig. 86—90). Namentlich auf etwas spätern Stadien ist der proximale Centrankörper dem akzessorischen Chromosom so dicht angelagert, daß man den Eindruck erhält, als käme der Achsenfaden von dem akzessorischen Chromosom (Fig. 91, 94).

In der andern Hälfte der Spermatiden ohne akzessorisches Chromosom liegt der proximale Centrankörper größern Chromatinbrocken an, sodaß er auch hier oft nicht erkennbar ist.

Man fragt sich unwillkürlich, wie diese vollkommen konstante Lage der Centrankörper zu erklären ist. Ich halte hier die Erklärung für wahrscheinlich, daß ein Richtungsreiz zwischen dem Chromatin und den Centrankörpern besteht, daß das Chromatin eine Anziehung auf den proximalen und in gewisser Weise auch auf den

distalen Centrankörper ausübt, ohne mir freilich ihr Wesen näher erklären zu können. Da nun auf diesen Stadien das akzessorische Chromosom die bei weitem größte und kompakteste Chromatinmasse im Kern darstellt, so rückt der Centrankörper an das akzessorische Chromosom heran; in den Spermatiden ohne akzessorisches Chromosom dagegen rückt er an größere Chromatinanhäufungen heran.

BROMAN (1902) kommt zu der Ansicht, daß die gesetzmäßigen Bewegungen, welche die Organe der Spermatide (Kern, Centrankörper, Idiozom) bei der Spermatogenese ausführen, von Richtungsreizen geleitet werden. Die Centrankörperwanderung zum Kern wird nach BROMAN durch einen Richtungsreiz dirigiert, der vom Kern ausgeht (Caryotaxis).

MEVES (1902) hält es noch für wahrscheinlicher, daß dieser Richtungsreiz von den Centrankörpern selbst ausgeht.

Wenn ich, wie BROMAN und MEVES es tun, einen Richtungsreiz annehme, so ist es aus den über die Lagebeziehung der Centrankörper zu dem akzessorischen Chromosom gemachten Beobachtungen zu schließen, daß bei meinem Objekt der Richtungsreiz weniger vom Kern in seiner Gesamtheit als vielmehr von der chromatischen Substanz ausgeht, wie sie sich eben auf diesem Stadium am stärksten im akzessorischen Chromosom findet.

Wie ich schon sagte, ist in den letzten Jahren eine ziemliche Übereinstimmung in dem Punkt erzielt worden, daß der Achsenfaden vom Centrosom ausgeht. Über die Natur der hier in Betracht kommenden Gebilde: Verbindungsstück, Mittelstück, intracellulärer und extracellulärer Achsenfaden und ihre Beziehungen zueinander herrscht aber noch immer eine gewisse Unklarheit und Verschiedenheit der Angaben.

Man kann im allgemeinen einen intracellulären und einen extracellulären Teil des Achsenfadens unterscheiden. Nach den Beschreibungen besteht für die meisten Objekte zwischen intracellulärem und extracellulärem Achsenfaden kein nennenswerter Unterschied. Bei andern Objekten dagegen, so namentlich bei Mollusken, ist der intracelluläre Achsenfaden ganz anders aufzufassen. Er wird hier als Centrankörperstab bezeichnet und bildet, nachdem er sich eventuell ganz beträchtlich verlängert hat, die Achse des nach v. BRUNN so benannten Mittelstücks (MEVES für *Paludina* [1902]). In diesem Falle erscheint der intracelluläre Achsenfaden als direkte Auswachsung eines oder beider Centrankörper, oder er liegt zwischen beiden.

Wie nun diese Achse des Mittelstücks angelegt wird, darüber



herrschen ganz verschiedene Angaben. So geht bei Mollusken nach v. KORFF (*Helix*, 1899) der Achsenfaden des Mittelstücks aus dem proximalen Centrosom hervor, nach K. BONNEVIE (*Enteroxenos*, 1906) dagegen aus dem distalen Centrosom. MEVES konnte nicht feststellen, „in welchem Verhältnis die wahrscheinlich auch bei *Paludina* doppelten Centrankörper sich am Aufbau des Stabes beteiligen“.

Betrachtet man nun die Verhältnisse bei *Locusta* (Fig. 86, 88, 92), so sieht man, daß der intracelluläre Achsenfaden zwischen zwei Centrankörpern liegt. Auch auf weitem Stadien, auf denen sich der intracelluläre Achsenfaden beträchtlich in die Länge streckt (Fig. 92—96), bleibt er zwischen zwei Centrankörpern gelegen. Dieser intracelluläre Achsenfaden ist also als Achse des zukünftigen Mittelstücks aufzufassen.

Ich habe nun aber nicht den Eindruck gewonnen, daß dieser intracelluläre Achsenfaden bei *Locusta* als „Centrankörperstab“ durch direkte Auswachsung eines oder beider Centrankörper entstanden sei. Die Centrankörper liegen vielmehr als runde Körnchen zu beiden Enden des Stabs und zeichnen sich durch tiefere Färbung von ihm aus. Namentlich wenn der proximale Centrankörper beträchtlich herangewachsen ist (Fig. 115 ff.), bildet er einen eignen Abschnitt des Spermatozoons und unterscheidet sich beträchtlich von dem intracellulären Faden, sodaß man nicht eine gleiche Zusammensetzung für beide annehmen kann.

Die Frage, aus welcher Substanz der vom Centrankörper ausgehende Achsenfaden gebildet wird, ist in mehreren Arbeiten aufgeworfen worden. Ziemlich ausführlich äußert sich über diese Frage THESING (1903). Man pflegt im allgemeinen anzunehmen, daß der Achsenfaden unter Einwirkung der Centrankörper aus dem Protoplasma entstanden ist. Dagegen scheinen die Forscher den intracellulären Achsenfaden, wenn er als Achse des Mittelstücks bezeichnet wird, als durch Auswachsung eines oder beider Centrankörper entstanden anzunehmen, sodaß er also aus Centrankörpersubstanz besteht.

Ich will hier nur erwähnen, daß ich nicht den Eindruck gewonnen habe, daß der intracelluläre Achsenfaden aus einer andern Substanz bestände als der extracelluläre. Sollte dieser letztere durch Einwirkung des Centrankörpers aus dem Protoplasma entstanden sein, wofür übrigens ebensowenig Beweise vorhanden sind wie für das Gegenteil, so dürfte auch der intracelluläre Achsenfaden, der Achsenstab des Mittelstücks, so entstanden sein,

Wie ich schon angedeutet habe, entfaltet bei *Locusta* der intra-

celluläre Achsenfaden ein mächtiges Wachstum (Fig. 95, 96, 102). Mit dem intracellulären Achsenfaden streckt sich das Protoplasma in die Länge, sodaß er immer intracellulär bleibt. In der Fig. 102 denke man sich die punktierte Strecke durch einen 12—15 cm langen Abschnitt ersetzt, so würde man nach der von mir angewandten, für sämtliche Figuren gleich starken Vergrößerung die entsprechende Länge des Achsenfadens erhalten. Auf spätern Stadien ist der intracelluläre Achsenfaden nicht von der durch den Mitochondrienkörper gebildeten Hülle zu unterscheiden, worauf ich an anderer Stelle eingehen werde.

Der extracelluläre Faden wird nur deutlicher auf den Stadien der Figg. 94—96, 102. Er bleibt aber immer ein relativ kurzes feines Fädchen.

Das extracelluläre Fädchen ist durch den distalen Centrankörper mit dem intracellulären Achsenfaden verbunden. Dieser distale Centrankörper bleibt immer ein feines Körnchen (Fig. 95, 96). Gegen Ende der Entwicklung ist es nicht mehr sichtbar (Fig. 129).

Der proximale Centrankörper war auf den Stadien 91—94 oft nicht zu unterscheiden vom akzessorischen Chromosom oder von andern Chromatinteilen. Wenn sich auf etwas spätern Stadien die Chromosomen ziemlich aufgelöst haben und auch das akzessorische Chromosom zu zerfallen beginnt, tritt der proximale Centrankörper wieder deutlich hervor (Fig. 97—102). Er hat sich jetzt vergrößert und in 2 Teile geteilt; namentlich auf den folgenden Stadien (Fig. 103 ff.) sind die 2 Teile vollkommen deutlich.

Es vollzieht sich jetzt ein eigenartiger Vorgang. Es lösen sich nämlich 2 Körnchen von der dem Kern zugekehrten Seite der Centrankörper ab (Fig. 106, 107). Diese beiden losgelösten Körnchen liegen eine Zeitlang an den proximalen Centrankörpern.

Auf einem weitem Stadium sind die von den proximalen Centrankörpern losgelösten Körnchen weiter in den Kern gerückt (Fig. 108—112). Oft sind dies aber jetzt mehrere Körnchen. Sie lassen fast immer feine Fäden erkennen, die von ihnen auf die beiden proximalen Centrankörper zuziehen. Eine vollkommene Verbindung mit diesen konnte ich aber nicht feststellen. Die losgelösten Centrankörper wandern nun weiter gegen das vordere Ende des Kerns (Fig. 108, 109). Allmählich entsteht hier eine Verdichtung (Fig. 113, 114), und es kommt hier zur Entstehung eines ziemlich regelmäßigen Gebildes, das auf diesen und den nächstfolgenden Stadien recht deutlich ist (Fig. 115—118). Von dem vordern Pol des Kerns oder Kopfs, wie

ich ihn jetzt bezeichnen möchte, verläuft in der Mitte ein gewölbter Stab eine kurze Strecke nach hinten und teilt sich dann in 2 Fäden, die ganz fein nach hinten auslaufen. Sie verlaufen gebogen auf den Doppelcentralkörper zu, scheinen sich aber nicht mit ihm zu verbinden.

Eine im Innern des Kerns von seinem vordern zum hintern Ende verlaufende Verbindung ist von TÖNNIGES bei *Lithobius* (1902) und von THESING (1903) bei Cephalopoden als „Achsenstab“, von BALLOWITZ bei Coleopteren als „centraler Innenkörper“ beschrieben worden. Nach TÖNNIGES ist es ein gerader Faden, der durch eine Verdichtung der zentralen Partie des Kerns entstanden ist.

Der Innenkörper, wie ich ihn nennen möchte, da daß Wort „Achsenstab“ auf dieses Gebilde nicht recht paßt, ist bei *Locusta* unter Beteiligung der Centralkörper entstanden. Ob und inwieweit aber auch eine Verdichtung der Kernsubstanz mitspielt, ist nicht zu entscheiden, zumal auf den Stadien der Bildung des Innenkörpers der vordere Teil des Kerns immer dunkelgefärbt ist und hier auch eine Verdichtung des Chromatins vorhanden zu sein scheint.

Dieses Gebilde und namentlich das Hineinwandern von Abkömmlingen der Centralkörper läßt sich auch damit vergleichen, daß der von Centralkörpern ausgehende Achsenfaden eine Strecke in den Kern hineinwächst, wie es namentlich von K. BONNEVIE für *Enteroxenos* (1906) und von MEVES für *Paludina* (1902) beschrieben worden ist.

Gegen die Vollendung der Ausbildung des Spermatozoons von *Locusta* wird der Innenkörper im Kopf allmählich undeutlich (Fig. 119, 122) und ist im fertigen Spermatozoon nicht mehr nachweisbar (Fig. 127, 129).

Der proximale Doppelcentralkörper vergrößert sich während der Bildung des Innenkörpers und streckt sich etwas in die Länge (Fig. 115—118). Die beiden Centralkörper verschmelzen miteinander, wenn das Spermatozoon bald seine definitive Ausbildung erreicht hat, zu einem einheitlichen etwas länglichen Gebilde, das gegen den Kern ziemlich deutlich durch seine Form und Färbung abgegrenzt ist, während es nach hinten allmählich in den Achsenfaden+Mitochondrienkörper übergeht. Ich komme am Schluß dieser Darstellung auf die betreffenden Verhältnisse zurück.

### Der Mitochondrienkörper.

Der Mitochondrienkörper lag nach seiner Bildung seitlich neben dem sich zum Idiozom umwandelnden Bündel der Centralspindel-fasern (Fig. 78—84). Außerdem lag noch eine Mitochondrien-an-sammlung dicht an dem sich bildenden Idiozombläschen. Auf diese Ansammlung, aus der der sog. Idiozomrest entsteht, komme ich an anderer Stelle zu sprechen.

Während der Mitochondrienkörper zuerst gar keine Lagebeziehung zum Kern und akzessorischen Chromosom hatte, rückt er zur Zeit der 1. Anlage des Achsenfadens an den Kern und zwar bei den Kernen mit akzessorischem Chromosom immer an dieses heran (Fig. 86—90). Nachdem sich hier an der Seite des akzessorischen Chromosoms der Achsenfaden gebildet hat, wie ich im vorigen Abschnitt ausgeführt habe, legt sich der Mitochondrienkörper dicht an den intracellulären Achsenfaden an.

Der Mitochondrienkörper ließ auf den Stadien der Fig. 85—90 eine dunkle Mittelschicht und eine helle Außenzone unterscheiden. Jetzt mit der Verlängerung des intracellulären Achsenfadens streckt sich auch der daranliegende Mitochondrienkörper. Zunächst läßt er gewöhnlich noch die beiden Schichten unterscheiden (Fig. 91). Geht aber die Streckung weiter, so gehen die beiden Schichten ineinander über, und etwas später erscheint der langgestreckte Mitochondrienkörper (Fig. 92, 93) ganz homogen (Fig. 94, 95). Wenn der Mitochondrienkörper im Anfang seiner Streckung sich über den Umfang der Zelle hinaus verlängert, so bemerkt man nur an dem äußersten Ende des Mitochondrienkörpers etwas Protoplasma (Fig. 94). Erst nachdem er sich weiter verlängert hat, erscheint er wieder ganz vom Protoplasma umgeben. Ein ganz analoges Verhalten scheint nach den Abbildungen von MEVES bei den eupyrenen Spermien von *Paludina* zu herrschen. Mit der zunehmenden enormen Verlängerung des intracellulären Achsenfadens streckt und verlängert sich auch der Mitochondrienkörper und umgibt den ganzen intracellulären Achsenfaden (Fig. 96, 102).

Wie die Umhüllung des Achsenfadens durch den Mitochondrienkörper zustande kommt, d. h. wie der Achsenfaden in die Mitte des Mitochondrienkörpers gelangt, ist von den wenigen Autoren, die diese Frage berühren, verschieden dargestellt worden.

Mir erscheint es bei *Locusta* nur so möglich, daß eine Faltung der Umhüllung des Mitochondrienkörpers nach innen eintritt und

der Achsenfaden sich in diese Faltung einsenkt und nachher vollkommen umschlossen wird.

Nach MEVES sind bei den eupyrenen Spermien von *Paludina* 4 Mitochondrienbläschen vorhanden. „Diese strecken sich mit dem Wachstum des Zentralkörperstabes in gleichem Maße wie dieser zu immer dünner werdenden Röhren in die Länge.“

In einer soeben erschienenen vorläufigen Mitteilung von HERBERT ZWEIGER über die Spermatogenese von *Forficula auricularia*, also auch einer Orthoptere, wird über diese Verhältnisse folgendes geschrieben: „In einem weiteren Stadium besteht die Struktur des Nebenkernes aus kleinen Bläschen; die an der Peripherie gelegenen Bläschen nehmen an Größe zu, ihre Scheidewände schwinden, sodaß sich schließlich an der Peripherie ein Hohlraum bildet, der den Nebenkern umgiebt. Der Achsenfaden senkt sich in den peripheren Hohlraum des Nebenkerns ein und verläuft an seiner Außenwand in schlangenförmiger Windung. — Vom Nebenkern ist nichts mehr zu sehen, er umgibt den Achsenfaden als eine ihm dichtanliegende Hülle.“

Die an der Peripherie gelegenen Bläschen mit Scheidewänden bei *Forficula* erinnern sehr an die helle, von radiären Fäden durchsetzte Außenzone bei *Locusta* (Fig. 82, 83, 86). Hier ist aber eine Einsenkung des Achsenfadens in den „Hohlraum“ nur möglich, wenn eine Einfaltung der Umhüllungsmembran des Mitochondrienkörpers eintritt.

Bis zu den Stadien der Fig. 102 ist nach geeigneter Konservierung (HERMANN oder BENDA) der Mitochondrienkörper noch deutlich von dem in ihm liegenden Achsenfaden zu unterscheiden. Auf den spätern Stadien ist dies nicht mehr möglich, sondern beide machen den Eindruck eines einheitlichen Fadens.

Nach MEVES verliert der im Innern gelegene „Centralkörperstab“ seine Färbbarkeit. Nach ZWEIGER „ist vom Nebenkern nichts mehr zu sehen; er umgibt den Achsenfaden als eine ihm dicht anliegende Hülle.“

Ich möchte sagen, daß der Achsenfaden auf den späten Stadien so dicht umhüllt und umschlossen wird vom Mitochondrienkörper, daß er keine Farbe aufnehmen kann, also seine Färbbarkeit verliert.

#### Umformung des Idiozoms zum Spitzenstück.

Das Idiozom hatte ich als kleines rundliches Bläschen verlassen, das durch eine Ansammlung von Mitochondrien mit der Kernmembran

verbunden war (Fig. 85—89). Diese Mitochondrienansammlung wird jetzt dichter und läßt die einzelnen Körner nicht mehr erkennen (Fig. 85, 91—95). Nun beginnt eine Loslösung des Idiozoms nebst Mitochondrienansammlung von der Kernmembran (Fig. 97, 96). Sie rücken weiter von der Kernmembran ab und bleiben anfangs mit der Kernmembran noch durch dünne Fädchen zusammenhängend (Fig. 98). Jetzt scheint immer eine Drehung des Idiozoms stattzufinden, sodaß die Mitochondrienansammlung nicht mehr zwischen ihm und dem Kern liegt, sondern dem Idiozom seitlich anhängt (Fig. 99—100). Zugleich rückt das Idiozom jetzt dicht an den Kern, aber ohne sich an der Kernmembran zu befestigen.

Bisher erschien der Inhalt des Idiozoms vollkommen gleichmäßig. Gewöhnlich war es ganz hell und vacuolenartig. Demnach ist eine färbare Substanz in ihm enthalten; nach geeigneter Färbung (nach BENDA) färbt sich das ganze Idiozom gleichmäßig und ziemlich intensiv (Fig. 90, 94). Auch nach Färbung mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN ist das Idiozom oft gleichmäßig, gewöhnlich aber nur schwach gefärbt (Fig. 93, 95, 96).

Ungefähr zu der Zeit, wo das Idiozom sich vom Kern löst, tritt in ihm eine Sonderung der Substanz auf. Die färbare Substanz sammelt sich in der Mitte an und verdichtet sich hier zu einer vollkommenen Kugel (Fig. 98—101). Das ganze Idiozom ist jetzt auch vollkommen kugelförmig und von einer relativ starken, gefärbten Hülle umgeben.

Das Auftreten einer färbaren Kugel in dem Idiozombälchen findet auch bei andern Objekten statt und ist namentlich von v. LENHOSSEK für Säugetiere zuerst eingehend beschrieben worden (1898). Nach v. LENHOSSEK erscheint in der Sphäre der Ratte ein feines tiefgefärbtes Körnchen, das „wie durch einen Schöpfungsakt plötzlich auftaucht“. Beim Meerschweinchen dagegen erscheint dasselbe Gebilde nach v. LENHOSSEK als mächtige Kugel. Diese gleicht der färbaren Kugel bei *Locusta*. v. LENHOSSEK hat dieses Gebilde als Acrosoma bezeichnet.

Dieses färbare Gebilde ist öfter, namentlich von v. LENHOSSEK, als Centrosoma aufgefaßt worden.

Wie ich bei *Locusta* gezeigt habe, ist hier die färbare Substanz von vornherein im Idiozom. Sie verdichtet und vermehrt sich wahrscheinlich nur. Das Idiozom war entstanden aus dem Centralspindel-faser-Bündel. Ebenso wie dieses letztere relativ dunkel erschien und allmählich heller wurde, kann das helle Idiozombälchen auch wieder

dunkler werden, indem seine färbbare Substanz sich vermehrt oder verdichtet.

Das Idiozom lag bisher nicht, wie es für einige Objekte beschrieben worden ist, am Centrankörper und Ursprung des Achsenfadens, sondern gewöhnlich ungefähr an der Seite des Kerns, die um den vierten Teil seines Umfangs vom Centrankörper entfernt ist. Jedoch lag es gewöhnlich so, daß nach der Vergrößerung des Idiozoms und gleichzeitiger Verkleinerung des Kerns, wie ich oben ausführte, der Achsenfaden am Idiozom vorbeizog. Besser als sich dies in wenigen Worten beschreiben läßt, zeigen die Figg. 95—99 diese Lagebeziehungen. Nachdem sich das Idiozom von dem Kern losgelöst hat (Fig. 98 ff.) und wieder an ihn herangerückt ist, beginnt es um den Kern zu wandern (Fig. 101). Es beschreibt nur eine relativ kurze Strecke, sodaß es an die Seite des Kerns zu liegen kommt, die dem Centrankörper nebst Ansatz des Achsenfadens gegenüber liegt (Fig. 102, 103). Hier heftet es sich, wahrscheinlich nur ganz lose, wie ich später zeigen werde, am Kern fest.

Jetzt findet eine Drehung des gesamten Kerns nebst proximalem Centrankörper und dem angehefteten Idiozom statt, sodaß der Achsenfaden, der Kern und das Idiozom in eine Linie fallen (Fig. 103, 104).

Der Kern beginnt auf diesen Stadien sich in seiner ganzen Länge abzuplatten, sodaß man für die Folge eine Breitseite (Frontalansicht) (Fig. 106—110) und eine Schmalseite (Sagittalansicht) (Fig. 111, 112) unterscheiden kann.

Jetzt platten sich auch der Kern und das Idiozom an ihrer Berührungsstelle gegeneinander ab (Fig. 105, 106). Das Idiozom legt sich an den Seiten weiter über den Kern, sodaß dieser an seinem vordern Ende seitlich eingedrückt wird (Fig. 107, 108, 109, 113, 114). Der Kern vergrößert sich zu dieser Zeit und streckt sich in die Länge. Der vordere Pol des Idiozoms wölbt sich zu einer stumpfen Spitze aus (Fig. 109, 114, 115). Das Idiozom formt sich mehr und mehr zu einem Doppelhaken oder Anker um (Fig. 118—122). Im wesentlichen hat das Idiozom jetzt seine Umformung beendet, und man kann es jetzt als Spitzenstück bezeichnen.

Bei der Anheftung des Idiozoms an den vordern Kernpol bestand es aus einer hellen Blase, in deren Mitte sich eine färbbare Substanz kugelförmig zusammengezogen hatte. Im weiteren Verlauf der soeben beschriebenen Umformung des Idiozoms plattet sich diese färbbare Substanz ab (Fig. 106, 107) und verteilt sich dann ziemlich gleichmäßig über das Idiozom (Fig. 108, 109, 113). Es kann sich

nun bei geeigneter Färbung (HEIDENHAIN) das ganze Spitzenstück gleichmäßig ziemlich dunkel färben, wie vorher das Idiozom, als die färbbare Substanz sich noch nicht in der Mitte kugelförmig gesammelt hatte (Fig. 110, 94).

Die färbbare Substanz kann sich jetzt ganz verschieden im Spitzenstück anordnen, sodaß recht eigenartige Bilder entstehen können, von denen die Figg. 115—117 nur einige der am häufigsten beobachteten Bilder darstellen.

Ich möchte hier erwähnen, daß ich alle diese Differenzierungen namentlich nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Färbung und in weniger ausgeprägtem Maße nach der BENDA'schen Färbung oder nach Färbung mit Protoplasmafärbungen wie Bleu de Lyon gefunden habe. Dagegen erscheint das Idiozom nach typischen Chromatinfärbungen wie Alaunkarmin stets gleichmäßig hell. Am besten fand ich die BENDA'sche Methode zum Studium des Spitzenstücks geeignet, unter Benutzung von Kontrollpräparaten mit Alaunkarmin. Dagegen ist es auf manchen Stadien nicht möglich, nach Benutzung der HEIDENHAIN'schen Färbung das Spitzenstück vom Kopf (Kern) zu unterscheiden (Fig. 110, 111, 116, 117).

Alle diese Differenzierungen im Spitzenstück sind nur vorübergehend. Nach der Ausbildung der Ankerform des Spitzenstücks ist die Färbung mit allen von mir angewandten Farbenmethoden immer gleichmäßig. Die färbbare Substanz wird sich also vollkommen gleichmäßig über das Spitzenstück verteilt haben (Fig. 118 ff.). Nur das vordere Ende des Spitzenstücks ist kaum gefärbt. Die hier vorhandene Vorwölbung vergrößert sich ganz zum Schluß der Ausbildung des Spermatozoons und erscheint fast wie ein besonderer Aufsatz am Spitzenstück (Fig. 120—123, 127). Diese Umformung des vordern Teils des Spitzenstücks scheint wenig konstant zu sein. Man beobachtet auch fast reife Spermatozoen, deren Spitzenstück nur einen kleinen Aufsatz zeigt (Fig. 125). Ich komme gegen Schluß der Arbeit noch auf diese Verhältnisse zurück.

#### Der sogenannte Idiozomrest.

Bevor das Idiozom seine Wanderung antrat, hatte sich die Mitochondrienansammlung von ihm mehr und mehr gelöst. Diese wird vom Idiozom ganz abgeworfen und bleibt zunächst irgendwo im Protoplasma liegen (Fig. 100, 101). Häufig rückt sie auch noch mit dem Idiozom um den Kern herum und kann hier noch eine Zeitlang am Idiozom hängen bleiben oder in seiner Nähe liegen (Fig. 104,



105). Später verschwindet diese Mitochondrienansammlung ganz und scheint aus dem Protoplasma herausgeworfen zu werden.

Abwerfungen oder Auswerfungen von „Idiozom-“ bzw. „Sphärensubstanz“ sind wohl für alle Objekte beschrieben worden, bei denen überhaupt die Bildung des Spitzenstücks eingehender studiert worden ist.

Recht ausführlich beschreibt v. LENHOSSEK die Abwertung von „Sphärensubstanz“ in Verbindung mit der Ausbildung des Spitzenstücks bei mehreren Säugetieren (Ratte, Meerschweinchen). „Es entsteht in der anfangs homogenen Sphäre ein helles Bläschen. Dieses wächst heran und bildet sich in der Folge zum Spitzenstück um. Der stark färbbare Bestandteil der Sphäre dagegen wächst nicht heran, sondern hängt gewöhnlich seitlich der Sphärenblase an. Dieser „Sphärenrest“ wird abgeworfen.“

Ähnlich beschreibt auch BÖSENBERG den Vorgang für Spinnen (1905). „Die Blase erreicht schließlich nahezu die Größe des alten Idiozoms, die sie umgebenden Reste bleiben eine Zeitlang noch an der Peripherie der Blase liegen, wobei ich zuweilen eine Körnelung beobachtete. Nach einiger Zeit verschwinden die Idiozomreste spurlos.“

Das heranwachsende helle Bläschen gibt nach v. LENHOSSEK und BÖSENBERG und vielen andern Autoren das Spitzenstück und ist also dem bläschenförmigen Idiozom bei *Locusta* homolog zu setzen. Dagegen hat der nicht heranwachsende, stark färbbare, nach BÖSENBERG bisweilen gekörnelte „Sphärenrest“, der der Blase seitlich anhängt und abgeworfen wird, eine große Ähnlichkeit mit der Mitochondrienansammlung bei *Locusta*.

Noch näher kommt meiner Darstellung für *Locusta* diejenige von SCHÄFER für *Dytiscus* (die Arbeit liegt mir im Manuskript vor). SCHÄFER bezeichnet auch nur die helle Blase als Idiozom und rechnet die dieser Blase außerhalb anhängenden Körnchen nicht als zum Idiozom gehörende „Idiozomsubstanz“. „Die Sphäre tritt in den jungen Spermatiden von *Dytiscus* zuerst in Form eines relativ kleinen, stark lichtbrechenden, hellen Bläschens in Erscheinung, an dessen peripherem Rande einzelne stärker tingierte mitosomatische Körnchen liegen.“

Vollkommen scheinen die Abbildungen, die K. BONNEVIE (1906) von der Substanz gibt, die vom ausgebildeten Idiozom abgeworfen wird, mit meinen entsprechenden Bildern übereinzustimmen. Man vergleiche namentlich die figg. 187—189 nach K. BONNEVIE mit

meinen Figg. 97—100. K. BONNEVIE gibt keine Beschreibung dieser Verhältnisse, da sie die Bildung des Idiozoms nicht verfolgen konnte.

Aus dieser kurzen vergleichenden Literaturbesprechung dürfte wohl hervorgehen, daß vielleicht auch bei andern Objekten ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei *Locusta*, daß wahrscheinlich auch bei andern Objekten nur das heranwachsende Bläschen nebst Inhalt (*Acrosoma*) als Idiozom aufzufassen ist und die außerhalb des Bläschens befindliche färbbare Substanz, die abgeworfen wird, aus Mitochondrien besteht.

Von entschiedenem Interesse scheint mir der Befund über den sog. Idiozomrest zu sein, zumal bei Heranziehung einer soeben, nach Niederschrift meiner Befunde, erschienenen Abhandlung von EINAR SJÖVALL (1906). SJÖVALL ist gleichzeitig mit mir zu dem Resultat gekommen, daß der sog. Idiozomrest nicht zum Idiozom gehört, sondern nur eine Lagebeziehung zu ihm hat. „Die Benennung Idiozomrest in Spermatiden ist prinzipiell unrichtig und muß durch einen rationelleren Namen ersetzt werden.“ Diese Auffassung stimmt mit der von mir vertretenen durchaus überein, wenn auch in der bisherigen Mitteilung SJÖVALL'S, soviel ich sehen kann, die tatsächlichen Beweise für seine Auffassung noch nicht genügend beigebracht werden.

SJÖVALL versucht in der Abhandlung das in den somatischen Zellen, namentlich Ganglienzellen, vorkommende „Binnennetz“ von GOLGI-KOPF mit dem sog. Idiozomrest der Spermatiden und mit dem Dotterkernlager WALDEYER'S (1902/03) (*couche vitellogène* von VAN DER STRICHT, 1904, 1905) zu homologisieren.

Hierbei mußte SJÖVALL, aus gleich ersichtlichen Gründen, auch die Möglichkeit in Erwägung ziehen, es mit Mitochondrien zu tun zu haben. SJÖVALL sagt nun, „daß das Schicksal, dem die osmiumgeschwärzte ‚Zentralkapsel‘ (= Idiozomrest) beim Meerschweinchen und weißer Maus unterliegt, zur Evidenz beweist, daß dieselbe mit den BENDA'schen Mitochondria nicht identisch ist. Während nämlich diese letzteren, wie bekannt [SJÖVALL untersucht nicht selbst die Mitochondrien], die Spiralhülle in dem Verbindungsstück des fertiggebildeten Spermatozoons bilden, wird die osmiumgeschwärzte Bildung etwas ganz anderes und nimmt offenbar keinen aktiven Anteil an der Bildung des Spermatozoons.“

Diese Begründung SJÖVALL'S mag ja etwas Wahrscheinlichkeit für sich haben, aber Beweiskraft besitzt sie nicht. SJÖVALL gibt noch als Beweis an, daß die Mitochondrien mit der von ihm an-

gewandten Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode gar nicht zum Vorschein kämen (während er den sog. Idiozomrest tiefgefärbt hat). Dies dürfte aber meiner Ansicht nach ziemlich verständlich sein, da sich eine verdichtete Mitochondrienansammlung (wie der Idiozomrest und der Mitochondrienkörper bei *Locusta*) fast immer intensiv färbt, während zerstreute Mitochondrien nicht gefärbt zu sein brauchen.

Nun stellt SJÖVALL eine Homologie zwischen dem sog. Idiozomrest, dem Binnennetz und dem Dotterkernlager fest. Diese Auffassung von der Homologie der 3 Gebilde führt nun, wie SJÖVALL selbst fortfährt, „zu einer recht delikaten Situation. Wir sahen nämlich, wie die mit dem Binnennetze homologe Bildung in den Hodenzellen nichts mit den BENDA'schen Mitochondria zu tun hat, und wir müssen uns dann logisch sagen, daß das auch nicht der Fall mit der entsprechenden Bildung in den Ovocyten sein kann. Nun hat ja jedoch nicht bloß VAN DER STRICHT mit immer größerer Schärfe darauf hingewiesen, daß die „couche vitellogène“ und ihr Derivat in sich gerade die BENDA'schen Mitochondria einschließe, sondern was noch schlimmer ist, kein geringerer als BENDA selbst sich „mit großer Freude“ VAN DER STRICHT's Auffassung angeschlossen hat, und dieser Anschluß erhält noch dazu um so größere Bedeutung, wenn man sieht, wie BENDA sich vorher einer derartigen Homologisierung zweifelnd gegenübergestellt hat.“

Nun sagt aber SJÖVALL, daß er nachgewiesen habe, daß die 3 Gebilde: Binnennetz, Idiozomrest und Dotterkernlager, einander homolog seien. Da er nun ferner nachgewiesen habe, daß der Idiozomrest nichts mit den Mitochondrien gemein habe, so könnte das Binnennetz und das Dotterkernlager nichts mit den Mitochondrien zu tun haben. Die Ansichten von VAN DER STRICHT und BENDA sind also nach SJÖVALL falsch.

Nun habe ich eben schon erwähnt, daß von einem Beweis SJÖVALL's, daß der Idiozomrest kein Mitochondrienderivat sei, nicht die Rede sein kann. SJÖVALL ist wohl durch den Umstand von der Sicherheit seines Beweises überzeugt worden, daß eben noch niemals von den Forschern die Möglichkeit erwähnt worden ist, daß man es bei dem Idiozomrest mit Mitochondrien zu tun haben könnte.

Nun habe ich aber, wenigstens für *Locusta*, die Mitochondrien-natur des sog. Idiozomrests sicher festgestellt, nicht etwa nur durch Schlüsse aus dem gleichen Färbungsvermögen, sondern durch direkte Ableitung von den Mitochondrien.

Das eine Resultat, eigentlich mehr Voraussetzung SJÖVALL's, daß der sog. Idiozomrest nichts mit den Mitochondrien zu tun hat, ist also bestimmt nicht richtig.

Das andere Resultat SJÖVALL's zu prüfen, inwieweit die Homologisierung der genannten 3 Gebilde berechtigt ist, würde mich zu weit führen und auch nicht in den Rahmen dieser spermatogenetischen Arbeit passen.

Es ist bereits von FÜRST (1902) die Ansicht begründet worden, daß das Binnennetz ein Mitochondrienderivat sei. VAN DER STRICHT und BENDA haben ferner die Mitochondriennatur des Dotterkernlagers mit größter Überzeugung vertreten. Nun ist von mir die Mitochondriennatur des sog. Idiozomrests, wenigstens für *Locusta*, sicher festgestellt worden. Also gelange auch ich gewissermaßen zu einer Homologisierung des Binnennetzes, des Dotterkernlagers und des Idiozomrests auf ganz anderm Wege als SJÖVALL.

Wenn nun diese 3 Gebilde, wie SJÖVALL aus ihrer Ähnlichkeit und dem gleichen Verhalten schließt, einander homolog sind und ich bewiesen habe, daß eins dieser Gebilde ein Mitochondrienderivat ist, so sind, wenn die Homologisierung zu Recht besteht, auch die andern beiden Gebilde Mitochondrien. Auf jeden Fall sieht man aus diesen Betrachtungen, daß die Wahrscheinlichkeit, daß das Dotterkernlager und das Binnennetz Mitochondrienderivate sind, durch meine Untersuchung über den sog. Idiozomrest, auch an Bestimmtheit zugenommen hat.<sup>1)</sup>

### Das Spermatozoon.

Nachdem ich die Ausbildung des Kopfs, des Achsenfadens, Mittelstücks und Spitzenstücks beschrieben habe, muß ich jetzt noch einige Verhältnisse bei der letzten Ausbildung des Spermatozoons

1) Auf die Abhandlung SJÖVALL's ist soeben eine Erwiderung von METHODI POPOFF erfolgt. Der Verfasser homologisiert auch das Binnennetz mit den Chromidien (= Mitochondrien) der Geschlechtszellen. Den sog. Idiozomrest hält POPOFF, entgegen der Ansicht SJÖVALL's, für Mitochondrien, wie ich es bei *Locusta* sicher nachgewiesen habe. POPOFF bringt aber absolut keinen Beweis für die Mitochondriennatur des sog. Idiozomrests. Er sagt: „Das Verhalten des „Idiozomrestes“ gegen das Centrosom und sein späteres Schicksal bei der Ausbildung des Spermatozoons weist darauf hin, daß er mit den Chromidien zu homologisieren ist.“ Gerade das spätere Schicksal des sog. Idiozomrestes ist von SJÖVALL als „Beweis“ angegeben worden, daß der sog. Idiozomrest nichts mit den Mitochondrien zu tun habe.

sowie das fertige Spermatozoon einer kurzen Besprechung unterziehen.

Ich hatte beschrieben, wie der Kern der Spermatide bilateral-symmetrisch wurde. Im weiteren Verlauf seiner Umbildung zum Kopf des Spermatozoons geht die Abplattung (Breitdrückung) des Kopfs noch weiter, sodaß das Spermatozoon einen flächenförmigen Kopf mit großem Flächendurchmesser und relativ sehr kleinem Dickendurchmesser besitzt (Fig. 120, 121). Da das Cytoplasma nicht ganz die Formveränderungen des Kopfs mitmacht, umgibt es den Kopf auf der Sagittalseite mit einer stärkern Schicht als auf der Frontalseite.

Der Kopf ist nach dem Verschwinden des „Innenkörpers“ vollkommen gleichmäßig gefärbt (Fig. 120). Wegen des verschiedenen Durchmessers ist die Färbung auf der Frontalansicht relativ hell, dagegen auf der Sagittalansicht dunkel (Fig. 121, 124, 126, 128).

Das Spitzenstück hebt sich auf den Stadien der Figg. 118—120 allmählich vom Kopf ab, sodaß es nur noch mit seinen beiden hakenförmigen Fortsätzen den Kopf berührt (Fig. 120, 121). In der Folge findet nun ein Hinaufschieben des Spitzenstücks auf den Kern statt, wie es die Sagittalschnitte in den Figg. 121, 124, 126, 128 deutlich zeigen. Das Spitzenstück liegt also beim reifen Spermatozoon nicht mit dem Kopf in einer Ebene und an das Vorderende des Kopfs angrenzend, sondern es liegt der vordern Partie des Kopfs seitlich auf. Das Spitzenstück steht nur mit seinem vordern Ende, namentlich mit seinem vordern Aufsatz mit dem Kopf in Berührung (Fig. 128).

Bei der Verlängerung des intracellulären Achsenfadens und des Mitochondrienkörpers traten im Cytoplasma unregelmäßige Körner auf. In der Folge nimmt ihre Zahl ganz bedeutend zu. Sie färben sich jetzt intensiver und liegen in der ganzen Länge des intracellulären Achsenfadens (Fig. 95, 96, 102). Gegen die Vollendung der Ausbildung des Spermatozoons zieht sich das Cytoplasma zum Teil zu einem rundlichen Ballen etwa in der Mitte der Länge des Achsenfadens zusammen. In diesem Cytoplasmaballen sammeln sich alle Körnchen an, die sich jetzt recht intensiv färben (Fig. 122, 125). Dieser Cytoplasmaballen wird mit den angehäuften Körnern abgeworfen und liegt später als kugelförmiges Gebilde zwischen den Spermatozoen (Fig. 127a).

Abwerfungen von Cytoplasma sind bekanntlich für viele Objekte beschrieben worden. Auch ein Auftreten von Körnern, die mit dem

Cytoplasma abgeworfen werden, ist öfter erwähnt worden, so die „v. EBNER'schen tingierbaren Körner“ (1888), die auch v. KORFF für *Phalangista* (1902) beschreibt. Ferner beschreibt MEVES für *Paludina* die Abwerfung des Cytoplasmas als kugelförmigen Ballen, in dessen Innerm „tingierbare Körnchen aufgetreten sind“.

Die tingierbaren Körnchen bei *Locusta* unterscheiden sich durch ihr frühes Auftreten und ihre enorme Vermehrung etwas von den für andere Objekte beschriebenen Körnern.

Nach der Abwerfung des Cytoplasmaballens mit den tingierbaren Körnern, die schon in den Ausführungsgängen der Hodenschläuche vor sich geht, hat das Spermatozoon seine definitive Ausbildung erlangt (Fig. 127). Während dieser letzten Vorgänge sind schon immer mehrere Spermatoocyten aufeinander gerückt. In der Folge verankern sich in den Ausführungsgängen eine größere Zahl von Spermatozoen zu einem langen Gebilde, das man mit einer wallenden Straußenfeder vergleichen kann. Diese und ähnliche Gebilde scheinen bei vielen Insecten vorzukommen und sind für Orthopteren namentlich von GILSON (1885) und von BALLOWITZ (1890) abgebildet und beschrieben worden. Es würde mich zu weit führen und auch nicht in den Rahmen dieser spermatogenetischen Arbeit passen, auf diese Verhältnisse näher einzugehen.

Wenn sich die Spermatozoen auf Strichpräparaten aus dem Receptaculum des Weibchens wieder isolieren, so haben sie dieselbe Form wie vor der Verkoppelung (Fig. 129). Das ankerförmige Spitzenstück erscheint gewöhnlich breiter gedrückt, wie es aber auch gelegentlich schon vor der Verkoppelung beobachtet wurde. Den vordern „Aufsatz“ am Spitzenstück, der vor der Verkoppelung schon wenig beständig zu sein schien, habe ich auf Strichpräparaten nicht sehen können.

Bei sehr vielen Spermatozoen ist auf Strichpräparaten das Spitzenstück ganz abgerissen (Fig. 130). Es ist aber in diesem Fall gewöhnlich auch das Mittelstück vom Kopf abgerissen und scheint daher die Abreißung des ankerförmigen Spitzenstücks, das ja nur lose mit dem Kopf verbunden ist, durch äußere Gewalt bei der Anfertigung der Präparate zu geschehen.

Ein fertiges Spermatozoon aus dem Receptaculum des Weibchens läßt auf besonders gutgefärbten Präparaten ein ankerförmiges Spitzenstück, einen Kopf und einen langen Faden erkennen, der am Vorderende etwas dunkler gefärbt erscheint und nach hinten in ein feineres Endfädchen ausläuft (Fig. 129).

Aus dem Studium der Entwicklung wissen wir erst, wie die Teile des Spermatozoons aufzufassen sind. Das ankerförmige Spitzenstück hat sich aus dem aus den Centralspindelfasern entstandenen Idiozom gebildet. Der bilateral-symmetrische Kopf ist aus dem Kern entstanden und enthält bei der Hälfte der Spermatozoen ein akzessorisches Chromosom. Im Kopf befindet sich ein unter dem Einfluß von Centrakörpern gebildeter Innenkörper. Dem hintern Ende des Kopfs schließt sich ein kurzer Abschnitt an, der beim fertigen Spermatozoon gegen den Kopf durch dunklere Färbung abgesetzt ist, nach hinten aber allmählich übergeht. Dieser Teil ist durch Verschmelzung des proximalen Doppelcentrakörpers entstanden, und ich bezeichne ihn als centrosomales Verbindungsstück. Hierauf folgt ein sehr langes Mittelstück, das aus einer vom intracellulären Achsenfaden gebildeten Achse und einer vom Mitochondrienkörper gebildeten Hülle um diese Achse besteht. Am hintern Ende des Mittelstücks liegt der distale Centrakörper, der aber klein geblieben ist und am reifen Spermatozoon ebenfalls nicht sichtbar ist. Ein feiner Protoplasmasaum umgibt den Kopf, das Verbindungsstück und das Mittelstück. Den Schluß bildet ein kurzes feines Endfädchen, das von dem extracellulären Achsenfaden gebildet wird.

In den frühern Arbeiten ist im allgemeinen für das Spermatozoon von Insecten das Fehlen eines Mittelstücks oder Verbindungsstücks angegeben worden. Dagegen ist für einige Insecten, so für die Orthoptere *Caloptenus* von WILCOX (1896), ein Homologon des Mittelstücks beschrieben worden. Soweit ein Mittelstück bei Insecten beschrieben ist, dürfte dies dem von mir für *Locusta* als centrosomales Verbindungsstück bezeichneten Teil homolog sein. Dies gilt auch für das durch Verschmelzung zweier Centrakörper (wie bei *Locusta* das Verbindungsstück) entstandene „Mittelstück“ von *Forficula* nach der soeben erschienenen vorläufigen Mitteilung von ZWEIGER.

Bisher sind gewöhnlich die Bezeichnungen Mittelstück und Verbindungsstück gleichbedeutend gebraucht worden. Da aber in den letzten Jahren von MEVES und andern Autoren für den sehr lang ausgezogenen intracellulären Achsenfaden + Mitochondrienumhüllung die Bezeichnung Mittelstück gebraucht wird, habe ich das sicher homologe Gebilde bei *Locusta* auch als Mittelstück bezeichnet. Dagegen bezeichne ich zum Unterschied das kurze, direkt aus dem proximalen Centrakörper entstandene Gebilde als (centrosomales) Verbindungsstück.

Nach der zusammenfassenden Übersicht im Lehrbuch von KORSCHULT-HEIDER folgt bei Insecten auf das kurze Mittelstück, sofern überhaupt ein solches vorhanden sei, der Schwanzfaden oder die Geißel. Diese besteht aus einem gewöhnlich recht langen Hauptstück und einem feinen Endstück. Für Orthopteren ist dies namentlich für *Gryllus* und *Gryllotalpa* durch BALLOWITZ untersucht worden.

Wie ich schon sagte, entspricht das eben beschriebene Mittelstück dem Verbindungsstück bei *Locusta*. Da nun namentlich die Objekte *Gryllus* und *Gryllotalpa* dem meinigen ganz nahe stehen, dürfte es wohl sicher sein, daß das sog. Hauptstück des Schwanzfadens dem Mittelstück bei *Locusta* und das Endstück des Schwanzfadens dem von dem extracellulären Faden gebildeten Endfädchen entspricht. Vielleicht gilt dies auch für andere Objekte, bei denen ein Hauptstück und Endstück des Schwanzfadens beschrieben worden ist.

### Zusammenfassung.

Im Folgenden sollen nur die wichtigsten Resultate und namentlich die neuen, von der bisherigen Auffassung abweichenden Ergebnisse kurz aufgezählt werden.

1. In den Spermatogonien von *Locusta* sind 32 gewöhnliche Chromosomen vorhanden, die sich in einer Äquatorialplatte wegen der bedeutenden Größenunterschiede z. T. zu Paaren anordnen lassen. Man kann den Schluß ziehen, daß 16 Paar Chromosomen vorhanden sind. Außerdem ist noch ein akzessorisches Chromosom vorhanden.

2. Zwischen den Spermatogonienteilungen zerfallen die Chromosomen derartig, daß jedes Chromosom von dem andern getrennt bleibt. Jedes liegt in einer eignen Vacuole, wie es für das akzessorische Chromosom bereits bekannt ist. Alle Chromosomen bewahren daher auf den Stadien der Spermatogonien ihre Individualität.

3. In den jungen Spermatocyten bildet sich ein Fadenwerk, das wahrscheinlich aus 32 einzelnen Chromatinfäden besteht. Je 2 gleichlange Fäden legen sich parallel zu Doppelfäden aneinander (Synapsis).

4. Die langen zweiwertigen Doppelfäden biegen sich zu Doppelringen um. In der 1. Reifungsteilung werden die Doppelringe quer in 2 Halbringe geteilt. Also die zweiwertigen Doppelfäden werden in der Mitte ihrer Länge quer durchgeteilt.

5. Die kurzen Doppelfäden schnüren sich in der Mitte ein und



bilden oft sog. Tetraden. Diese werden ebenfalls in der 1. Reifungsteilung quer geteilt.

6. In der Äquatorialplatte der 1. Reifungsteilung vermag man, soweit man bestimmte Chromosomen an ihrer Größe wieder erkennen kann, für jedes der 16 Chromosomen ein entsprechendes Paar in den Spermatogonien zu finden.

7. Da nun jedes Chromosom der Spermatocyten 1. Ordnung durch Zusammenlegung zweier gleichlanger Fäden entstanden ist, so darf man die Schlußfolgerung ziehen, daß jedes Chromosom der Spermatocyten 1. Ordnung aus 2 homologen Chromosomen der Spermatogonien besteht, wahrscheinlich aus einem Chromosom väterlicher und einem mütterlicher Herkunft.

8. An den Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung bemerkt man oft wieder eine quere Einschnürung.

9. In den Spermatocyten 2. Ordnung entstehen durch Streckung und Umbiegung der Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung wieder Doppelringe und sog. Tetraden.

10. In der 2. Reifungsteilung werden die Chromosomen wieder quer geteilt wie in der 1. Teilung.

11. In der Anaphase der 2. Reifungsteilung sieht man an den Tochterchromosomen die Doppelnatur oft recht deutlich.

12. Das akzessorische Chromosom bildet in den jungen Spermatocyten ein Knäuelstadium für sich. Es entsteht ein einheitlicher Faden, der sich verkürzt und verdickt. Er biegt sich in der Mitte um, und seine Schenkel legen sich aneinander.

13. In der 1. Reifungsteilung wird das akzessorische Chromosom von einer Mantelfaser ungeteilt nach einem Pol gezogen, sodaß nur die Hälfte der Spermatocyten 2. Ordnung ein akzessorisches Chromosom besitzt.

14. In der 2. Reifungsteilung wird das akzessorische Chromosom quer geteilt in dem Punkt, in dem sich der Faden umgebogen hatte.

15. Also die zweiwertigen Doppelfäden der gewöhnlichen Chromosomen werden 2mal quer geteilt. Der einwertige, einfache Faden des akzessorischen Chromosoms wird 1mal, in der 2. Reifungsteilung, quer geteilt.

16. Eine Reduction findet durch die beiden Querteilungen nicht statt, da keine ganzen Chromosomen voneinander getrennt werden. Beide Querteilungen sind als modifizierte Äquationsteilungen aufzufassen.

17. Jedes Spermatozoon erhält 16 gewöhnliche Chromosomen,

deren jedes wahrscheinlich zur Hälfte väterlicher und zur Hälfte mütterlicher Herkunft ist. Außerdem bekommt die Hälfte der Spermatozoen ein akzessorisches Chromosom.

18. Die Mitochondrien verdichten sich in den Spermatozyten 1. Ordnung zu einem kompakten Mitochondrienkörper. Dieser läßt gewöhnlich in seinem Innern aus Körnchen zusammengesetzte Ringe erkennen. Auf spätern Stadien kann man 2 Schichten unterscheiden. Vor der 1. Reifungsteilung zerfällt der Mitochondrienkörper und wird auf die Tochterzellen verteilt.

19. In den jungen Spermatischen sammeln sich die Mitochondrien zu einem Mitochondrienkörper, der das verkleinerte Ebenbild des Mitochondrienkörpers der Spermatozyten bildet. Ein kleiner Teil bildet eine Ansammlung an dem entstehenden Idiozom.

20. Das Idiozom entsteht in den Spermatischen als bläschenartiges Gebilde aus den persistierenden Zentralspindelfasern.

21. In dem Idiozom vermehrt und verdichtet sich die von vornherein in ihm vorhandene färbbare Substanz zu einer in der Mitte gelegenen Kugel (Acrosoma).

22. Der sog. Idiozomrest, der von dem Idiozombälchen abgeworfen wird, gehört nicht zum Idiozom, sondern ist eine Ansammlung von Mitochondrien.

23. Das Idiozom heftet sich an den Pol des Kerns fest, der dem proximalen Centralkörper gegenüberliegt. Es bildet sich zum ankerförmigen Spitzenstück um. Die färbbare Substanz (Acrosoma) verteilt sich auf den ausgebildeten Stadien der Spermatischen gleichmäßig über das Spitzenstück bis auf den vordern Aufsatz.

24. Gegen die Vollendung der Ausbildung des Spermatozoons wandert das Spitzenstück, sodaß es seitlich auf die vordere Partie des Kopfes zu liegen kommt, also nicht mit dem Kopf in einer Ebene liegt.

25. Der intracelluläre Achsenfaden liegt zwischen zwei Centralkörpern, von denen der proximale am Kern, der distale an der Zellgrenze gelegen ist.

26. Der proximale Centralkörper liegt anfangs bei den Kernen mit akzessorischem Chromosom immer diesem dicht an.

27. Das extracelluläre Fädchen bleibt immer klein, ebenso der distale Centralkörper, von dem es ausgeht.

28. Der proximale Centralkörper vergrößert sich und teilt sich in 2 Teile. Von ihm lösen sich 2 Körnchen, die in den Kern wandern und hier zur Bildung eines Innenkörpers beitragen.

29. Aus dem proximalen Doppelcentralkörper bildet sich das Verbindungsstück des Spermatozoons.

30. Der intracelluläre Achsenfaden verlängert sich ganz bedeutend; er bildet die Achse des Mittelstücks.

31. Der Mitochondrienkörper umhüllt den ganzen intracellulären Achsenfaden. Der intracelluläre Achsenfaden + Mitochondrienumhüllung bilden das Mittelstück des Spermatozoons.

32. Im Cytoplasma treten zahlreiche tingierbare Körnchen auf, die mit einem Cytoplasmaballen gegen Ende der Ausbildung des Spermatozoons abgeworfen werden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- ALLEN, CH., 1904, Chromosome reduction in *Lilium canadense*, in: *Bot. Gaz.*, Vol. 37.
- , 1905, Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*, in: *Jahrb. wiss. Bot.*, Vol. 42.
- BAUMGARTNER, W. J., 1904, Some new evidences for the individuality of the chromosomes, in: *Biol. Bull.*, Vol. 8.
- BENDA, C., 1898, Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten, in: *Arch. Anat. Physiol.*, *Physiol. Abt.*
- , 1902, Die Mitochondria, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 12.
- , 1904, in: *Verh. anat. Ges.* (Diskussion.)
- BERGHS, J., 1904, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I—II, in: *La Cellule*, Vol. 21.
- , 1905, III—IV, *ibid.*, Vol. 22.
- BOESENBERG, H., 1905, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 21, *Anat.*
- BONNEVIE, K., 1905, Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von *Enteroxenos östergreni*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 26.
- , 1906, Beobachtungen an den Keimzellen von *Enteroxenos*, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 41.
- BOVERI, TH., 1900, *Zellenstudien*, IV. Ueber die Natur der Centrosomen, Jena.
- , Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.)*, Vol. 35.
- , 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena.
- , 1905, *Zellenstudien*. V. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, Jena.

- BRAUER, AUG., 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 42.
- BROMAN, I., 1902, Ueber gesetzmäßige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen der Spermatiden etc., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 59.
- CONKLIN, E. G., 1904, Experiments on the origin of the cleavage centrosomes, in: Biol. Bull., Vol. 7.
- DEPDOLLA, PH., 1905, Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris*, in: Zool. Anz., Vol. 28.
- , 1906, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81.
- DOWNING, E. R., 1905, The spermatogenesis of *Hydra*, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat.
- EISEN, G., 1900, The spermatogenesis of *Batrachoseps*, in: Journ. Morphol., Vol. 17.
- FARMER, J. and J. E. MOORE, 1905, On the meiotic phase in animals and plants, in: Quart. J. microsc. Sc., Vol. 48.
- FICK, R., 1905, Betrachtungen über die Chromosomen, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., Suppl.
- FOOT, K. and E. C. STROBELL, 1905, Prophases and metaphase of the first maturation spindle of *Allobophora foetida*, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 4.
- FÜRST, 1902, in: Anat. Hefte, Vol. 19.
- GILSON, 1885, Etude comparée de la spermatogénèse, in: La Cellule, Vol. 1—4.
- GOLGI, 1899, in: Arch. Ital. Biol., Vol. 31.
- GRÉGOIRE, V., 1905, Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes, in: La Cellule, Vol. 22.
- GRÉGOIRE, V. et W. DETON, 1906, Contribution à l'étude de la spermatogénèse dans l'*Ophryotrocha puerilis*, *ibid.*, Vol. 23.
- GROSS, J., 1904, Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L., in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat.
- , 1906, Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus* L., *ibid.*, Vol. 23, Anat.
- GURWITSCH, 1904, Morphologie und Biologie der Zelle, Jena.
- HÄCKER, V., 1897, Die Keimbahn von *Cyclops*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 49.
- , 1902, Ueber das Schicksal der elterlichen und großerelterlichen Kernanteile, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 37.
- , 1904, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7.
- , 1904, Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe, in: Zool. Anz., Vol. 28.
- HEIDER, KARL, 1906, Vererbung und Chromosomen. Vortrag. Jena.
- HEIDENHAIN, M., 1894, Neue Untersuchungen über die Centrialkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 43.

- HERMANN, F., 1897, Struktur und Histogenese der Spermatozoen, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 6.
- HERTWIG, R., 1903c, Eireife und Befruchtung, in: HERTWIG, O., *Handb. Entw. Wirbeltiere*.
- JANSSENS, F. A., 1905, Spermatogénèse dans les Batraciens, in: *La Cellule*, Vol. 22.
- KOPSCH, 1902, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*, Vol. 40.
- v. KORFF, K., 1899, Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 54.
- , 1902, Zur Histogenese der Spermien von *Phalangista vulpina*, *ibid.*, Vol. 60.
- KORSCHULT, E., 1895, Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 60.
- KORSCHULT und K. HEIDER, 1902/3, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allgem. Teil*, Jena.
- LEE, A. BOLLES, 1904, L'évolution du spermatozoïde de *l'Helix pomatia*, in: *La Cellule*, Vol. 21.
- LENHOSSEK, M., 1898, Untersuchungen über Spermatogenese, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 51.
- LERAT, P., 1905, Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*, in: *La Cellule*, Vol. 22.
- MARÉCHAL, J., 1905, Ueber die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei, in: *Anat. Anz.*, Vol. 26.
- MCCLUNG, 1900, The spermatocyte divisions of the Acrididae, in: *Kansas Univ. Quart.* 9, No. 1.
- , 1902, The accessory chromosome — sex determinant?, in: *Biol. Bull.*, Vol. 3, No. 1 and 2.
- , 1902, The spermatocyte divisions of the Locustidae, in: *Kansas Univ. Sc. Bull.*, Vol. 1, No. 8.
- , 1905, The chromosome complex of Orthopteran spermatocytes, in: *Biol. Bull.*, Vol. 9, No. 5.
- MEVES, F., 1897, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 48.
- , 1898, Zellteilung, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 8.
- , 1899, Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meeresschweinchens, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 54.
- , 1900, Ueber den von v. LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, *ibid.*, Vol. 56.
- , 1902, Ueber oligopyrene und apyrene Spermien von *Paludina* und *Pygaera*, *ibid.*, Vol. 61.
- , 1902, Struktur und Histogenese der Spermien, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 11.
- MEVES, F. und K. v. KORFF, 1901, Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 57.

- VAN MOLLÉ, J., 1905, La spermiogénèse dans l'Écureuil, in: *La Cellule*, Vol. 23.
- MONTGOMERY, TH., 1901, A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa, in: *Trans. Amer. phil. Soc.*, Vol. 20.
- , 1903, The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: *Biol. Bull.*, Vol. 4.
- , 1904, Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells, *ibid.*, Vol. 6.
- , 1904, Prof. VALENTIN HAECKER's critical review on bastardization and formation of the sex cells, in: *Zool. Anz.*, Vol. 27.
- , 1905, The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general considerations upon chromosome reduction and heterochromosomes, in: *Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*.
- MOORE, J. E. S. and A. L. EMBLETON, 1906, On the synapsis in Amphibia, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, Vol. 77.
- NIESSING, C., 1897, Die Beteiligung von Centrialkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 48.
- OTTE, H., 1906, Samenreifung und Samenbildung von *Locusta viridis*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 30, No. 17/18 und 23.
- PAULMIER, F. C., 1899, The spermatogenesis of *Anasa tristis*, in: *Journ. Morphol., Suppl.*, Vol. 15.
- PLATNER, G., 1889, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 33.
- POPOFF, M., 1906, Zur Frage der Homologisierung des Rinnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria etc.) der Geschlechtszellen, in: *Anat. Anz.*, Vol. 29, No. 9/10.
- VOM RATH, O., 1892, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 40.
- SCHEBEN, L., 1905, Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Ascaris megalcephala*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 79.
- SCHÄFER, Spermatogenese von *Dytiscus*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 23, *Anat.*
- SCHREINER, A. und K. E., 1904, Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: *Anat. Anz.*, Vol. 34.
- , 1905, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*, I u. II, in: *Arch. Biol.*, Vol. 21.
- , 1906, Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen, *ibid.*, Vol. 22.
- , 1906, Die Reifung der männlichen Zellen von *Salamandra* etc., *ibid.*, Vol. 22.
- , 1906, Die Reifung der Geschlechtszellen von *Ophryotrocha puerilis*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 29, No. 18.

- DE SINÉTY, R., 1901, Cinésis spermatocytiques et chromosome spécial chez les Orthoptères, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 123.
- STEUER, AD., 1903, Mytilicola intestinalis, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 15.
- VAN DER STRICHT, O., 1897, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oeuf de Thyzanozoon brochi, in: Arch. Biol., Vol. 15.
- , 1904, *ibid.*, Vol. 21.
- , 1905, in: Verh. anat. Ges.
- STRASBURGER, ED., 1904, Ueber Reductionsteilung, in: SB. Akad. Wiss. Berlin.
- STRUCKMANN, CH., 1906, Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von Strongylus filaria, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat.
- SUTTON, W. S., 1900, The spermatogonial divisions in Brachystola magna, in: Bull. Univ. Kansas, Vol. 9.
- , 1902, On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna, in: Biol. Bull., Vol. 4.
- , 1903, The chromosomes in heredity, *ibid.*, Vol. 4.
- SJÖVALL, EINAR, 1906, Ein Versuch, das Binnennetz von GOLGI-KOPFSCH bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren, in: Anat. Anz., Vol. 28.
- THESING, C., 1904, Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76.
- TÖNNIGES, C., 1904, Beiträge zur Spermatogenese der Myriopoden, *ibid.*, Vol. 71.
- V. LA VALETTE ST. GEORGE, A., 1885—87, Spermatologische Beiträge, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 25—30.
- WALDEYER, W., 1903, Die Geschlechtszellen, in: O. HERTWIG, Handb. Entw. Wirbeltiere.
- WASSILIEFF, A., 1904, Zur Spermatogenese bei Blatta germanica, in: Anat. Anz., Vol. 25.
- WEISMANN, AUG., 1902, Vorträge über Descendenztheorie, Jena.
- WILCOX, E. V., 1895, Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 27.
- , 1896, Further studies on the spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum, *ibid.*, Vol. 29.
- , 1901, Longitudinal and transverse division of chromosomes, in: Anat. Anz., Vol. 19.
- WILSON, E. B., 1900, The cell in development and inheritance, New-York.
- , 1905, Studies on chromosomes. I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera, in: J. exper. Zool., Vol. 2.
- , 1906, Studies on chromosomes, *ibid.*, Vol. 1, 2, 3.
- V. WINIWARDER, H., 1901, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme), in: Arch. Biol., Vol. 17.
- ZWEIGER, H., 1906, Die Spermatogenese von Forficula auricularia, in: Zool. Anz., Vol. 30.



### Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet. Gebrauchte wurde LEITZ' Mikr.  $\frac{1}{12}$  Imm.; die Figuren wurden mit LEITZ' Zeichenokular 4 auf den Tisch projiziert, auf dem das Instrument stand.  
*ac* = akzessorisches Chromosom.

#### Tafel 35.

- Fig. 1—11. Spermatogonien.
- Fig. 1. Späte Telophase einer Spermatogonienteilung.
- Fig. 2. Die Chromosomen beginnen zu zerfallen.
- Fig. 3. Zerfallstadium einer frühen Generation.
- Fig. 4. Zerfallstadium einer mittlern Generation.
- Fig. 5. Zerfallstadium einer spätern Generation.
- Fig. 6. Prophase einer Spermatogonienteilung.
- Fig. 7 u. 8. Äquatorialplatten. In Fig. 7 sind die größern Chromosomen zu 8 Paaren angeordnet.
- Fig. 9. Metaphase einer Spermatogonienteilung.
- Fig. 10. Anaphase. Das akzessorische Chromosom rückt nach.
- Fig. 11. Telophase. Das akzessorische Chromosom von dem Haufen der andern Chromosomen getrennt.
- Fig. 12. Ganz junge Spermatocten.
- Fig. 13. Junge Spermatocten. Feines Knäuel des akzessorischen Chromosoms.
- Fig. 14—16. Fadenwerk, aus dem sich parallele Fäden differenzieren.
- Fig. 17—18. Conjugation der parallelen Fäden (Synapsis).
- Fig. 19. Doppelfäden.
- Fig. 20. Mitochondrienkörper noch nicht scharf abgegrenzt.
- Fig. 21. Die conjugierten Einzelfäden rücken wieder auseinander  
 Idiozom.

Fig. 22. Mitochondrienkörper mit 3 Ringen.

Fig. 23—24. Auseinanderweichen der Einzelfäden.

Fig. 25. Dickeres Knäuelstadium des akzessorischen Chromosoms.

Fig. 26. Das akzessorische Chromosom als einfacher Faden zu verfolgen. Der Faden verkürzt sich; seine beiden Schenkel legen sich aneinander (*f*).

Fig. 27. Mitochondrienkörper. Idiozom als kolbenförmige Anschwellung von persistierenden Spindelfasern. Der dicke Faden des akzessorischen Chromosoms ist noch knäuelartig verschlungen.

Fig. 28. Wiederezusammenrücken der Chromatinfäden. Der Mitochondrienkörper zeigt 2 Schichten.

Fig. 29—31. Bildung der Ringfiguren.

Fig. 32. Doppelringe und „Tetrade“.

Fig. 33. Das akzessorische Chromosom mit dem durch Umbiegung entstandenen Spalt.

Fig. 34. Konservierung mit HERMANN'scher Lösung. Das akzessorische Chromosom hufeisenförmig. Der Mitochondrienkörper gestreckt.

Fig. 35—39. Späte Prophase der 1. Reifungsteilung.

Fig. 35. Ringfiguren der Chromosomen. Der Mitochondrienkörper in Ringe zerfallen.

Fig. 36. Der Mitochondrienkörper gestreckt.

Fig. 37—38. Die Chromosomen zum Teil schon durchgeteilt (in 2 Halbringe).

Fig. 39. Konservierung mit HERMANN'scher Lösung. Mitochondrien um den Kern zerstreut.

Fig. 40—41. Äquatorialplatten der 1. Reifungsteilung.

Fig. 42—49. Konservierung mit HERMANN'scher Lösung.

Fig. 42. Beginnende Metaphase. „Tetraden“.

Fig. 43. Beginnende Metaphase.

Fig. 44 u. 45. Metaphase der 1. Reifungsteilung.

Fig. 46. Frühe Anaphase. Das akzessorische Chromosom von einer Mantelfaser erfaßt.

### Tafel 36.

Fig. 47—48. Frühe Anaphase der 1. Reifungsteilung. Die Tochterchromosomen sind wieder quer durchgeteilt.

Fig. 49—50. Anaphase. Die Tochterchromosomen quer durchgeteilt.

Fig. 51. Tochterplatte der 1. Reifungsteilung mit allen 16 Tochterchromosomen.

Fig. 52. Telophase der 1. Reifungsteilung. Das akzessorische Chromosom ungeteilt in einer Tochterzelle.

Fig. 53—63. Spermatocyten 2. Ordnung.

Fig. 53—60. Aus den Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung bilden sich Doppelringe und Tetraden.

Fig. 60. Tetraden. Mitochondrienringe.

Fig. 61—63. Prophase der 2. Reifungsteilung.

Fig. 64—68. Metaphase der 2. Reifungsteilung.

Fig. 68. *ac* Das akzessorische Chromosom in die Teilungsebene eingestellt.

Fig. 69. Frühe Anaphase der 2. Reifungsteilung. Die Tochterchromosomen lassen ihre Doppelnatur erkennen.

Fig. 70. Anaphase. Das akzessorische Chromosom rückt nach.

Fig. 71. Anaphase. Teilung der Mitochondrien.

Fig. 72. Telophase der 2. Reifungsteilung. Die Teilstücke des akzessorischen Chromosoms einander gegenüber liegend.

Fig. 73—74. Telophase. Mitochondrien.

Fig. 75—76. Junge Spermatiden. Die Mitochondrien sammeln sich zum Mitochondrienkörper und am Bündel der Zentralspindelfasern.

Fig. 77—85. Bildung des Idiozoms und des sog. Idiozomrests. Verschiedene Ansichten des Mitochondrienkörpers.

Fig. 86—90. Entstehung des intracellulären und extracellulären Achsenfadens.

Fig. 91—96. Konservierung nach HERMANN. Verlängerung des intracellulären Achsenfadens und Streckung des Mitochondrienkörpers.

#### Tafel 37.

Fig. 97. Das Idiozom nebst Mitochondrienansammlung beginnt zu wandern.

Fig. 98—100. Das akzessorische Chromosom beginnt zu zerfallen. Das Idiozom wandert und dreht sich. Bildung des Acrosomas im Idiozom.

Fig. 101. Das akzessorische Chromosom ist zerfallen. Abwerfung des sog. Idiozomrestes. Wanderung des Idiozoms.

Fig. 102. Konservierung nach HERMANN. Verlängerung des intracellulären Achsenfadens und Streckung des Mitochondrienkörpers.

Fig. 103—104. Drehung des Kerns nebst angeheftetem Idiozom.

Fig. 105. Kern und Idiozom platten sich gegeneinander ab.

Fig. 106. Weitere Abplattung. Der Kern beginnt bilateral-symmetrisch zu werden. 2 Centrakörper lösen sich vom proximalen Doppelzentrakörper los.

Fig. 107—109. Das Idiozom legt sich weiter über den Kern.

Fig. 110. Spitzenstück nach HEIDENHAIN stark gefärbt. Die losgelösten Centrakörper wandern in den Kern hinein.

Fig. 111—112. Sagittalansicht. Centrakörper im Kern.

Fig. 113—115. Bildung des Innenkörpers.

Fig. 116—117. Eigenartige Differenzierungen im Spitzenstück.

Fig. 118—120. Das Spitzenstück nimmt Ankerform an. Es löst sich vom Kern.

Fig. 121. Sagittalansicht des Stadiums der Fig. 120.

Fig. 122. Anhäufung des abzuwerfenden Protoplasmas mit den tingierbaren Körnern.

Fig. 123. Der Aufsatz am Vorderende des Spitzenstücks vergrößert sich.

Fig. 124. Sagittalansicht. Das Spitzenstück wandert auf den Kern.

Fig. 125. Das abzuwerfende Protoplasma mit den tingierbaren Körnchen hat sich angehäuft.

Fig. 126. Sagittalansicht. Das Spitzenstück ist weiter auf den Kern gewandert.

Fig. 127. Spermatozoon nach Abwerfung des Cytoplasmas.

Fig. 127a. Abgeworfene Protoplasmakugel.

Fig. 128. Das Spitzenstück liegt der vordern Partie des Kopfs seitlich auf.

Fig. 129. Spermatozoon nach einem Strichpräparat aus dem Receptaculum des Weibchens.

Fig. 130. Spermatozoon nach einem Strichpräparat aus dem Receptaculum des Weibchens, Spitzenstück und Verbindungsstück abgerissen.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane bei Insectivoren.

Von

**Walter Kaudern.**

(Aus dem Zootom. Institut der Universität Stockholm.)

**Mit 13 Abbildungen im Text.**

---

Die anatomischen Untersuchungen über Insectivoren haben zur Genüge dargelegt, daß diese Tiergruppe durch mehrere Kennzeichen ausgezeichnet wird, die mit Recht als primär bezeichnet worden sind. Als solche Charaktere sind auch die zuweilen vorkommende intraabdominale Lage der Hoden sowie auch das Vorkommen einer Cloake, welche bekanntlich unter den Säugern sonst mit wenigen Ausnahmen nur bei den niedrigsten, den Monotremen, vorhanden ist, allgemein aufgefaßt. Da aber von vornherein keineswegs ausgeschlossen ist, daß besagte Eigenschaften ein sekundärer Erwerb sein können, und da überhaupt die Urogenitalorgane der Insectivoren uns unvollständig bekannt sind, habe ich auf Herrn Prof. LECHE'S Rat versucht, klarzulegen: welche Charaktere zunächst im männlichen Urogenitalsystem primär und welche sekundär sind. — In diesem Zusammenhang will ich Herrn Prof. LECHE meinen besten Dank sagen für die Überlassung des wertvollen und reichhaltigen Materials des Zootomischen Instituts der Universität zu Stockholm

und für das große Interesse, welches er für meine Untersuchungen gezeigt hat.

Bei dem Studium der Literatur über die männlichen Geschlechtsorgane bei Insectivoren findet man, daß die Ergebnisse morphologisch wenig befriedigend sind, und zwar beruht dies teils darauf, daß die meisten Verfasser ein zu geringes Untersuchungsmaterial gehabt haben, teils darauf, daß gewisse Organteile fast völlig vernachlässigt worden sind. Zwar haben einige Forscher wie OUDEMANS und DISSELHORST in dem Bau der akzessorischen Drüsen einige für die Insectivoren gemeine Kennzeichen zu finden versucht; dieser Versuch kann aber nicht als geglückt angesehen werden.

Um wenn möglich für die Stammesgeschichte der Insectivoren verwertbares Material zu gewinnen, habe ich meine Untersuchungen auf die 4 folgenden Punkte gerichtet.

1. Die Lage der Hoden:

Hierbei habe ich vorzugsweise festzustellen versucht, ob ein periodischer Descensus testicularum stattfindet.

2. Den Bau der akzessorischen Drüsen.

3. Den Bau der Rute.

4. Die Cloake:

Mit diesem Namen bezeichne ich wie ältere Verfasser den gemeinsamen Raum, in welchen das Rectum und der Sinus urogenitalis ausmünden, ohne etwas über die Zweckmäßigkeit dieses Namens zu äußern.

Leider kann ich keinen Anspruch darauf machen, eine abgeschlossene Untersuchung gegeben zu haben. Infolge einer eben bevorstehenden wissenschaftlichen Reise nach Madagaskar habe ich nämlich meine Arbeit beschleunigen müssen, weshalb besonders meine Angaben über den Bau der Cloake, welche ich nicht an embryologischem Material untersucht habe, als vorläufig zu bezeichnen sind.

Die systematische Nomenklatur ist dieselbe, welche LECHE in seiner „Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere“ anwendet.

## 1. Die Lage der Hoden.

*Chrysochloridae.*

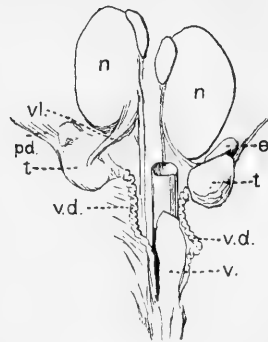
Aus dieser Gruppe habe ich 1 erwachsenes Exemplar von *Chrysochloris trevelyani* und 1 von *Chr. rutilans* untersucht und dabei gleiche Resultate wie andere Forscher, z. B. WEBER, erhalten, welch letzterer eine gute Beschreibung und Abbildung von *Chr. aurea* gibt.

Die Nieren liegen nicht ganz symmetrisch, denn die rechte Niere befindet sich ein wenig mehr kopfwärts als die linke. Am Hinter- rand der Nieren liegen die Hoden, welche während der Brunstzeit etwas an der Ventralseite der Nieren hervorragen. Die Hoden (Fig. A) werden in ihrer Lage durch 2 Peritonealfalten fixiert, von welchen die eine von der Niere über die Epididymis bis an den Hoden heranreicht und dann nach der Vesica urinaria hin weiter- geht; die andere Falte, die nach WEBER sich als eine Plica diaphragmatica dokumentiert, befestigt den Hoden an der Körperwand.

Fig. A.

*Chrysochloris trevelyani.*

- |                          |                                   |
|--------------------------|-----------------------------------|
| <i>n</i> Niere.          | <i>v</i> Vesica urinaria          |
| <i>t</i> Hode.           | <i>p. d</i> Plica diaphragmatica. |
| <i>e</i> Nebenhode.      | <i>v. l</i> Urnierenligament      |
| <i>v. d</i> Vas deferens |                                   |



Das Vas deferens zeigt einen besonders gewundenen Verlauf in der Nähe des Hodens. Die Windungen nehmen allmählich ab, bis sie unmittelbar vor der Mündung in den Sinus urogenitalis ganz aufhören. Daß OWEN diese Windungen als Zeichen eines Descensus testicularum ansieht, ist, wie schon WEBER gezeigt hat, unrichtig. Die erwähnten Ligamente erlauben keine bedeutende Verschiebung der Lage der Hoden; diese können höchstens etwas medianwärts verschoben werden. Wie WEBER habe ich im Bau der Körperwand nicht die geringste Anordnung für einen Descensus testicularum finden können.

### *Centetidae.*

Centetiden haben im allgemeinen intraabdominale Hoden, was schon DOBSON nachgewiesen und für die ganze Gruppe generalisiert hat. Dies muß jedoch mit gewissen Modifikationen hingenommen werden, denn die verschiedenen Unterfamilien zeigen sehr große Verschiedenheiten. Da ich Gelegenheit gehabt habe, Repräsentanten der Centetinen, Oryzoryctinen und Potamogalinen zu untersuchen, werde ich jede Gruppe für sich behandeln. Da die Centetinae, was die hier erwähnte Frage betreffs des Descensus testiculorum angeht, die ursprünglichsten Charaktere bewahrt haben, halte ich es für geeignet, mit dieser Unterfamilie anzufangen.

Das Material der Untersuchung bestand aus 2 Exemplaren von *Centetes*, 1 erwachsenen und 1 jungen, Jungen von *Ericulus setosus* und 1 erwachsenen Exemplar von *Ericulus (Echinops) telfairi*.

*Centetes* ist von WEBER beschrieben und abgebildet worden, und ich habe bei meinen Untersuchungen dasselbe Resultat wie er erhalten sowohl bei *Centetes* als bei *Ericulus*. Die rechte Niere liegt mehr kopfwärts als die linke. Unmittelbar hinter ihnen liegen die Hoden (Fig. Ba), wobei der linke ventralwärts beinahe die Hälfte der linken Niere bedeckt. Von den Ligamenten, welche die Lage der Hoden bestimmen, sagt WEBER: „Die Testikel werden in ihrer Lage fixiert durch eine starke Peritonealfalte, die ein Überbleibsel, gleichzeitig auch eine Fortentwicklung der Plica diaphragmatica der Urniere ist. Weitere Festheftung geschieht durch ein Peritonealblatt, das, die Ventralfläche der Niere überdeckend, sich zur Epididymis erstreckt: zum Teil aber auch diese überspringend, direkt zum Testikel zieht. Es setzt sich als Peritonealfalte in der Richtung zur Blase fort und enthält in seinem freien Rand das Vas deferens . . .“ WEBER hebt hervor, daß eine Versetzung der Hoden von ihrer innern Lage nach außen von den genannten Ligamenten abhängt, wohingegen irgend eine Versetzung rückwärts ganz unmöglich ist. Er zeigt auch, daß die Körperwand jede Spur entbehrt, die einen Descensus testiculorum andeuten könnte.

Was die Oryzoryctinae betrifft, so habe ich ein erwachsenes Exemplar von *Oryzoryctes* und ein erwachsenes von *Microgale longicaudata* untersucht. Auf dem vorliegenden Exemplar von *Oryzoryctes* sind die Hoden an jeder Seite der Vesica urinaria gelegen, ganz intraabdominal (Fig. Bb). Die Hoden sind hier durch dieselben



Ligamente wie bei *Centetes* befestigt. Infolge der inguinalen Lage der Hoden sind diese Ligamente höchst bedeutend modifiziert, indem die Plica diaphragmatica verlängert ist sowie auch der Teil des

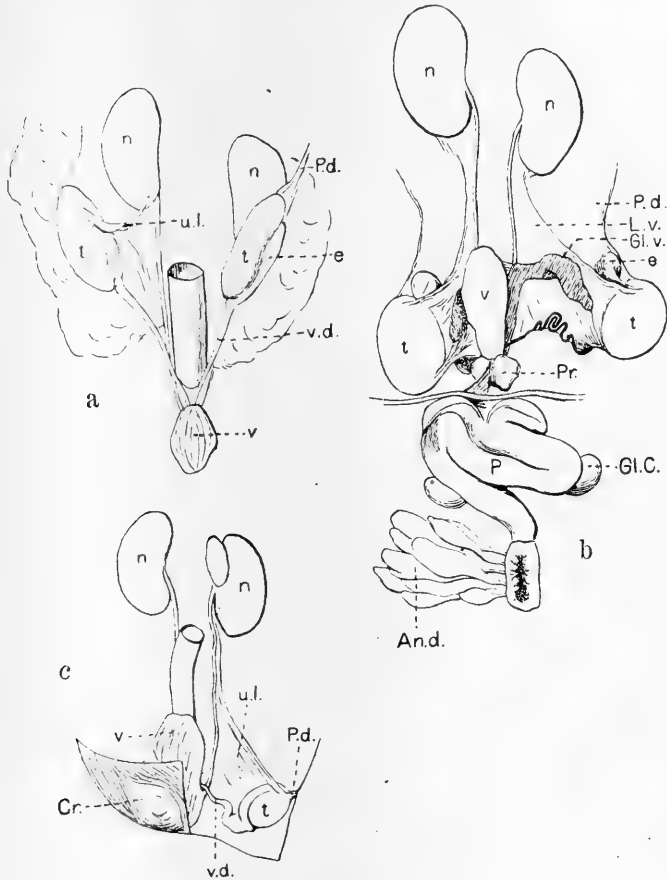


Fig. B.

a *Centetes ecaudatus*. Etwas verkl. b *Oryzoryctes tetradactylus*. Etwas vergr.  
c *Potamogale velox*. Etwas vergr.

n Niere. t Hode. e Nebenhode. v. d Vas deferens. v Vesica urinaria. p. d Plica diaphragmatica. u. l Urnierenligament. Cr Cremastersack. Pr Prostata. Gl. C Glandula Cowperi. Gl. v Glandula vesicularis. An. d Anldrüse. P Rute.

Urnierenligaments, der die Nieren mit den Hoden verbindet. Auch bei *Oryzoryctes* fehlt jede Spur eines Cremastersacks oder irgend welche Anordnung, die auf einen periodischen Descensus der Hoden hindeutet.

*Microgale longicaudata* stimmt im wesentlichen mit *Oryzoryctes* überein, und ich habe dasselbe Resultat wie DOBSON erhalten. Bei *Microgale* wie auch bei *Oryzoryctes* sind die Hoden vermittle des Urnierenligaments und eines sehr langen Ligamentum diaphragmaticum befestigt, was auch WEBER behauptet, nach dem Bilde zu schließen, welches DOBSON gibt.

Bei den *Oryzoryctinae* findet man also eine bedeutende Veränderung in der Lage der Hoden. Hier liegt ein Descensus vor, aber nur ein unvollständiger, denn die Hoden haben zwar die Nachbarschaft der Nieren verlassen, sind aber nicht weiter rückwärts gewandert, als daß sie noch immer intraabdominal bleiben.

Obleich das Exemplar von *Potamogale velox*, das mir bei meinen Untersuchungen zu Gebote gestanden ist, nicht ganz erwachsen war, zeigt es solche von den übrigen Centetidae wesentlich abweichende Charaktere, daß an einer wesentlichen Verschiedenheit nicht zu zweifeln ist. DOBSON gibt eine ganz kurze Beschreibung der männlichen Geschlechtsorgane bei *Potamogale*, indem er nur den Bau des Penis und der Cloake beschreibt; infolge Mangels an Material sagt er aber nichts von den innern Generationsorganen.

Die Hoden haben bei *Potamogale* wie bei den *Oryzoryctinae* die Nachbarschaft der Nieren verlassen und sind auch hier inguinal. Bei *Potamogale* liegen indessen große Veränderungen vor, die diese Art sowohl von den Centetinae als von den *Oryzoryctinae* scheiden. Die Plica diaphragmatica (Fig. Bc) ist derart verkürzt, daß der Hoden in seinem proximalen Teil unmittelbar an der Körperwand befestigt zu sein scheint. Durch dieses Ligament wird ein weiterer Descensus unmöglich gemacht. Bemerkenswert ist weiter, daß der M. obl. ext. unmittelbar vor dem Hoden gespalten ist und daß M. obl. abd. int. und M. transv. abd. in der erwähnten Spalte von M. obl. ext. eine seichte Tasche (einen Cremastersack) bilden (Fig. Bc Cr). Während der Brunst schwillt der Hoden an und drängt dabei mit seinem distalen Teil in den Cremastersack hinein, welcher sich infolgedessen erweitern muß. Am Ende der Brunst nimmt der Hode wieder an Größe ab, und gleichzeitig vermindert sich auch der Cremastersack durch Kontraktion der Muskulatur. Irgend eine Einstülpung desselben ist nicht denkbar, da der Hode nicht mit irgend einem Ligament am Boden des Cremastersacks befestigt ist, sondern ganz frei darin hängt. Daß das Vas deferens

einige Windungen, besonders in der Nähe der Epididymis und zwar bis zur Mündung derselben in den Sinus urogenitalis, macht, bedeutet ebensowenig bei *Potamogale* wie bei *Chrysochloris* und den übrigen Centetiden für einen periodischen Descensus testiculorum.

### *Solenodontidae.*

In Verbindung mit den letztgenannten Formen will ich auch *Solenodon* erwähnen, der oft zu einer besondern Unterfamilie der Centetiden gerechnet wird, obwohl die Berechtigung hierfür zweifelhaft ist. DOBSON gibt eine Schilderung der männlichen Genitalorgane von *Solenodon*. Aus DOBSON'S hier unten reproduziertem Bild kann man aber keine klare Vorstellung der Ligamente, die die Hoden befestigen, oder der Bildung des Cremastersacks bekommen.

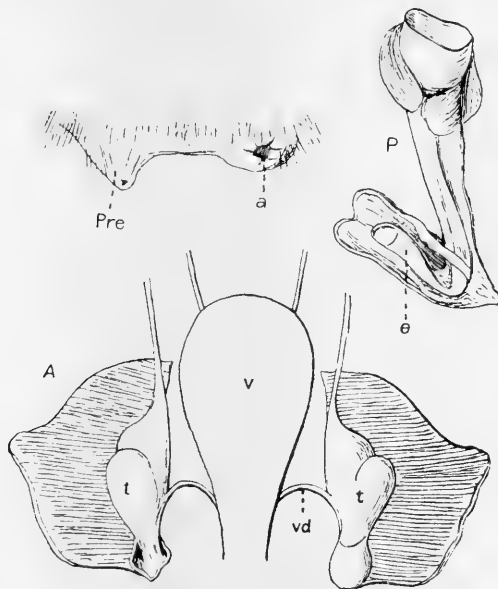


Fig. C.

*Solenodon* (nach DOBSON).

t Hode. v. d Vas deferens. v Vesica urinaria. Pre Präputium. a Anus.  
P Rute. e Eichel.

*Solenodon* scheint jedoch hinsichtlich dieser Organe mit den Soriciden oder den Talpiden am meisten übereinzustimmen. Auch in mancher andern Hinsicht weicht *Solenodon* höchst wesentlich von den Centetiden

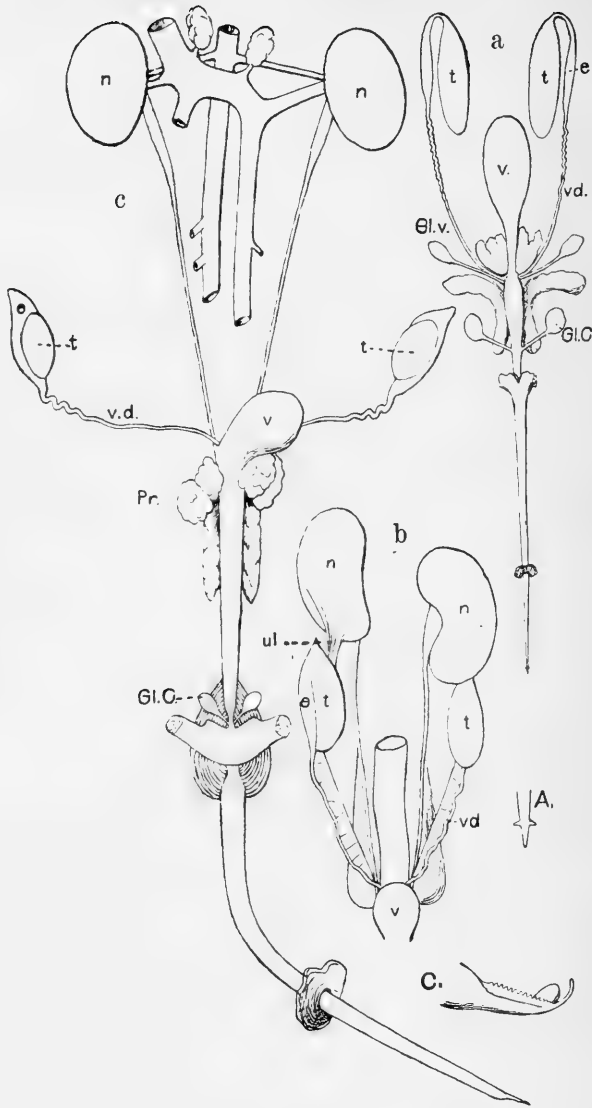


Fig. D.

a *Petrodromus tetradactylus* (nach PETERS). b *Macroscelides intufi* (nach WEBER).  
c *Rhynchocyon cirnei* (nach PETERS).

n Niere. t Hode. e Nebenhode. v. d. Vas deferens. v Vesica urinaria. ul Urnierenligament. Gl. v Glandula vesicularis. Pr Prostata. Gl. C Glandula Cowperi. A Spitze der Rute bei *Petrodromus*. C dieselbe bei *Rhynchocyon*.

ab. So findet man z. B. keine Cloake, sondern der Sinus urogenitalis mündet weit vor dem Anus (Fig. C).

### *Macroscelididae.*

Da ich selbst kein Material von dieser Gruppe zur Untersuchung gehabt habe, muß ich mich auf Anführung der Literatur beschränken. PETERS hat den männlichen Genitalapparat bei *Petrodromus tetradactylus* und *Rhynchocyon cirnei* beschrieben und abgebildet, während WEBER *Macroscelides intufi* untersucht hat.

Von *Petrodromus* sagt PETERS, daß die Hoden in der Bauchhöhle liegen (Fig. Da), der rechte unmittelbar unter der rechten Niere, der linke mit seiner obern Hälfte noch neben der äußern Seite der linken Niere. Von der Lage der Hoden bei *Rhynchocyon* sagt er nichts, aber die Abbildung (Fig. Dc), die er gibt, macht es wahrscheinlich, daß die Hoden sich bedeutend aus der Nähe der Nieren entfernt haben, aber noch intraabdominal bleiben.

WEBER liefert eine sorgfältige Beschreibung von *Macroscelides intufi*. Er sagt, die allgemeine Lage der Hoden stimme bei diesem Tiere mit der von *Chrysochloris* überein. Sie liegen auch hier direkt hinter den Nieren (Fig. Db), von denen ebenfalls die linke weiter schwanzwärts liegt als die rechte. Weiter sagt er, der Hode könne infolge einer Peritonealfalte, die er als Urnierenligament deutet, nur eine geringe Exkursion ausführen. Was von den Bauchdecken des *Chrysochloris* gesagt wurde, gilt auch für *Macroscelides*.

Aus den Beschreibungen und Bildern, die von Macrosceliden existieren, ergibt sich, daß (wenigstens bei *Macroscelides* und *Petrodromus*) die Hoden ihre embryonale Lage in der Nähe der Nieren zeitlebens beibehalten und durch Peritonealfalten so fixiert sind, daß jeder Gedanke an einen Descensus testicularum unmöglich ist.

### *Soricidae.*

WEBER stellt in seiner Tabelle über die verschiedenen Zustände der extraabdominal gelagerten Testikel die Soriciden unter diejenigen Tiere, bei welchen der Hode jahreszeitlich oder willkürlich die Bauchhöhle mittels eines einstülpbaren Cremastersacks verläßt, und LECHE schreibt von Soriciden (*Crocidura* und *Blarina*), er habe das fragliche Gebilde sehr vollständig entwickelt gefunden. Er sagt, daß der tiefe Cremastersack, der aus starken Muskelfasern

der Mm. obl. abd. internus und transversus abd. gebildet ist, durch eine Spalte des M. obl. abd. externus tritt, ohne irgend eine schärfere Grenze oder Abschnürung gegen die vordere Partie erkennen zu lassen, und daß er somit eine direkte Verlängerung der Bauchhöhle bildet. Durch einen stärkern Strang, der die Hoden im Grunde des Cremastersacks anheftet, dürfte es möglich sein, dieselbe durch Zurückziehen umzustülpen.

Zur Zeit meiner Untersuchungen über Insectivoren hat ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE die Soriciden in Angriff genommen, und darum weise ich auf ihre noch nicht veröffentlichten Arbeiten hin. ÄRNBÄCK legt dar, daß die Hoden bei den Soriciden zeitlebens im Cremastersack bleiben, der der hypothetischen fig. 28 bei WEBER ähnlich ist. Das Ligament, wodurch der Testikel am Boden des Cremastersacks angeheftet ist, hat nicht dieselbe Stärke und Festigkeit wie das bei *Erinaceus*. Eine jeweilige Einstülpung des Cremastersacks am Ende der Brunstzeit ist nicht durch aufsteigende Bewegung der Hoden bedingt, wie LECHE sagt, sondern dadurch, daß die Hoden, die während der Brunstzeit sehr bedeutend anschwellen, am Ende dieser Zeit wieder an Größe abnehmen und sich dabei mittels des Ligamentum inguinale nach den Boden des Cremastersacks hinziehen.

### *Talpidae.*

Von den Talpiden habe ich Gelegenheit gehabt *Myogale moschata*, *Condylura cristata*, *Talpa europaea*, *T. micrura*, *Scapanus breweri* und *Scalops aquaticus* zu untersuchen, und dabei habe ich den Bau des männlichen Genitalapparats bei allen diesen Formen so gleichartig gefunden, daß ich es für genügend halte nur eine Form zu beschreiben, nämlich *Scapanus*, von dem ich das beste Material gehabt habe, und dann nur die kleinen Verschiedenheiten anzugeben, wodurch die übrigen Formen abweichen. Von *Scapanus breweri* habe ich die Gelegenheit gehabt, 2 Exemplare zu untersuchen, das eine ein adultes Brunstexemplar und das andere ein 8,2 cm langes Junge.

Die Hoden liegen bei beiden auf jeder Seite der Vesica urinaria in einem seichten Cremastersack, der eine direkte Fortsetzung der Körperwand ist. Der Cremastersack (Fig. Eb Cr) ist, wie sich aus der Figur ergibt, durch eine Einschnürung in einen proximalen und einen distalen Teil gespalten, von denen der letztere während der Brunstzeit besonders stark entwickelt ist. Hinsichtlich des Baues

des Cremastersacks sagt LECHE in der Anatomie der Beckenregion bei Insectivoren, der Cremastersack sei bei *Talpa* und *Scapanus* vollkommen aponeurotisch, oder es fänden sich höchstens im vordern Teil (*Talpa*) Fasern des M. obliquus abd. internus. DISSELHORST gibt eine hiervon abweichende Darstellung, indem er in seiner Beschreibung der akzessorischen Drüsen von *Talpa* sagt: „Das Samenreservoir, welches in der Art entsteht, daß der aus dem Schwanz der Nebenhoden hervorgehende D. deferens sich in eine voluminöse Tasche einsenkt, deren derbe Wand ganz aus gestreifter Muskulatur besteht, welche ihrerseits von einer bindegewebigen Adventitia überzogen ist.“ Meine eigenen Untersuchungen zeigen, daß der Cremastersack durch eine Spalte im M. obliquus externus herabdringt und daß die Wände des Sacks, auch diejenigen der caudalen Partie, aus 2 Schichten quergestreifter Muskulatur zusammengesetzt

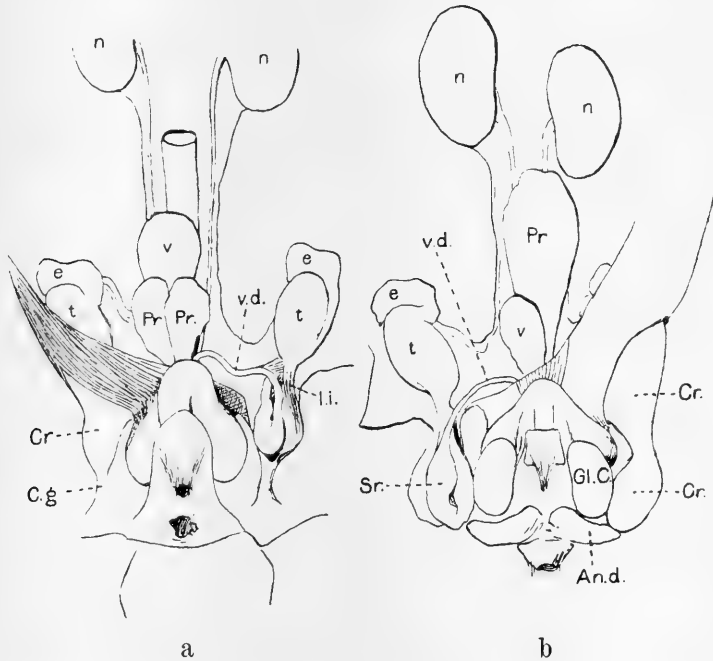


Fig. E.

a *Myogale moschata*. Etwas verkl. b *Scapanus breweri*. Etwas vergr.

n Niere. t Hode. e Nebenhode. Sr Samenreservoir. Cr Cremastersack. C.g Chorda gubernaculi. l. i Ligamentum inguinale. v. d Vas deferens. v Vesica urinaria. Pr Prostata. Gl. C Glandula Cowperi. An. d Analdrüse.

sind (Fig. H), von denen der äußere sich als *M. obliquus* (abd.) internus und der innere als *M. transversus* abd. dokumentiert.

Der proximale Teil des Cremastersacks gibt Platz für die Hoden und den Nebenhodenkopf, während der caudale Abschnitt nur den Globus minor des Nebenhodens einschließt. Von den Hoden aus läuft eine Peritonealfalte, ein Urnierenligament, nach den Nieren hin. Außerdem sind die Hoden durch ein Ligamentum inguinale (Fig. E l. i) befestigt, welches nicht am Boden des Cremastersacks, sondern seitlich an der Grenze des proximalen und distalen Teils befestigt ist.

Bei dem jüngern Exemplar fand ich ganz dieselbe Anordnung wieder, was die Lage der Hoden und den Bau des Cremastersacks betrifft, wie bei den erwachsenen. Für eine Anomalität halte ich den Umstand, daß der rechte Hode in den caudalen Teil des Cremastersacks hinabgedrungen war.

Von der *Scapanus* nahestehenden Art *Scalops aquaticus* habe ich 4 Exemplare untersucht, 3 adulte und 1 junges; eins der 3 erwachsenen war 1 typisches Brunstexemplar. Bei allen war die Lage der Hoden dieselbe, d. h. der Cremastersack war demjenigen von *Scapanus* ganz gleich, ebenso auch die Ligamente, welche die Hoden befestigen.

Sowohl *Talpa europaea* als *T. micrura* stimmen hinsichtlich der Lage der Hoden und des Baues des Cremastersacks in allem wesentlichen mit *Scapanus* überein. Ich will jedoch erwähnen, daß bei dem von mir untersuchten Exemplar von *T. micrura* ein besonderer Teil des Cremastersacks für den Globus minor fehlt. Das Bild von *T. europaea*, das LECHE in seiner Abhandlung „Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora“ gibt, scheint dasselbe Verhalten anzugeben. Dies hängt vielleicht damit zusammen, daß diese Individuen keine Brunstexemplare sind und daß die erwähnten Gebilde während dieser Zeit bei *Talpa* ganz reduziert werden.

*Myogale moschata* und *Condylura cristata* verhalten sich wie *Scapanus*. DOBSON sagt allerdings von *Myogale*, daß der Sack, worin der Globus minor der Nebenhoden liegt, ausschließlich von dem *M. obl. abd. int.* gebildet sei, mir aber scheint er wie derjenige von *Scapanus* gebaut zu sein. Die beiden letztgenannten Formen weichen von den übrigen dadurch ab, daß von dem caudalen Teil des Cremastersacks ein Ligament (Fig. Ea c. g), das seitlich von der Schwanzwurzel befestigt ist, ausgeht. Dieses Ligament scheint mir nach seiner Lage eine primitive Chorda gubernaculi zu



sein. Das Ligamentum inguinale ist bei *Condylura* sehr schwach ausgebildet.

Aus meinen Untersuchungen der Talpiden geht also hervor, daß die Hoden immer die Lage behalten, die sie zuvor eingenommen hatten. Irgend eine periodische Wanderung scheint mir höchst unwahrscheinlich zu sein. Die Hoden können nur an Größe wechseln, während verschiedener Jahreszeiten, ebenso auch die akzessorischen Drüsen. Bei *Myogale* und *Condylura* wird außerdem die Einstülpung des Cremastersacks durch die oben erwähnte Chorda gubernaculi verhindert.

### *Erinaceidae.*

Die männlichen Geschlechtsorgane von *Erinaceus* sind von mehreren Forschern sowohl in älterer als auch in neuerer Zeit sehr genau untersucht worden. Wie es verschiedene Meinungen über der Homologie und Verrichtung der akzessorischen Drüsen gibt, so hat man auch verschiedene Auffassungen über die Lage der Hoden. Einige behaupten, daß sie intraabdominal permanent verbleiben, während andere der Meinung sind, daß ein periodischer Descensus testicularum stattfindet. HUHNS und HUNTER sagen, die Hoden blieben bei *Erinaceus* zeitlebens in der Bauchhöhle, LECHE und WEBER dagegen sagen, sie verließen jahreszeitlich dieselbe, d. h. die Hoden sollten dann während der Brunstzeit in einen von dem Conus inguinalis gebildeten Cremastersack hinabsteigen und nach vollendeter Copulation wieder intraabdominal werden. KLAATSCH sagt, daß er nur Exemplare mit abdominalen Testikeln gefunden habe, sie verließen aber ihre Lage bei dem geringsten Druck und stülpten den Conus inguinalis aus. SOULIÉ sagt, er habe Exemplare mit Testikeln sowohl intra- als extraabdominal mit einem Cremastersack angetroffen habe. FRANKL untersuchte mehrere Exemplare zu verschiedenen Zeiten und hat die Hoden immer in der Bauchhöhle gefunden. Dennoch zweifelt er nach dem anatomischen Bau der Gebilde nicht im mindesten daran, daß die Hoden auch die Bauchhöhle verlassen können. Nach Abschluß der Arbeit ist ihm ein solches Objekt zu Händen gekommen.

Selbst habe ich keine Gelegenheit gehabt, mir ein solches Material zu verschaffen, das mich in den Stand gesetzt hätte etwas sicheres festzustellen. Ich habe nur 1 Exemplar von *Erinaceus europaeus*, 1 von *E. pictus* und 1 von *E. jerdoni* untersucht und bei allen

die Testikel abdominal vorgefunden. Aus der Literatur ergibt sich aber als ganz sicher, daß die Hoden bei *Erinaceus* sowohl intra- als extraabdominal liegen können; im ersten Fall stehen sie in Verbindung mit einem Conus inguinalis, im letztern mit einem Cremaster-sack. Die erwähnten Untersuchungen erbringen keine solchen Beweise dafür, daß man unbedingt einen periodischen Descensus testicularum bei *Erinaceus* annehmen muß. Meine eigne Auffassung über die Lage der Hoden bei *Erinaceus* werde ich in einem folgenden Kapitel darlegen.

WEBER beschreibt und bildet die männlichen Geschlechtsorgane von *Hylomys* und *Gymnura* ab und beschreibt die Charaktere des Vas deferens, die diese Arten sehr nahe verbinden. Er hält einen

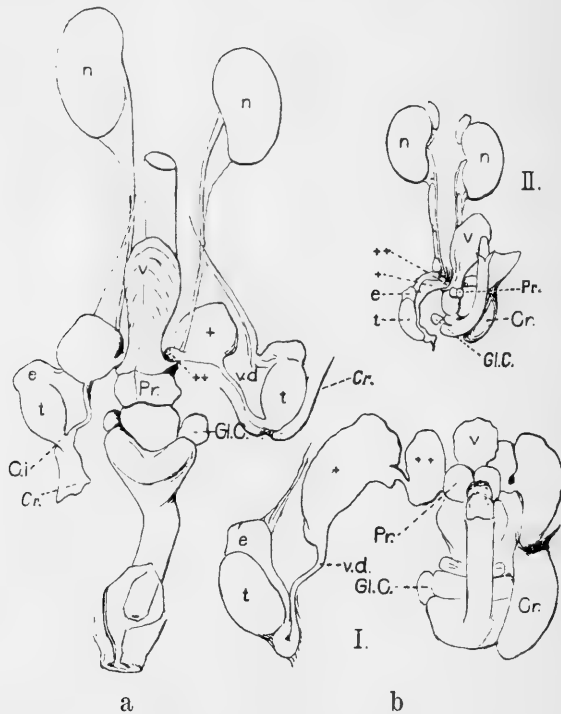


Fig. F.

a *Gymnura rafflesii*. verkl. b *Hylomys suillus*. Etwas verkl. I während der Brunstzeit. II nicht in Brunst.

n Niere. t Hode. e Nebenhode. v.d Vas deferens. +, ++ Drüsenbildungen am Vas deferens. Cr Cremastersack. v Vesica urinaria. Pr Prostata. Gl. C Glandula Cowperi. C. i Conus inguinalis.

periodischen Descensus testicularum bei *Hylomys* für unmöglich und schließt aus der Affinität von *Gymnura* mit *Hylomys*, daß ein periodischer Descensus bei *Gymnura* höchst unwahrscheinlich sei. LECHÉ dagegen bildet 1 Exemplar von *Gymnura* mit einem der Cremastersäcke eingestülpt ab und meint, hier sei wie bei *Erinaceus* ein periodischer Descensus testicularum vorhanden.

Selbst habe ich 1 erwachsenes Exemplar von *Gymnura rafflesii* untersucht (Fig. Fa), wo die Hoden in die seichten Cremastersäcke hinabgesunken waren, ebenso auch 1 junges (14 cm lang) derselben Art, das die Hoden intraabdominal sowie einen 2,5 mm langen Conus inguinalis hatte.

Ich habe über 2 erwachsene Exemplare (No. 2376 und No. 2377) des Zootomischen Instituts der Universität zu Stockholm von *Hylomys suillus* verfügt. Obgleich ich von No. 2377 nur die Eingeweide gehabt habe und No. 2376 schon vorher etwas sezirt war, dürfte ich doch die beiden Exemplare vergleichen können, da die Eingeweide von gleicher Größe sind. Das Skelet von No. 2377 zeigt außerdem, daß die beiden Exemplare ungefähr von gleicher Größe waren. Bei einer Vergleichung dieser Exemplare findet man den ganzen Genitalapparat bei No. 2376 mehr als 2mal so groß wie denjenigen bei No. 2377 (Fig. Fb).

Die Drüsenbildungen am Vas deferens sind mehrfach stärker entwickelt. Aus dem oben Erwähnten schließe ich, daß die beiden Exemplare aus verschiedenen Perioden stammen, d. h. No. 2376 aus der Brunstzeit und No. 2377 aus einer andern Zeit. Beide haben jedoch die Hoden in die Cremastersäcke eingesenkt, welche letztere oben etwas eingeschnürt sind.

Die Behauptung WEBER's, daß die Hoden bei *Hylomys* zeitlebens in den Cremastersäcken bleiben, scheint also sehr wahrscheinlich zu sein. Aus demselben Grund wie WEBER halte ich die Lage der Hoden bei *Gymnura* für dieselbe wie bei *Hylomys*.

### *Tupajidae.*

Von Tupajiden habe ich 1 junges und 1 erwachsenes Exemplar von *Tupaja javanica* untersucht. Bei dem erwachsenen liegen die Hoden in den Cremastersäcken auf eine Weise, durch welche sich die Tupajiden von allen übrigen Insectivoren unterscheiden.

Bei erwachsenen Tieren verlassen die Hoden ihre intraabdominale Lage und bleiben zeitlebens in sehr großen Cremastersäcken liegen, welche von der Peritonealhöhle deutlich abgetrennt sind, da-

durch daß der Cremastersack in seinem proximalen Teil sich sehr bedeutend verschmälert. Der Cremastersack wird nur vom *M. transversus* gebildet. Die außerordentlich langen Cremastersäcke legen sich dicht aneinander und bilden vor der Rute eine große Vorwölbung, von dünn behaarter Haut bekleidet. Dieses Gebilde will ich mit WEBER ein Scrotum nennen, da es mit dem der höhern Tiere nahe übereinstimmt.

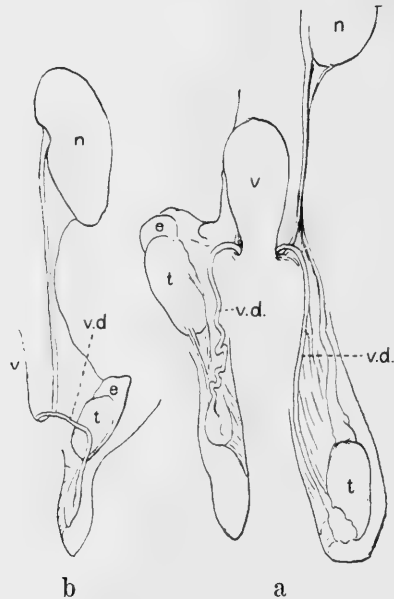


Fig. G.

*Tupaia javanica*. Etwas vergr. a erwachsenes, b junges Exemplar.  
*n* Niere. *t* Hode. *e* Nebenhode. *v. d* Vas deferens. *v* Vesica urinaria.

Bei dem jungen Exemplar sind die Cremastersäcke gut entwickelt; die Hoden sind aber noch nicht in dieselben eingedrungen, sondern liegen intraabdominal. Nur die Nebenhoden, die am Boden des Cremastersacks mit einem Ligamentum inguinale anhaften, dringen in den Cremastersack hinab (Fig. G b). 1 erwachsenes Exemplar hatte den rechten Hoden intraabdominal ebenso wie das junge (Fig. G a). Aus der Größe des Hodens geht hervor, daß dieser eben nicht aus dem Cremastersack gewandert sein kann, daß er also niemals im Cremastersack gewesen ist; der Stiel des Cremastersacks ist nämlich zu eng.

## Akzessorische Drüsen.

Da mehrere Untersuchungen vorliegen, welche die akzessorischen Drüsen bei einer größern oder geringern Anzahl der Insectivoren behandeln, und da dieselben teilweise zu sehr verschiedenen Ergebnissen gekommen sind, habe ich diesem Argument keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet, um so weniger, als das mir vorliegende Material für eine solche Untersuchung wenig einladend erscheint. Ich beschränke mich auf folgende Bemerkungen.

Nach der Definition von OUDEMANS und GROSZ können folgende Formen vorkommen.

1. Glandulae vasis deferentis.
2. Vesiculae seminales.
3. Prostata.
4. Glandulae urethrales.
  - a) Zerstreute Urethraldrüsen, in Gestalt einzelner Tubuli, ausnahmsweise auch geschlossener Drüsenmassen, den Canalis urogenitalis umgebend, stets, nach der Definition von OUDEMANS, innerhalb des M. urethralis gelegen.
  - b) Glandulae Cowperi seu bulbo-urethrales.
5. Drüsen der äußern Geschlechtswerkzeuge.
  - a) Präputialdrüsen.
  - b) Inguinaldrüsen.
  - c) Perinealdrüsen.
  - d) Analdrüsen.

Glandulae vasis deferentis fehlen in der Regel bei Insectivoren. WEBER zeigt aber, daß sowohl *Gymnura* als auch *Hylomys* 2 große Anschwellungen am Vas deferens haben, welche während der Brunstzeit an Größe bedeutend zunehmen. Obwohl mein Material gar keine histologischen Untersuchungen erlaubte, zeigen Schnitte durch die beiden Drüsen doch sehr bedeutende Verschiedenheiten. Auch *Sorex* besitzt nach ÄRNBÄCK 2 Drüsenbildungen am Vas deferens.

In Verbindung mit den Glandulae vasis deferentis will ich ein Gebilde der Talpiden nennen, das für einen Teil der Nebenhoden oder auch für einen Teil des Vas deferens erklärt worden ist. Die Nebenhoden zeigen nämlich in ihrem distalen Teil eine so eigentümliche Entwicklung, daß DISSELHORST diese Partie als einen Teil des Vas deferens auffaßt und sie Samenreservoir nennt.

Doch beweist der Umstand, daß dem Epithel dieses Organs Cilien fehlen, sowie seine starke secretorische Wirksamkeit und besonders, daß es eine Menge von Spermien enthält, noch nicht, daß es vom Vas deferens herrührt. Gäbe es eine Partie zwischen den eigentlichen Nebenhoden und DISSELHORST'S Samenreservoir, so wäre dieses Organ wahrscheinlich von einer Samenleiterdrüse abzuleiten. Seine Lage in einer Erweiterung des Cremastersacks und noch mehr seine vollständige Ähnlichkeit mit dem hintern Teil der Nebenhoden bei Chiropteren brachte mich dazu, an DISSELHORST'S Auffassung zu zweifeln. Um diese Frage zu entscheiden, habe ich eine Serie von Schnitten durch die erwähnten Teile gemacht. Dabei habe ich gefunden, daß der Nebenhodenschwanz eine Menge von Windungen macht und unmerkbar in das bedeutend weitere Vas deferens übergeht, das sich zum Teil an der Bildung dieses Reservoirs beteiligt. Sein histologischer Bau stimmt ganz mit den von RAUTHER untersuchten Chiropteren überein. Ein Umstand, der noch mehr als die Ähnlichkeit mit Chiropteren die Epididymisnatur dieses Gebildes bestätigt, ist, daß ich in der Mitte desselben ein Vas aberrans gefunden habe (Fig. H v. a). Es besteht aus einem dreieckigen Lumen mit atrophiertem Ausgang.

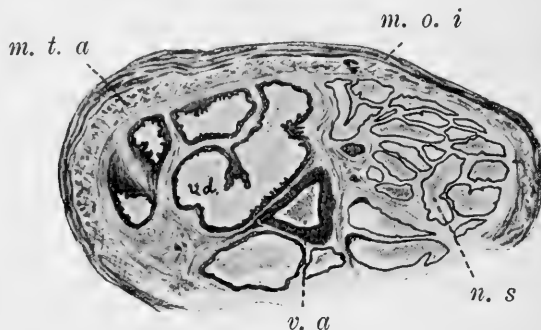


Fig. H.

Querschnitt durch das sogen. Samenreservoir.

*n. s* Nebenhodenschwanz. *v. d* Vas deferens. *v. a* Vas aberrans.  
*m. o. i* M. obliquus internus. *m. t. a* M. transversus abdominis.

Ob bei Insectivoren wahre Glandulae vesiculares (Vesiculae seminales) vorkommen, läßt sich wohl nicht mit Sicherheit entscheiden. Die große Drüsenmasse, die bei *Erinaceus* dorsal von der Vesica urinaria liegt, ist von mehreren Verfassern für Glandulae vesiculares erklärt worden, von andern dagegen für eine Prostata.

Indessen hat RAUTHER gezeigt, daß diese Drüsenbildungen in keiner Verbindung mit den Vasa deferentia stehen, sondern in den Sinus urogenitalis ausmünden. Auch besitzt das Gebilde keinen solchen histologischen Bau, daß es mit den Vesiculae seminales anderer Wirbeltiere verglichen werden könnte. RAUTHER zählt es deshalb zur Prostata. Nach DOBSON haben auch Oryzoryctinen solche Glandulae vesiculares. Von *Microgale* schreibt derselbe: „The Vas deferens is accompanied by the duct of a long, narrow, glandlike organ“, und fügt in einer Anmerkung hinzu: „This, on microscopic examination, is seen to be composed of a long convoluted tube, filled with reddish granules, and appears to represent the vesiculae seminales . . .“ Unter den Macroscelididen soll *Petrodomus* 1 Paar Glandulae vesiculares haben. PETERS schreibt: „Vas deferens, welches, nachdem es sich mit dem Ureter gekreuzt hat, in eine große Drüse (Samenblase) übergeht . . .“

Die Prostata zeigt bei den Insectivoren die verschiedensten Stufen der Entwicklung und Konfiguration. Von den Glandulae urethrales bieten die Glandulae Cowperi durch ihre alveoläre Natur viel Interessantes dar.

Von Drüsen der äußern Geschlechtswerkzeuge fehlen in der Regel die Präputialdrüsen gänzlich. Nur bei *Potamogale* habe ich solche gut entwickelte Drüsen gefunden (Fig. L b Pr. d). Anldrüsen dagegen kommen häufig vor. Man findet sie bei *Chrysochloridae*, *Centetidae*, *Soricidae*, *Talpidae*, *Gymmurinae*, und sie sollen nach WAGNER und PETERS auch bei *Macroscelididae* vorkommen.

### Penis.

Wie GERHARDT sagt, sind wir wenig genau informiert über den Bau der Rute der Insectivoren. Viele Fehler sind auch bei der Auslegung der verschiedenen Elemente der Rute begangen worden. Um einen bestimmten Ausgangspunkt für den Vergleich dieses bei Insectivoren sehr wechselnden Organs zu gewinnen, dürfte es angezeigt erscheinen, zunächst einige allgemeine Punkte betreffs des Baues dieses Organs festzustellen.

Die Rute ist, wie bekannt, hauptsächlich ein cavernöses Gebilde; Corpora cavernosa penis (Corpus fibrosum) und Corpus cavernosum urethrae (Corpus spongiosum) sind die hauptsächlichsten Bestandteile. Die Corpora cavernosa penis sind eine paarige Anlage und gewöhnlich am Becken befestigt.

In ihrem vordern freien Ende ist die Rute von einer Haut, der sogen. Penisscheide oder dem Präputium, umgeben. Man unterscheidet am Penis die Eichel, den Stiel und das Crus penis. Die Eichel ist die vorderste Partie oder der Teil der Rute, der in der Ruhelage von dem Präputium oder der Penisscheide umgeben ist; das Crus penis ist die Wurzel der Rute, wo die Corpora cavernosa penis ansetzen, um sich am Becken zu befestigen; der Stiel ist der zwischen dem Crus und der Eichel liegende Teil. Die äußere Form der Rute variiert in mehrfacher Hinsicht. Sie ist z. B. bei *Erinaceus* die eines dicken, vorwärts gebogenen Zylinders, während sie bei *Chrysochloris* sehr kurz und nach hinten gerichtet ist. Auch kann die Eichel kurz und rundlich sein oder äußerst lang und schmal, beinahe an die Processus urethrales der Wiederkäuer erinnernd. Sie ist oft mit nach hinten gerichteten Hornstacheln versehen, die bisweilen zu bestimmten Gruppen oder Reihen geordnet sind (Fig. J).

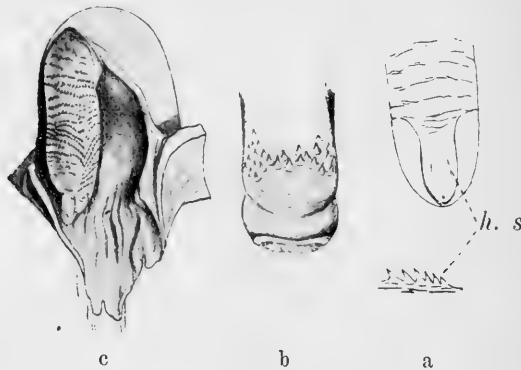


Fig. J.

Die Rute von a *Erinaceus auritus*, b *Hylomys*, c *Myogale*. h. s. Hornstacheln.

Außer den oben erwähnten Schwellkörpern entwickeln sich auch bisweilen akzessorische Körper, die sogar an Mächtigkeit die Corpora cavernosa penis weit übertreffen können. Das stützende Element kann auch durch ein Os penis oder Os priapi verstärkt werden. Dies entsteht durch eine Ossification in dem vordern Teil des Bindegewebsseptums, das die Corpora cavernosa penis voneinander trennt.

Der Penis von *Erinaceus* ist ziemlich dick, zylindrisch und nach vorn gerichtet. Hinten bilden die Corpora cavernosa penis ein kurzes Crus penis. GERHARDT hat dieses Organ untersucht, gibt eine



ziemlich genaue Beschreibung und fügt Abbildungen hinzu. Der Wert dieser Untersuchung ist indessen, wie ich später nachweisen werde, gering. Er schreibt: „Der Querschnitt des Penis zeigt ein deutliches Septum zwischen den beiden fast knorpelartigen Hälften des Corpus fibrosum. Das Corpus spongiosum ist sehr stark entwickelt und von einer dicken, fibrösen Scheide umgeben.“ Die Fehler, die man in dieser Beschreibung findet, sind wahrscheinlich dadurch entstanden, daß die Bilder, Quer- und Längsschnitte, verkehrt gewendet worden sind. Auch hat GERHARDT keine genaue Sektion gemacht, denn er hätte dabei unwillkürlich finden müssen, daß das, was er Corpus spongiosum nennt, nichts anderes als der cavernöse Teil der Corpora cavernosa penis ist, welche vor dem Crus penis so vollkommen miteinander verschmelzen, daß jede Spur eines Septums fehlt (Fig. Ka). Was GERHARDT das Corpus fibrosum nennt, ist nichts anderes als eine Anhäufung von Bindegewebe, die bei verschiedenen Arten einen sehr verschiedenen Grad der Entwicklung erreicht. Bei *Erinaceus auritus* ist diese Masse von Bindegewebe ziemlich schwach entwickelt, während sie bei *Erinaceus europaeus* besonders kräftig und hart, fast knorpelartig ist. Das Corpus cavernosum urethrae, das in den genannten bindegewebigen Massen wie in einer Rinne liegt, ist ziemlich schwach entwickelt, abgesehen von der vordersten Partie der Rute, wo dieses Gewebe die Hauptmasse bildet (Fig. Ka I). Die Eichel besteht aus 2 Teilen, von denen der kleinere, dorsale als Mündungskanal des Sinus urogenitalis dient.

*Gymnura* und *Hylomys* haben die Rute ganz wie diejenige von *Erinaceus* gebaut, die Eichel ausgenommen, die nicht in eine dorsale und eine ventrale Partie geteilt ist (Fig. E u. J).

Bei Talpiden ist die Rute immer nach demselben Typus gebaut, und es kommen nur einige geringe Variationen vor. Die Rute ist lang und schmal, S-förmig gebogen, mit einer langen, spitzen Eichel, nicht besonders von dem Stiel abgesetzt und von einem mehr oder weniger tief in 2 Teile gespaltenen Präputium umgeben. Die Eichel ist zuweilen mit Stacheln bewaffnet, die keine bestimmte Ordnung zeigen, wie bei *Talpa*, oder auch in sägeblattförmigen Reihen sitzen, wie bei *Myogale* (Fig. Jc). Die gut entwickelten Corpora cavernosa penis können, wie bei *Talpa*, in ihrer ganzen Ausdehnung ein starkes Septum haben oder, wie bei *Condylura*, am vordern Teil ohne ein Septum verbunden sein. GERHARDT kann bei *Talpa* kein Os penis

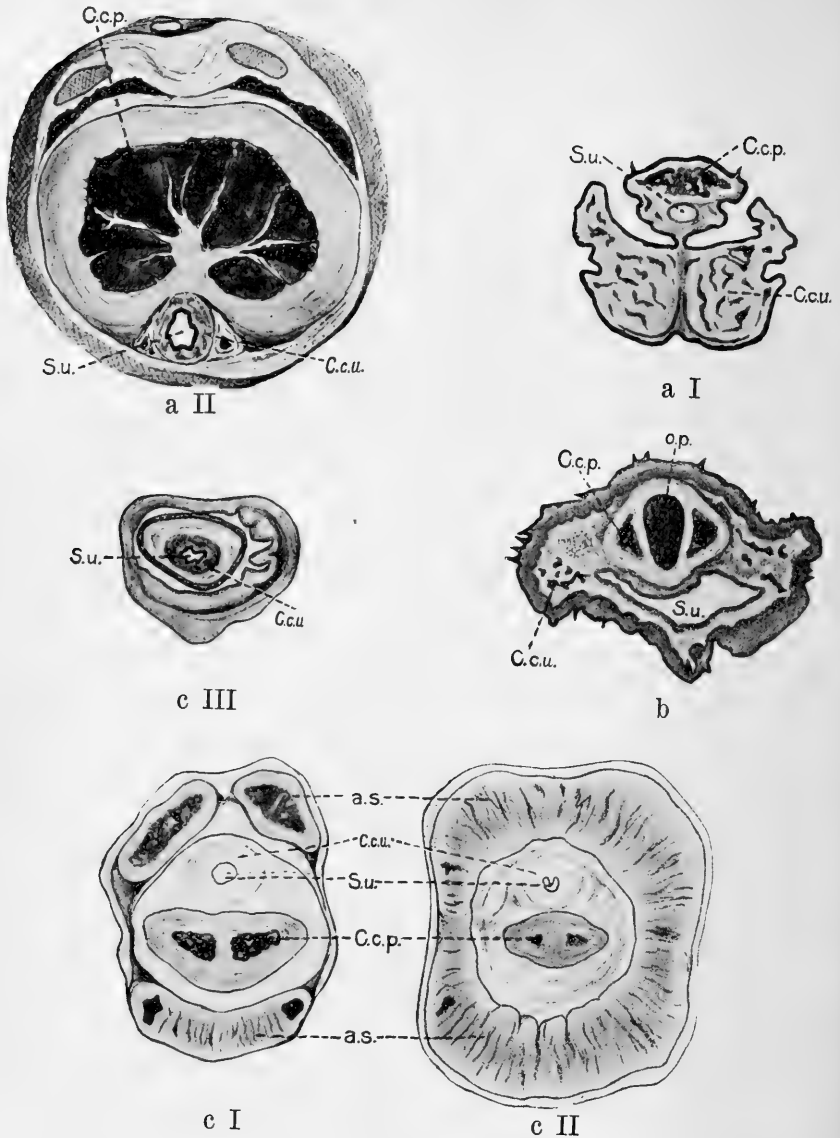


Fig. K.

Querschnitt durch die Rute. a *Erinaceus auritus*, I durch die Eichel, II durch den Stiel. b *Talpa europaea*. c *Microgale longicaudata*, I u. II durch den Stiel, III durch die Eichel.

C. c. p. Corpora cavernosa penis. C. c. u. Corpus cavernosum urethrae. a. s. Akzessorisches Schwelligewebe. o. p. Os priapi. s. u. Sinus urogenitalis.

finden. Ein solches ist indessen vorhanden, wenn auch klein, in dem vordern Teil und in der Verlängerung des Septums zwischen den Corp. cav. penis (Fig. Kb op). Bei *Condylura* habe ich dagegen keine Spur von einem Os penis finden können.

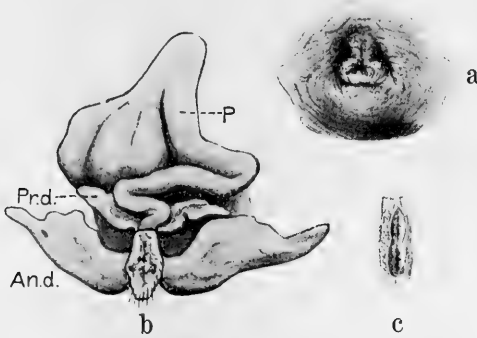


Fig. L.

Die Cloake. a *Centetes ecaudatus*. Etwas verkl. b *Potamogale velox*. Etwas vergr. c *Chrysochloris*. Etwas verkl.

P Rute. Pr. d Präputialdrüse. An. d Analdrüse.

Alle Centetiden haben eine Cloake (Fig. L). Diese ist bei *Centetes* an jeder Seite von einer tiefen Grube umgeben, in welche die großen Analdrüsen münden. Bei *Potamogale* münden sie durch 2 weite Mündungen am Rand der Cloake, während man bei *Oryzoryctinen* von außen keine besondern Öffnungen für diese Drüsen sieht.

Der Penis zeigt bei Centetinen, *Oryzoryctinen* und *Potamogalinen* denselben Bau, und es kommen kaum einige Verschiedenheiten bei den verschiedenen Formen vor. DOBSON gibt eine ziemlich genaue Beschreibung und ein Bild der Rute bei *Centetes*. GERHARDT, der viel später (1904) *Centetes* untersucht hat, behauptet, daß demselben ein Os penis fehlt, und zeigt dadurch, daß er die Untersuchung von DOBSON nicht kennt. Bei meinen eignen Untersuchungen, bei welchen ich mich sowohl der Sektion als auch der Rekonstruktion von Serienschritten bedient habe, fand ich, daß die Rute aus einem Sförmig gebogenen Stiel und einer spiralförmigen, fadenförmigen Glans besteht.

Der Stiel besteht aus 3 besondern cavernösen Gebilden, nicht aus 2, wie DOBSON sagt. Die Corpora cavernosa penis haften am Becken ohne ein deutliches Crus penis und besitzen ein gut entwickeltes Septum, welches vorn in ein Os priapi übergeht. (Siehe

im folgenden die Tabelle.) Ventralwärts davon liegt das von dem Sinus urogenitalis durchzogene Corp. cav. urethrae, welches sich bis zur Spitze der Rute hin fortsetzt. Diese cavernösen Teile sind außerdem wie durch einen Zylinder von einem in der Cutis entstandenen cavernösen Gewebe umgeben. Dieser akzessorische Schwellkörper endigt nach hinten (wenigstens bei *Microgale*) in 4 Wurzeln, von denen die beiden ventralen am längsten sind. DOBSON sagt, dieser Zylinder endigt da, wo die Eichel anfängt, aber die Cavernosität geht allmählich in die Cutis über, welche sich bis zur Penisspitze fortsetzt.

Im Zusammenhang mit den Centetiden will ich auch *Solenodon* nennen. Da ich nicht selbst Gelegenheit gehabt, dieses seltene Tier zu untersuchen, führe ich nur an, was DOBSON schreibt. Er sagt, die Rute gleiche in keiner Hinsicht derjenigen der Centetiden. Sie ist nach vorwärts gebogen und liegt an der Bauchseite hin, mehr als 25 mm weit vor dem Anus, dann macht sie eine kurze Biegung rückwärts. Die Eichel ist kurz und rundlich, von einem Präputium umgeben, welches vom Anus durch ein großes Perineum getrennt ist (Fig. C).

*Chrysochloris* hat wie Centetiden eine Cloake. Der Penis (Fig. Mc) weicht dagegen in seinem Bau höchst wesentlich von demjenigen der Centetiden ab. Er ist klein und nach hinten gerichtet ohne irgend welche Spur einer Umbiegung nach vorn. Die Corpora cavernosa penis sind durch ein Septum getrennt, welches jedoch an dem vordern Teil des Penis fehlt. Nach hinten teilen sich die Corpora cavernosa penis und bilden ein großes Crus penis. Ein Os penis fehlt gänzlich.

#### Die Cloake.

Wie ich schon oben hervorgehoben, habe ich nicht Zeit dazu gehabt, diese Gebilde so genau zu untersuchen, wie es wünschenswert gewesen wäre. Selbst habe ich die Cloake bei männlichen Individuen von *Centetes*, *Oryzoryctes*, *Ericulus*, *Potamogale* und *Chrysochloris* untersucht. Besonders will ich hervorheben, daß ich weder durch Sektion noch durch Schnitte einen für das Rectum und den Sinus urogenitalis gemeinsamen Sphincter habe finden können. Auch ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE hat keinen solchen bei *Crocidura* gefunden. Von *Chrysochloris* sagt DOBSON, von dem Sphincter ani gingen 2 Muskelpartien aus,

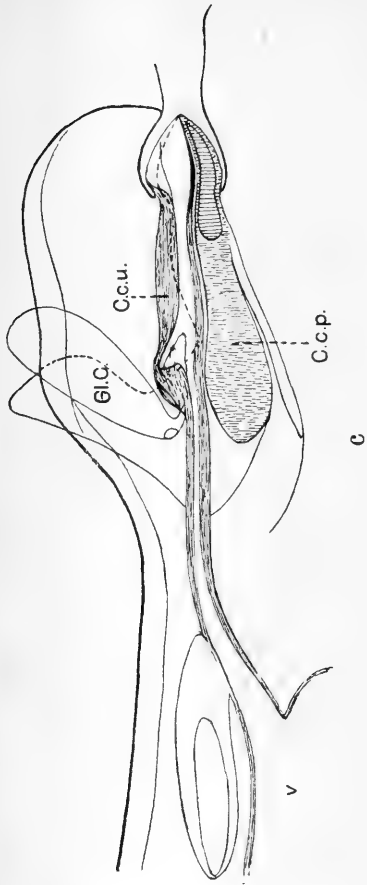
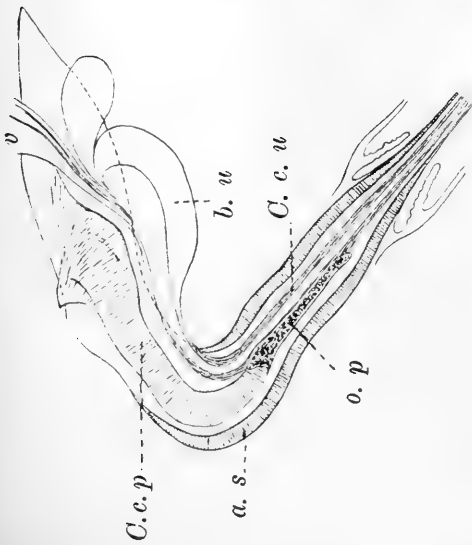


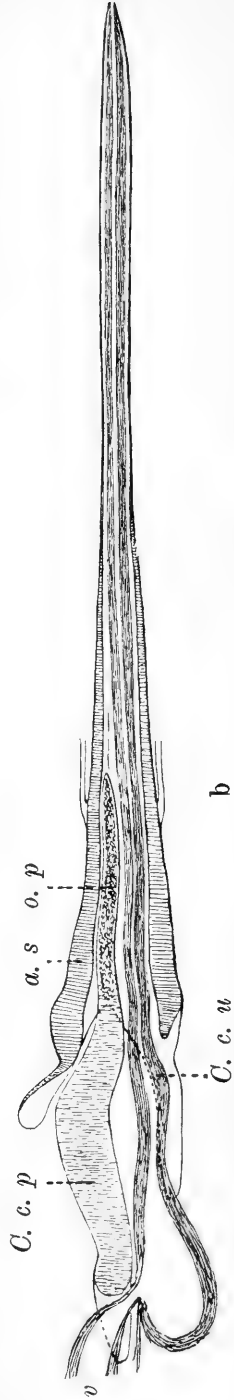
Fig. M.

Schematischer Längsschnitt durch die Rute. a *Centetes*, b *Microgale*, c *Chrysochloris*.

c. c. p. Corpora cavernosa penis. c. c. u. Corpus cavernosum urethrae. a. s. Akzessorisches Schwellgewebe. b. u. Bulbus urethrae. v. Vesica urinaria. G.l. C. Glandula Cowperi. o. p. Os priapi.



a



b

die sich an beiden Seiten der Rutenwurzel befestigten. Wenn dies der Fall wäre, könnte man sich hier den Rest eines für das Rectum und den Sinus urogenitalis gemeinsamen Schließmuskels denken. Meine eigenen Untersuchungen aber haben mich nicht von der Richtigkeit dieser Behauptung überzeugt. Vielmehr scheinen die erwähnten Muskelpartien nichts anderes als Teile des *M. retractor penis* zu sein. Mein Material war indessen von der Beschaffenheit, daß ich dies nicht mit Sicherheit feststellen kann.



Fig. N.

Die Afterregion von *Centetes*. Etwas verkl. *P* Rute. *Sph* Sphincter ani.

Die Muskulatur der Afterregion bei Centetiden stimmt ganz mit derjenigen der übrigen Placentier überein. Man findet also einen gut entwickelten Sphincter ani und einen starken *M. bulbus urethrae*. Letzterer ist bei *Chrysochloris* viel schwächer als bei den Centetiden. Die übrigen Muskeln ergeben sich aus dem Bild (Fig. N).

### Zusammenfassung.

Wir haben gefunden, daß bei mehreren Formen die Hoden ihre embryonale Lage in der Nähe der Nieren zeit lebens beibehalten. Bei vielen, vielleicht den meisten, ist indessen ein *Descensus testicularum* festzustellen, d. h. die Hoden bestreben sich, sich caudalwärts zu bewegen, bis sich bei *Tupaja* ein wahres Scrotum entwickelt.

Zwischen dem primitiven embryonalen Stadium und demjenigen von *Tupaja* findet man mehrere Stadien von Übergangsformen. So haben z. B. die *Oryzoryctinen* vollkommen intraabdominale Hoden, obgleich ein *Descensus* stattgefunden hat, während bei *Erinaceiden* und *Soriciden* ein seichter oder tieferer *Cremastersack* entwickelt ist. Der Bau des *Cremastersacks* ist von mehreren Verfassern, z. B.

LECHE und WEBER, sehr genau beschrieben worden, wogegen es niemandem gelungen ist, eine genügende Erklärung der Gründe eines periodischen Descensus testicularum mit einem zeitweise eingestülpten Cremastersack zu liefern. Ich habe ebenfalls kein solches Agens finden können. ÄRNBACK hat, wie schon erwähnt, gezeigt, daß bei Soriciden kein periodischer Descensus testicularum stattfindet, ein Verhalten, das nach meinen Untersuchungen bei Talpiden und wahrscheinlich auch bei Erinaceiden vorkommt. Wenn auch bei einigen Individuen von *Erinaceus* und *Gymnura* das Verhalten ein anderes zu sein scheint zufolge eines Herunterschiebens in einen Cremastersack der beiden oder gewöhnlich nur des einen Hodens, so glaube ich, daß es übereilt wäre, hier von einem periodischen Descensus testicularum zu sprechen. Mir scheint es wahrscheinlicher, daß bei den Insectivoren betreffs dieser Frage keine bestimmte Regel waltet, sondern daß die Hoden zuweilen in der Bauchhöhle verbleiben, obwohl durch einen Conus inguinalis die Möglichkeit der Bildung eines Cremastersacks vorhanden ist. Bei den Exemplaren von *Erinaceus*, *Gymnura* und *Tupaja*, wo ich die Hoden intraabdominal fand, haben sie dieselbe Lage wie bei dem Fötus oder dem Jungen. Daß der eine oder zuweilen beide Hoden in der Bauchhöhle verbleiben, ist ein Verhalten, das man zuweilen bei andern Säugetieren, z. B. *Equus* und Primaten, wiederfindet. Daß die Lage der Hoden im Cremastersack bei Insectivoren nicht ganz fixiert ist, scheint mir aus dem folgenden Beispiel hervorzugehen. Bei einem Jungen von *Scapanus* fand ich nämlich den linken Hoden in einer normalen Lage in dem proximalen Teil des Cremastersacks, während der distale Teil ausschließlich die Nebenhoden enthielt. Die rechte Hode war ganz in den distalen Teil hinabgesunken, und es ist kaum wahrscheinlich, daß er bei dem erwachsenen Tiere seine einmal erworbene Lage verläßt.

Folgendes Schema zeigt die verschiedene Entwicklung bei Insectivoren von der primären intraabdominalen Lage der Hoden bis zur sekundären scrotalen Lage derselben.

A. Die Hoden bleiben in der Nähe der Nieren:

*Chrysochloridae*, *Centetinae*, *Macroscelides* und *Petrodromus*.

B. Die Hoden bleiben intraabdominal, obwohl ein Descensus testicularum stattfindet:

a) Ohne Cremastersack:

*Oryzoryctinae* (und *Rhynchocyon*?)

b) Mit Cremastersack:

*Potamogale.*

C. Die Hoden liegen immer in einem Cremastersack

a) Ohne Scrotum:

*Gymnurinae, Erinacinae, Solenodontidae, Talpidae, Soricidae.*

b) Mit Scrotum:

*Tupaja.*

Um einigermaßen die Natur der sogen. Cloake der Insectivoren beurteilen zu können, habe ich nicht nur den Bau der Cloake, sondern auch den der Rute berücksichtigt. Eine Cloake kommt, wie schon erwähnt, bei einigen Soriciden, bei Centetiden und Chrysochloriden vor. Man findet, wenn man die Soriciden mit den Centetiden vergleicht, daß die Entwicklung der Rute in einem bestimmten Verhältnis zum Entwicklungsgrad der Cloake steht.

Bei *Sorex vulgaris*, dem eine Cloake fehlt, ist die Rute von sehr einfachem Bau. Ein Os penis fehlt ganz, und wenn akzessorisches Schwellgewebe vorkommt, so ist es nach RAUTHER nur ein ganz schwaches Präputialgebilde. Bei *Crossopus* dagegen, der eine wenn auch seichte Cloake besitzt, ist die Rute bedeutend differenziert, indem sich nach ÄRNBÄCK'S Untersuchungen besonders mächtige akzessorische Schwellkörper entwickelt haben. Die Centetiden haben eine Cloake, die zuweilen recht tief ist (bei *Potamogale* 3,5 mm), und hier hat die Rute eine Entwicklung erreicht, durch die sie sich bedeutend von derjenigen der Soriciden unterscheidet. Das akzessorische Schwellgewebe bildet hier einen so kräftigen Zylinder um die Corpora cavernosa penis und die Corpora cavernosa urethrae herum, daß es den größten Teil der Rute ausmacht. Außerdem hat sich hier ein sehr großes Os penis entwickelt. Man findet also, daß, je nachdem sich die Cloake entwickelt, auch die Rute eine höhere und höhere Stufe der Entwicklung erreicht. Gleichzeitig mit dem mehr und mehr komplizierten Bau der Rute nimmt auch der nach hinten gerichtete Teil bedeutend an Länge zu.

Zufolge der Beschaffenheit der Muskulatur in der Afterregion und des Baues der Rute im Verhalten zur Cloake ist es wahrscheinlich, daß dieser Raum, in welchen sowohl der Mastdarm als der Sinus urogenitalis münden, bei Soriciden und Centetiden ein sekundär erworbener Charakter ist. Ich nehme nämlich an, daß die genannten Formen, die diese sogenannte Cloake besitzen, von solchen



abstammen, welchen eine Cloake fehlt, und je nachdem die Rute an Länge zunimmt, nähert sich ihre Spitze mehr und mehr dem After, und im Zusammenhang damit hat sich das Integument als ein Wall rings um den After und den Sinus urogenitalis erhoben, bis sich endlich die erwähnte Cloake entwickelt hat.

Ob die Cloake bei *Chrysochloris* primärer oder sekundärer Natur ist, wage ich nicht zu entscheiden. Ich habe weder im Bau der Cloake noch der Rute bestimmte Charaktere von entscheidender Bedeutung finden können. Der besonders einfache Bau der Rute und ihre Lage nach hinten können vielleicht als primäre Eigenschaften gedeutet werden; aber sie geben doch kein sicheres Merkmal für die Natur der Cloake ab, denn der einfache Bau der Rute kann auch von einer starken Reduktion herrühren.

Wenn ich also auch keine Kennzeichen für die Verbindung der Insectivoren mit niedern Formen habe nachweisen können, so will ich auf jeden Fall solche Eigenschaften hervorheben, die die sonst isolierten Gruppen dieser Säugetierordnung vereinigen. Besonders will ich hervorheben, daß Centetiden und Potamogalinen, welche nach LECHE zusammen eine natürliche Familie bilden, gewisse Charaktere mit Talpiden, Soriciden und vielleicht auch mit Macroscelididen gemein zu haben scheinen. Dem Umstand, daß die typischen Centetiden die Hoden in der Nähe der Nieren haben, während sie bei Talpiden und Soriciden in einen Cremastersack heruntergestiegen sind, darf man nicht allzu große Bedeutung beimessen, da, wie aus der Tabelle I hervorgeht, bei *Oryzoryctes* und *Potamogale* auch ein Descensus testicularum stattgefunden hat. Aus dem nachstehenden Schema geht hervor, daß bei Talpiden, Soriciden, Solenodontiden und Centetiden der Penis sich zuerst ein längeres oder kürzeres Stück nach vorn erstreckt, dann aber rückwärts gebogen ist. Auch haben die Centetiden mit den Soriciden die starken akzessorischen Schwellkörper gemein und mit den Talpiden den Umstand, daß ein Os penis vorkommen kann.

Wenn auch die Soriciden in mehrfacher Hinsicht Charaktere mit den Centetiden gemein haben, besitzen sie doch auch gleichzeitig solche, welche sie den Gymnurinen aus der Familie der *Erinaceidae* nahe bringen. Das Septum zwischen den Corp. cav. penis ist bei *Crocidura* sehr schwer entwickelt und fehlt bei *Sorex* wie bei *Gymnura* und *Erinaceus* ganz. Auch zeigt das Vas deferens bei

Soriciden große Verschiedenheiten im Vergleich mit *Gymnura* und *Hylomys*; diese beiden Formen besitzen nämlich 2 Paar wohl entwickelter Gl. vasis deferentis. Dies ist um so bemerkenswerter, als dem Vas deferens aller andern Insectivoren Drüsenbildungen fehlen.

*Chrysochloris*, die, wie schon erwähnt, nach der Art von *Centetes* eine ziemlich tiefe Cloake hat und deren Hoden in der Nähe der Nieren liegen, weicht von diesem Typus ab durch den Mangel akzessorischer Schwellgewebe und eines Os penis sowie auch durch die geringe Ausdehnung und kurze, abgerundete Glans penis.

Inwieweit man den von mir erwähnten Charakteren der verschiedenen Insectivoren eine größere phylogenetische Bedeutung beizumessen hat oder die genannten Gleichheiten ihren Grund nur in einer Konvergenz haben, kann möglicherweise durch Studium embryologischen Materials festgestellt werden.

---

	Stiel	Glans	Os priapi	Akzessorische Schwellkörper		
<i>Tupaia javanica</i> <i>Ermacetus</i> <i>Gymnura</i>	Störmig gebogen vorwärts gebogen, ohne Septum —	— stumpf "	fehlt " "	fehlen " "	} eigene Untersuchungen	
<i>Myogale</i> <i>Talpa europaea</i> <i>Condylura cristata</i>	Störmig gebogen, mit Septum " "	spitz " "	— rudimentär, 1 mm fehlt	— — —		
<i>Centetes</i> <i>Microgale</i> <i>Potanogale</i> <i>Chrysochloris</i>	Störmig gebogen, mit Septum — kurz, rückwärts ge- richtet, mit Septum	lang, schmal, fast fadenförmig " sehr kurz, gerundet	11,5 mm lang 2,3 " 7,5 " fehlt	zylinderförmig " "		
<i>Sorex</i> <i>Crossopus</i> <i>Crocitura</i>	ohne Septum Septum schwach ent- wickelt Störmig gebogen	— — —	fehlt " "	Präputien zylinder- förmig, groß — —		
<i>Macroscelididae</i> <i>Solenodon</i>	Störmig umbogen	lang und spitz stumpf	— —	— —		nach ÄHRBÄCK " " " " nach PETERS nach DONSON

### Literaturverzeichnis.

- ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE, A., Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu andern Säugetieren, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 36.
- DISSSELHORST, R., Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane, in: OPPEL, *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*, Jena 1904.
- DOBSON, G. E., *A monograph of the Insectivora*, Vol. 1, 2, London.
- FRANKL, O., Beiträge zur Lehre vom Descensus testicularum, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl.*, Vol. 109, Wien 1900.
- GERHARDT, U., Morphologische und biologische Studien über die Kopulationsorgane der Säugetiere, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 39, 1904.
- GROSZ, S., Beiträge zur Anatomie der accessorischen Geschlechtsdrüsen der Insectivoren und Nager, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 66, 1905.
- HUNTER, J., *Observations on certain parts in the animal oeconomy*, 1786.
- KLAATSCH, H., Über den Descensus testicularum, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 16, 1890.
- LECHE, W., Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc., in: *Svensk. Vet. Akad. Handl.*, Vol. 20, 1892.
- , Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere, Theil 2, Heft 1, 1902.
- OUDEMANS, J. TH., *Die accessorischen Geschlechtsdrüsen*, Haarlem 1892.
- OWEN, R., *Anatomy of Vertebrates*, Vol. 3, London 1868.
- PETERS, WILHELM C. H., *Reise nach Mossambique*, Vol. 1, Berlin 1852.
- RAUTHER, M., Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren, in: *Anat. Anz.*, Vol. 23, 1903.
- , Über den Genitalapparat einiger Nager und Insectivoren, insbesondere die akzessorischen Genitaldrüsen derselben, in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 38, 1903.
- WEBER, M., *Studien über Säugetiere*, Jena 1898.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Die Pterobranchier.

Anatomische und histologische Untersuchungen über  
*Rhabdopleura normani* ALLMAN und *Cephalodiscus*  
*dodecalophus* M'INT.

2. Teil.<sup>1)</sup>

*Cephalodiscus dodecalophus* M'INT.

1. Abschnitt.

Die Anatomie von *Cephalodiscus*.

Von

Dr. A. Schepotieff in St. Petersburg.

Mit Tafel 38—48.

### I. Historisches.<sup>2)</sup>

*Cephalodiscus* wurde bekanntlich von der Challenger-Expedition im Jahre 1876 in der Magalhaens-Straße entdeckt (MURRAY, 35) und

1) 1. Teil. *Rhabdopleura normanii* ALLMAN. 1. Abschnitt, Die Anatomie von *Rhabdopleura*, s. Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., 1906, 2. Abschnitt, Knospungsprozeß und Gehäuse von *Rhabdopleura*, *ibid.*, Vol. 24, Anat., 1907.

2) Die Monographie von HARMER über den *Cephalodiscus* von der Siboga-Expedition (46) und die Arbeiten RIDEWOOD's (48, 49) und ANDERSSON's (50) sind erst nach Abschluß meiner Untersuchungen und des Manuskripts erschienen, sodaß ich ihre Angaben über die ost-asiatischen, süd-afrikanischen und antarktischen Arten bei der folgenden Beschreibung leider nicht mehr berücksichtigen konnte.

zunächst für eine Kolonie von Synascidien angesehen. Bei der Bearbeitung der Tunicaten der Expedition zeigte HERDMAN, daß es keine Synascidie sei. Das Tier wurde dann genauer von M'INTOSH untersucht, der im Jahre 1882 einen vorläufigen Bericht über „*Cephalodiscus dodecalophus*, a new type (n. g.) allied to Prof. ALLMAN'S *Rhabdopleura*, dredged in H. M. S. Challenger“ veröffentlicht hat (29). Nach zwei kurzen Notizen (30, 31) erschien im Jahre 1887 sein „Report“ über *Cephalodiscus* (32), den er als ein Bryozoen-ähnliches Tier, das jedoch einige Beziehungen zu *Balanoglossus* zeigt, betrachtete. Diese Beziehungen zu den Enteropneusten wurden genauer durch HARMER im Anhang zu dem Bericht von M'INTOSH (32) erörtert. Beide Forscher hatten die Zugehörigkeit des *Cephalodiscus* zu den Bryozoen-ähnlichen Tieren angenommen, hauptsächlich wegen seiner Beziehungen zu *Rhabdopleura*, die im Jahre 1887 nur durch die Untersuchung RAY LANKESTER'S — also sehr unvollkommen — bekannt war. Mit andern Bryozoen hat nach M'INTOSH *Cephalodiscus* sehr wenig gemein, hauptsächlich nur den Lophophor. Die Untersuchungen von HARMER und M'INTOSH haben den allgemeinen Bau des *Cephalodiscus* und seiner Knospen nur in ihren Hauptzügen dargestellt; histologisch wurde er von ihnen sehr wenig betrachtet.

Die Hauptergebnisse der M'INTOSH'schen und HARMER'schen Untersuchungen kann man in folgender Weise formulieren:

1. Vorhandensein eines Kopfschildes („proboscis“), das im ganzen denselben Bau hat wie der bei *Rhabdopleura*. Es besitzt 2 dorsale Poren („proboscis pores“).

2. Sehr stark entwickelter Lophophor, aus 12 Hauptstämmen bestehend, die dorsal oder seitlich vom mittlern Körperteil ausgehen.

3. Vorhandensein einer Notochorda — einer besondern Fortsetzung der Mundraumwand nach vorn in das Kopfschild.

4. Vorhandensein eines Paares von Kiemenspalten, die in die vordere Partie des Ösophagus führen und sich seitlich öffnen.

5. Die Leibeshöhle besteht aus einem unpaarigen Cölom des Kopfschildes und paarigen Cölomen im „collar“ (Halsregion) und im Rumpf; es läßt sich also eine deutliche Dreisegmentierung erkennen.

6. Das Cölom der Halsregion bildet Fortsetzungen in die Lophophorarme und Tentakel und öffnet sich nach außen durch 2 seitliche Poren („collar pores“).

7. Die Knospen bilden sich als hohle Ausstülpungen der Stielspitze und lassen sehr früh eine deutliche Dreisegmentierung er-

kennen. Man kann in den Knospen nur 2 Körperschichten erkennen: die erste bildet Körperwand, Nervenganglion, Mundraum („buccal region“) und Enddarm („rectum“), die zweite Muskelfibrillen und „skeletogenous tissue“.

Von ihnen wurden noch Ovarien mit stark pigmentierten Oviducten, ein Uförmig gebogener Darmkanal, der in Ösophagus, Magen und Enddarm zerfällt, und ein Cerebralganglion in der dorsalen Wand der Halsregion und der hintern Partie des Kopfschildes beobachtet.

HARMER sah im Anhang zum M'INTOSH'schen „Report“ die Dreisegmentierung, „proboscis pores“, „collar pores“, Kiemenspalten, „Notochord“ und die Lage des Cerebralganglions im 2. Körperabschnitt als Merkmale an, die die Verwandtschaft des *Cephalodiscus* mit *Balanoglossus* beweisen. Es muß aber, nach seiner Anschauung, auch eine Verwandtschaft mit den Phoroniden existieren.

Nach M'INTOSH und HARMER (s. auch 33 u. 37) haben nur MASTERMAN (36, 38, 39, 40, 42) und COLE (41) bis jetzt (Sommer 1905) den *Cephalodiscus* durch Studium kennen gelernt und untersucht.

Da *Cephalodiscus* schon auf Grund oberflächlicher Untersuchung den Enteropneusten nahe verwandt zu sein scheint, tritt auch die Frage an uns heran, ob es möglich ist, in seiner Organisation auch die Merkmale derjenigen Typen zu finden, die von einigen Forschern von den Enteropneusten-ähnlichen Formen abgeleitet werden, nämlich solche der Echinodermen und besonders der Chordaten? Von diesem Standpunkt gehen die Untersuchungen MASTERMAN's aus, der einer der ersten Forscher war, die in der Actinotrocha, *Phoronis* und *Cephalodiscus* die Ahnen der Wirbeltiere erblickt haben.

Im Jahr 1897 erschien seine 1. Abhandlung über *Cephalodiscus* (36), die in vielen wesentlichen Punkten die Angaben von M'INTOSH und HARMER ergänzt. Die wichtigsten Ergänzungen der MASTERMAN'schen Untersuchungen sind:

1. Vorhandensein eines geschlossenen, nach dem Bau der Enteropneusten gestalteten Gefäßsystems bei *Cephalodiscus*. Es existiert auch ein Pericardialsack (Herzblase oder „Präoralsack“), der im Kopfschild liegt.

2. Vorhandensein zweier dorsaler Längsfalten der Ösophaguswände bei *Cephalodiscus*, die aus stark vacuolisierten Zellen bestehen. Diese stellen die ersten Anlagen der Chorda der Wirbeltiere dar (sog. „Diplochorden“ oder „Pleurochorden“).

3. Das von M'INTOSH und HARMER als „Notochord“ bezeichnete Organ soll eine „subneural gland“ darstellen und kann mit der Hypophysis der Chordaten homologisiert werden.

4. Das Vorhandensein von Facettenaugen, die von M'INTOSH als Aggregat von Drüsenzellen betrachtet wurden, an den Spitzen der Lophophorstämme.

Im Jahre 1898 vervollständigte MASTERMAN (39) seine ersten Untersuchungen durch das genauere Studium der Genitalien, des Nervensystems und des Knospungsprozesses. Die Untersuchungen des letztern führen ihn zu folgenden Schlüssen:

1. Ektoderm und Mesoderm der Knospen bilden sich direkt aus der Stielwand. Das Endoderm dagegen entsteht durch Invagination des Ectoderms der Knospe.

2. Die Kiemenspalten sind endodermalen Ursprungs.

3. Oviducte, Kopfschildporen sowie die „collar pores“ sind ectodermalen Ursprungs.

4. Die Lophophorarme, die an den jüngsten Knospen noch fehlen, bilden sich nicht alle auf einmal, sondern sukzessive nacheinander; ursprünglich tritt die Bildung eines einzigen Paares von Armen auf.

5. Die Herzblase („preoral sac“) bildet sich durch Invagination der hintern Wand des Kopfschildcöloms.

Im Jahr 1903 veröffentlichte MASTERMAN (42) die Resultate seiner Untersuchungen der zentralen Körperpartie von *Cephalodiscus* (der Notochorda und der angrenzenden Organe), — des „central complex“ — von *Cephalodiscus*. Die Notochorda hat nach ihm einen Axialkanal, ist also hohl. Gegen ihre Spitze liegt das Herz, das wie bei *Balanoglossus* eine Invagination der Herzblase („pericardial sac“) darstellt. Das Nervenganglion bildet sich ebenfalls durch Invagination, und man kann noch die Spuren des Neuroporus als schwache Vertiefung des Epithels oder „ectodermal pit“ erkennen.

Einer der Hauptfehler der Untersuchungen MASTERMAN's, die ziemlich viel Aufsehen erregt hatten, ist das sehr starke Vorherrschen der vorgefaßten Meinung, *Cephalodiscus* müsse unbedingt zu den Ahnen der Enteropneusten und der Chordaten zu rechnen sein und zwar nicht nur er allein, sondern auch die *Actinotrocha* und *Phoronis*. Deswegen hat er auch da, wo nur leise Andeutungen vorhanden sein konnten, die erst in ihrer Summe einen Anhaltspunkt für phylogenetische Verallgemeinerungen zu bieten vermochten, zu stark schematisiert. Deshalb sind seine Untersuchungen immer mit phylogenetischen Vergleichen durchflochten. Wenn alle oder fast alle



seine Angaben über die Organisation der Actinotrocha durchaus als falsch nachgewiesen werden, so sind damit nicht nur seine phylogenetischen Betrachtungen mit verworfen, sondern auch seine Angaben über den Bau von solchen Tieren wie *Cephalodiscus*. Die letztern kann ich aber in sehr vielen Punkten nur bestätigen, was mir dagegen bei meinen Untersuchungen über den Bau der Actinotrocha nicht möglich gewesen ist.

Schon seit der Veröffentlichung der ersten Arbeit MASTERMAN's hat eine Polemik mit HARMER über die Bedeutung der Notochorda begonnen (HARMER 37, MASTERMAN 38, 40), der gegen die MASTERMAN'sche Meinung von der Homologie der Notochorda mit der Hypophysis auftrat sowie auch gegen die ganze Theorie der „Diplochorden“.

Bald nach den ersten Arbeiten MASTERMAN's erschien eine Notiz COLE's über den Bau der Endanschwellungen in den Lophophorarmen (41). Statt Facettenaugen, deren Anwesenheit überhaupt sehr merkwürdig und fraglich erschien, fand COLE, daß diese Endanschwellungen Aggregate von in verschiedenen Stadien der Entwicklung befindlichen Nesselkapseln oder „rhabdite cells“ seien.

Eine kurze Übersicht über die Organisation von *Cephalodiscus*, die sich auf eigne Prüfung der Präparate von M'INTOSH gründete, hat EHLERS<sup>1)</sup> bei der Betrachtung der phylogenetischen Beziehungen der Pedicellineen gemacht, die ich jedoch als unrichtig bezeichnen muß.

Alle andern Forscher, die bis Sommer 1905 über die Beziehungen des *Cephalodiscus* zu andern Tiergruppen oder über seine Organisation geschrieben haben, wie z. B. LANG (34), stützten sich nur auf Angaben der oben genannten Forscher, nicht aber auf eigne Untersuchungen.

Eine kurze Darstellung meiner Untersuchungen habe ich im Jahr 1905 veröffentlicht (45).

## II. Geographische Verbreitung.

*Cephalodiscus* hat eine noch weitere und noch spärlichere Verbreitung als *Rhabdopleura*. Bis zum Juli 1907 ist er an folgenden Fundorten nachgewiesen worden:

1. Challenger-Expedition. 11. Januar 1876, Station 311, Smith Sund, Magalhaens-Straße, lat. 52° 45' 30" S., long. 73° 46' 0" W.

1) EHLERS, E., Zur Kenntniss der Pedicellineen, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Vol. 36, 1890.

Tiefe 245 Faden. Bodenbeschaffenheit: blauer Ton. (M'INTOSH 1887 [32] Challenger's Summary 1905; 35.)

2. Schwedische Südpolar-Expedition (ANDERSSON, 1903; 43, 50).

a) Station 5. Lat.  $64^{\circ} 20' S.$ , long.  $56^{\circ} 38' W.$  Graham-Region. S.-O. von der Seymour-Insel.

b) Station 6. Lat.  $64^{\circ} 36' S.$ , long.  $57^{\circ} 42' W.$  Graham-Region. S.-W. von der Snow Hill-Insel.

c) Station 58. Lat.  $52^{\circ} 29' S.$ , long.  $60^{\circ} 36' W.$  Südlich von den Falklands-Inseln.

d) Station 59. Lat.  $53^{\circ} 45' S.$ , long.  $61^{\circ} 10' W.$  Auf der Burdwood-Bank.

e) Station 73. Lat.  $54^{\circ} 55' S.$ , long.  $67^{\circ} 41' W.$  Feuerland, Beagle-Kanal. W. von der Gable-Insel.

f) Station 94. Lat.  $62^{\circ} 55' S.$ , long.  $55^{\circ} 57' W.$  Graham-Region. N. von der Joinville-Insel.

An allen Fundorten war Sandboden oder Kiesboden. Tiefe 80 bis 197 m.

3. Ost-asiatische Meere (HARMER, 1903; 45).

a) Siboga-Expedition, Station 89, Korallenriff an der Ostküste von Borneo (Pulu Kaniungan). Littorale Form.

b) Siboga-Expedition, Station 204, S.-O.-Ende von Celebes (Buton Strait). Tiefe 75—94 m.

c) Korea-Straße (long.  $128^{\circ} 20' E.$ , lat.  $32^{\circ} 10' N.$ ). Tiefe 183 m.

4. Süd-Afrika, Kapland (RIDEWOOD, 1900; 48).

Cape St. Blaize, Knysna Heads und East London. Tiefe 30 bis 130 Faden.

5. Englische Südpolar-Expedition (RAY LANKESTER, 47; RIDEWOOD, 49) 1902—1903.

a) Victoria Land, Coulman I. Tiefe 100 Fad.

b) Antarktischer Ozean. Lat.  $78^{\circ} 16' S.$ , long.  $197^{\circ} 41' O.$  Tiefe 100—300 Fad.

Wie man sieht, ist die geographische Verbreitung sehr eigentümlich und ähnelt der Verbreitung der meisten isoliert stehenden Tiergruppen, die die letzten Reste früher weit verbreiteter und zahlreicher Tierformen darstellen und jetzt an sehr weit voneinander liegenden Orten vorhanden sind (wie z. B. *Amphioxus*, *Enteropneusta*, *Ganoidei*, *Peripatus* etc.).

Bis zu den Angaben HARMER'S war nur eine Art, *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., bekannt. Bis jetzt (Sommer 1907) sind noch

11 Arten beschrieben worden, und zwar *Cephalodiscus gracilis*, *Cephalodiscus sibogae* und *Cephalodiscus levinseni* von HARMER (46) *Cephalodiscus hodgsoni* und *Cephalodiscus gilchristi* von RIDEWOOD (48, 49) und LANKESTER (47), *Cephalodiscus aequatus*, *Cephalodiscus inaequatus*, *Cephalodiscus solidus*, *Cephalodiscus densus* und *Cephalodiscus rarus* von ANDERSSON (50).

Bis jetzt ist ANDERSSON der einzige gewesen, der *Cephalodiscus* in lebendigem Zustand hat beobachten können.

### III. Bau der Wohnröhre.

Die Wohnröhre oder das Coenoecium des *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. hat die Form eines unregelmäßig verzweigten Netzes, dessen Oberfläche reichlich mit Spitzen, Haaren oder andern Vorsprüngen bedeckt ist (Fig. 1, 2, Taf. 38). Neben der Basis einiger von ihnen befinden sich spaltförmige Öffnungen (*Oef* Fig. 1—3), die in die innern Räume (*iR* Fig. 3) führen. Die einzelnen Balken oder Seitenspitzen des Netzes haben im Querschnitt kreisförmige oder ovale Umriss (Röhren des Coenoeciums); ihre Breite ist ungefähr dieselbe an allen Stellen und variiert zwischen 3 und 5 mm. Das ganze Netz ist nur an wenigen Stellen an der Unterlage angeheftet. Die übrigen Partien kriechen frei auf dem Meeresboden. Im Gegensatz zu *Rhabdopleura* ist keine Regelmäßigkeit im Bau der Wohnröhren oder ihrer Abteilungen noch auch in der Lage der Öffnungen, Stacheln oder Spitzen bei *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. erkennbar. Die nebeneinander liegenden Stacheln oder Anhänge der verschiedenen Röhren sowie auch ihre Wände können leicht miteinander verschmelzen. Auch nebeneinander verlaufende Röhren können aneinander liegen und verschmelzen (s. M'INTOSH, 32, tab. 1).

Die Tiere (*Th* Fig. 3) sitzen in ovalen oder länglichen Räumen (*iR*) einzeln, doch kommunizieren alle diese Räume miteinander: sie stellen Partien eines einzigen stark verzweigten und durch breite Querlamellen (*q*) geteilten Hohlraums dar. Jeder Raum, der ein Tier enthält, öffnet sich mit einer besondern Öffnung. Solch eigentümlicher Bau der Wohnröhre, wo die Tiere eine gesellschaftlich halbsedentäre Lebensweise führen (LANG, 34), hat wenig Analogie im übrigen Tierreich. M'INTOSH vergleicht sie mit den Gehäusen der Appendicularien.

Eine Serie von Querschnitten durch eine Partie einer Röhre der Kolonie ist auf Taf. 38 wiedergegeben (Fig. 6—11). Die freie

Kommunikation aller Räume miteinander kann man leicht feststellen. Die Ränder der Öffnungen (*Oef* Fig. 8, 9, 10) sind stets als kurze Verlängerungen der Wände nach außen gebogen (*Vd*). Alle Stacheln, Vorsprünge und sonstigen Anhänge an der Oberfläche stellen solide Gebilde dar (*Ht* Fig. 6, 7, 8, 9).

Die Substanz der Wohnröhren ist rotbräunlich und durchsichtig, doch entfärbt sie sich nach langer Einwirkung von Alkohol ziemlich bedeutend. Die Wohnröhren, die ich habe beobachten können, haben ihre Farbe fast gänzlich eingebüßt. Die Substanz der Röhren läßt sich sehr gut ganz dünn (bis zu  $1 \mu$ ) schneiden. Auf diesen Schnitten kann man in der Substanz zahlreiche Anwachsstreifen erkennen (Fig. 12). Die ganze Wand besteht aus einer Anzahl sehr scharf abgegrenzter Schichten von homogener Substanz (*dsb*, *dsb*<sup>1</sup>). Ihr Bau ist also dem der *Rhabdopleura* ähnlich, nur daß hier die Schichten der Wohnröhrensubstanz nicht regelmäßig miteinander verbunden sind. In allen andern Eigenschaften scheinen die beiden Substanzen einander sehr nahe zu stehen.

Die Substanz der Wohnröhren färbt sich im allgemeinen sehr stark und schnell, besonders mit Hämatoxylin oder BLOCHMANN'Scher Flüssigkeit (hellblau).

Die Zuwachsstreifen in der gefärbten Substanz treten sehr scharf hervor. Bei aufmerksamer Betrachtung kann man in der homogen erscheinenden Wohnröhrensubstanz der einzelnen Schichten eine feine Streifung erkennen, die parallel den scharf färbbaren Zuwachsstreifen oder Grenzen der Schichten verläuft. Diese Streifung oder auch die manchmal erkennbare Punktierung (besonders nach Färbung mit Methylblau oder Eisenhämatoxylin) weist auf die Anwesenheit einer innern Struktur hin. Diese tritt hier nach demselben Verfahren deutlich auf, wie das bei der Wohnröhrensubstanz der *Rhabdopleura* der Fall ist, nämlich 1. nach Austrocknen der einzelnen Stückchen oder der Schnitte der Substanz in Xylol auf dem Wärmeschrank oder im Vacuum oder 2. nach schwachem Erhitzen über der Flamme mit nachfolgender Untersuchung in der Luft oder nach Einbettung in geschmolzenem Kanadabalsam. Man kann dann, wie Fig. 13 u. 14, Taf. 38 zeigen, dieselben Bilder sehen wie in der Wohnröhrensubstanz von *Rhabdopleura* (*Bl*, *Blr*, *Lr*), die auf Anwesenheit alveolar-wabiger Struktur hindeuten. Am schwächsten tritt die Struktur in den Stacheln oder soliden Anhängen der Wohnröhren auf und am deutlichsten in den Querlamellen der innern Räume.

Chemisch ist von mir die Substanz der Wohnröhren von *Cephalo-*

*discus* wie die von *Rhabdopleura* nur auf Eiweißkörper geprüft (MILLON'S Reagens, Xanthoprotein-Reaktion, Furfurol-Reaktion) und zwar mit demselben negativen Resultat.

#### IV. Allgemeine Körperform.

Bei Betrachtung mit dem bloßen Auge erscheint *Cephalodiscus dodecalophus* als ein kleines ovales Kügelchen, das ungefähr 2 mm Länge und ca. 1 mm Breite besitzt. An seinem Körper kann man bei äußerer Betrachtung folgende Abschnitte erkennen:

1. Am Vorderende des Körpers ist ein blattartiges, ventral gerichtetes Kopfschild (*Ks* Fig. 4, 5, Taf. 38) vorhanden, das die Vorderspitze des Körpers darstellt und von der ventralen Körperseite rund oder oval aussieht.

2. Eine schmale Mittelpartie oder Halsregion ist vom Kopfschild durch tiefe Verengungen der ventralen und der seitlichen Körperwände getrennt und gegen die hintere Körperpartie durch besondere Falten der Körperwand abgegrenzt, die an beiden Seiten des Körpers als Seitenlippen (*Sl*) und an der ventralen als quer zur Körperachse gehende Unterlippe verlaufen (*Ul*).

3. Dorsalwärts hinter dem Kopfschild entspringt aus der Halsregion der sehr stark entwickelte Lophophor (*L*), der aus 12 Armen (*La*) besteht.

4. Ein ovaler, hinten abgerundeter Rumpf (*Rf*), dessen vordere Partie beiderseits schwach abgeplattet ist. Die ventrale Wand des Rumpfs an seiner hintern Partie läßt eine schmale mediane Längsfalte erkennen (*Lft* Fig. 5). Diese vordere Partie seiner dorsalen Hälfte wölbt sich sehr stark über die Halsregion.

5. Von der ventralen Wand des hintern Rumpfes geht ein stark entwickelter Vorsprung oder Stiel (*St*) aus, der mit einer schwachen Vertiefung seiner Spitze (*Vt*) endet und ein Bewegungsorgan des Tiers darstellt. An seiner Spitze bilden sich die Knospen (*Kn*<sup>1</sup>, *Kn*<sup>2</sup>).

Die bei *Rhabdopleura* vorhandene Asymmetrie des Körperbaus fehlt bei *Cephalodiscus* oder tritt nur sehr schwach in der linksseitigen Lage der hintern Partie des Kopfschildes gegenüber der Mundspalte (*hP* Fig. 4, 6, 7, Taf. 42) oder einigen andern Organen auf.

An der Oberfläche des Körpers kann man an den Weibchen von *Cephalodiscus* (nur solche habe ich zu meiner Verfügung gehabt) 10 Öffnungen erkennen. Eine ventrale Mundöffnung (*Ms* Fig. 2—5,

Taf. 42), die eine Längsspalte darstellt, liegt median in der Halsregion oberhalb der Unterlippe, sodaß die hintere Hälfte des Kopfschildes (*hP*) sie fast gänzlich überdeckt. Der dorsale After (*A* Fig. 1, Taf. 39) liegt an der Spitze des erwähnten Vorsprungs der dorsalen Partie des Rumpfs, also viel höher als die Mundöffnung, in der Höhe der weiter unten erwähnten Kopfschildporen. Er erscheint als eine breite kreisförmige Öffnung. Die beiden weiblichen Genitalporen (*Gp* Fig. 6, Taf. 39, *Ovd* Fig. 1, Taf. 40) liegen nahe beieinander auf der dorsalen Rumpfwand vor dem vordern Vorsprung des Rumpfs. Die paarigen Kopfschildporen (*Ksp* Fig. 4, Taf. 39) liegen in der Mitte der dorsalen Wand des Kopfschildes und sehr nahe beieinander. Die paarigen Halsregionporen (*Hrp* Fig. 4 u. 5, Taf. 38) liegen seitlich hinter den Seitenlippen. Ventralwärts, dicht neben ihnen, öffnen sich die beiden Kiemenspalten (*Kspt* Fig. 4, 5, Taf. 38).

Der Körper der Tiere ist hellbräunlich, an einigen Stellen schwach durchsichtig und an den verschiedensten Stellen mit schwarzen Pigmentflecken versehen; doch sind diese bei *Cephalodiscus* nicht so zahlreich vorhanden wie bei *Rhabdopleura*. Die Pigmentflecke (*p* der Figuren) treten im äußern Epithel der Tentakel (Fig. 1, 6, Taf. 46), der Kopfschildränder, der Seitenlippen (Fig. 5, Taf. 42), in den Oviducten (Fig. 6, Taf. 39; Fig. 8—11, Taf. 48) und in den Ösophaguswänden (Fig. 5, Taf. 42 u. 43) auf. An andern Körperstellen sind sie sehr selten.

Diese Pigmentflecke bestehen aus einer Anzahl dicht nebeneinander liegender, sehr kleiner schwarzer oder grauer Kügelchen, die miteinander in keinerlei Verbindung stehen, sondern stets voneinander gesondert und entweder kreisrund oder öfters beiderseits abgeplattet sind. Gewöhnlich liegen sie in den Vacuolen der Epithelzellen, seltner in deren Protoplasma. Die Körperwand von *Cephalodiscus* (Fig. 12, Taf. 46) besteht aus hohem Epithel (*Eps*), dessen Kerne (*K*) gewöhnlich mehrschichtig angeordnet sind. Nur an den Stellen, wo die Körperwand besonders dünn ist, — an der dorsalen Rumpfwand oder an den Unterlippenwänden — tritt niedriges Epithel mit einschichtig angeordneten Kernen auf. Eine deutlich erkennbare Cuticula (*Cut*) ist nicht an allen Stellen der Körperoberfläche beobachtet worden. Am deutlichsten ist sie auf der Stieloberfläche oder auf den Lophophorarmen sichtbar.

Bewimperung tritt besonders stark am Lophophor, an den Seitenlippen und den Kopfschildrändern auf; an den Rumpfwänden und

besonders am Stiel fehlt sie vollständig. Von innern Organen sind das gesamte Darmrohr, die Kiemenspalten, die Kopfschildkanäle und die Halsregionkanäle bewimpert.

Die äußerliche Teilung des Körpers in Kopfschild, Lophophor, Halsregion, Rumpf und Stiel entspricht keineswegs einer innern Segmentation. In der Leibeshöhle sind 2 Quersepten vorhanden, die sie in 3 — der Gliederung des Körpers in 3 Segmente entsprechende — Abschnitte zerlegen.

Das 1. Querseptum ( $q^1$  der Figg.<sup>1</sup>) ist stark entwickelt, liegt in der hintern Partie des Kopfschilds und geht schief von vorn dorsal nach hinten ventral, sodaß sich die Kopfschildporen im 1., die Mundöffnung im 2. Segment befinden.

Das 2. Querseptum ( $q^2$  der Figg.<sup>2</sup>) geht zwischen der Unterlippe und der vordern Wand des dorsalen Rumpfvorsprungs, sodaß die weiblichen Genitalöffnungen im 3. Segment, die Halsregionporen und die Kiemenspalten auf der Grenze des 2. und 3. liegen. Durch das 2. Querseptum geht einerseits die vordere Partie des Ösophagus, andererseits die beiden Kiemenspalten und die Halsregionkanäle, sodaß es unmittelbar nur an wenigen Stellen zwischen dem Ösophagus und den Körperwänden erkennbar ist.

Wie aus den folgenden Untersuchungen hervorgeht, kann man die innere Anatomie schematisch in bezug auf diese 3 Segmente folgendermaßen darstellen:

1. 1. Segment oder Kopfschild (*Ks* Fig. 11 etc., Taf. 46; Fig. 14, Taf. 48). Das Cölom (*Ksc*) ist unpaarig und öffnet sich durch die erwähnten dorsalen Kopfschildkanäle nach außen. Es enthält die Herzblase (*Hbl*), die dem 1. Querseptum anliegt.

2. Das 2. Segment oder die Halsregion hat ein paariges Cölom (*Hc* der Figg., z. B. Fig. 4, Taf. 47), das sich durch die erwähnten seitlichen Kanäle nach außen öffnet. Es liegt an der vordern Partie des Ösophagus und bildet Fortsetzungen in die Seitenlippen, die miteinander unter dem Ösophagus auf der ventralen Körperseite in Berührung treten. Nach vorn gegen das Kopfschild geht vom Ösophagus an der Verbindungsstelle des dorsalen Medianseptums des Halsregioncöloms mit dem 1. Querseptum des Körpers ein solider Zellenstrang oder die Noto-

1)  $q^1$  Fig. 2, 4, Taf. 40; Fig. 1, Taf. 41; Fig. 5—8 und 10, Taf. 44.

2)  $q^2$  Fig. 2, 4, Taf. 41; Fig. 1—2, Taf. 42; Fig. 2—4, Taf. 43; Fig. 8 u. 9, Taf. 46; Fig. 1—2, Taf. 47.

chorda aus. Die Cölome der Halsregion setzen sich in jeden Lophophorarm und in jeden Tentakel fort, sodaß der ganze Lophophor nichts anderes darstellt als eine dorsale Ausstülpung der Halsregionwand. In der dorsalen Wand der Halsregion liegt median, zwischen den Lophophorarmen, das Cerebralganglion.

3. Das 3. Segment oder der Rumpf hat ebenfalls ein paariges Cölom. Es enthält den übrigen Darmkanal und die Genitalorgane und hat eine Fortsetzung in den Stiel. Die Knospen stellen ursprünglich einfache Ausstülpungen der Stielwände dar, sodaß ihre Cölome längere Zeit hindurch in direkter Verbindung mit dem Rumpfcölom stehen. Dieses kommuniziert mit der Außenwelt gar nicht; die Räume der Ovarien sind von ihm vollständig abgeschlossen.

### V. Das Kopfschild.

Das Kopfschild (*Ks* der Figg. <sup>1)</sup>) ist ein blattförmiges Organ, das in ventraler Ansicht kreisförmig oder oval aussieht. Seine dorsale Wand geht in seiner mittlern Region direkt in die Halsregionwand über; seitlich und ventralwärts ist das Schild durch tiefere Einschnürung vom Rumpf gesondert und erstreckt sich bis über die Mundöffnung.

An der ventralen Fläche kann man am Kopfschild leicht 2 Partien erkennen: eine hintere, kleinere, die die Mundöffnung und die ventrale Wand der Halsregion umfaßt (*hP* der Figg. <sup>2)</sup>), und eine vordere, größere, die die übrige Partie des Kopfschildes bildet (*Ks* Fig. 4 u. 5, Taf. 38). An der Grenze zwischen beiden ist ein quer durch die Breite des Schildes verlaufender halbkreisförmiger, ventralwärts gebogener Pigmentstreif (*pstr* Fig. 4, Taf. 42; Fig. 10 u. 11, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 48) vorhanden.

Gegen dessen beide Enden zeigen die Ränder des Kopfschildes schwache Einstülpungen ihrer Oberfläche (*Vt* Fig. 5, Taf. 38). Dieser Pigmentstreif wurde von M'INTOSH zuerst als Mundspalte des Tiers betrachtet. Er besteht aus einem Aggregat sehr dicht nebeneinander liegender Pigmentflecke und erstreckt sich durch die gesamte Dicke der Kopfschildwand bis zum Peritonealepithel seines

1) *Ks* Fig. 4, 5, Taf. 38; Fig. 1—6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 41; Fig. 1, 2, Taf. 42; Fig. 8—11, Taf. 46; Fig. 1, 2, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48.

2) *hP* Fig. 4, 5, Taf. 38; Fig. 3, 4, 6, 7, Taf. 42; Fig. 10, 11, Taf. 46.



Cöloms. Die hintere Partie des Kopfschildes biegt sich bei den meisten Tieren nach vorn und liegt teilweise über der vordern Partie, sodaß man an Totalpräparaten solcher Tiere die Mundspalte beobachten kann. In der vordern Partie liegt in der Ventralwand ein Aggregat von Drüsenzellen (*Dp* der Figg. <sup>1)</sup>). Diese sind feine, stabförmige Zellen, die quer und fast durch die ganze Breite der Kopfschildwand verlaufen. Die Zellen sehen im Querschnitt polygonal aus. Ihre Kerne liegen in der Mitte und sind oval und blasenförmig; das Protoplasma ist körnig und sehr stark färbbar. Diese Drüsenpartie des Kopfschildes hat keine scharfe Grenze gegen die Ränder des Kopfschildes. Die Drüsenzellen liegen gegen die Peripherie des Aggregats nicht in einer ununterbrochenen Schicht, sondern unregelmäßig zwischen den Epithelzellen der Kopfschildwände zerstreut.

Im Querschnitt ist die distale Spitze des Kopfschildes sehr stark dorsoventral abgeplattet (*Ks* Fig. 1, Taf. 39). Die dorsale Wand ist dünn, die ventrale doppelt so dick. Bald aber, auf den nächsten durch die mittlere Partie des Kopfschildes geführten Schnitten, erkennt man eine mediane Verdickung der dorsalen Kopfschildwand (*vdN* Fig. 2, Taf. 39), die wie eine Längskante aussieht und sich bis zur Halsregion verfolgen läßt (*Vd* Fig. 5, 6, Taf. 39; Fig. 1, 2, Taf. 40); sie ist teilweise auch auf der dorsalen Wand der Halsregion erkennbar. In dieser Längskante verläuft der vordere dorsale Nerv des Tiers. Auf Schnitten, wo diese Verdickung erkennbar ist, sind die übrigen Partien der dorsalen Kopfschildwand dünn und bestehen aus sehr niedrigem Epithel, bei den meisten Tieren mit einschichtig angeordneten Kernen (*dKsw* Fig. 3—6, Taf. 39; Fig. 2, Taf. 41). An den übrigen Stellen des Kopfschildes, abgesehen von der Drüsenpartie, bestehen die Wände aus hohen Epithelzellen mit mehrschichtig angeordneten Kernen (*Ksr* Fig. 1, Taf. 40).

Die Ränder des Kopfschildes sind an dessen beiden Seiten stets schwach angeschwollen und etwas nach hinten gebogen (*Ksr* Fig. 3, 4, Taf. 39). An der hintern Partie sieht man die dorsale, d. h. gegen die Mundspalte gewendete Wand, sehr dünn (*dKsw* Fig. 1, Taf. 42); die ventrale dagegen (*Ks*) ist bedeutend dicker.

Auf Längsschnitten erscheint die Vorderspitze des Kopfschildes schwach angeschwollen und abgerundet (*Ks* Fig. 11, Taf. 46). Die

---

1) *Dp* Fig. 4—6, Taf. 39; Fig. 1—4, Taf. 40; Fig. 2, Taf. 41; Fig. 11, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 48.

Drüsenpartie bildet eine schwache Wölbung oder Verdickung der ventralen Wand nach außen.

Das Cölom des Kopfschildes (*Ksc* Fig. 11, Taf. 46 etc.) ist am breitesten in der mittlern Partie; es setzt sich in die hintere Partie nur teilweise fort: an den Querschnitten erscheint es dort als ein enger Spaltraum zwischen den beiden Wänden. Die Herzblase füllt eine Partie des Raums des Cöloms aus (*Hbl*).

In den tiefern Schichten des Epithels, besonders aber an dessen dickern Stellen hinter den Zellen der Drüsenpartie ist immer ein subepithelialer Nervenzellenplexus erkennbar.

Zwischen den proximalen innern Enden der Drüsenzellen und dem Peritonealepithel des Kopfschildcöloms ist eine ziemlich breite Schicht erkennbar. Bei schwachen Vergrößerungen sieht diese Schicht fein punktiert oder gestrichelt aus; bei stärkern läßt sich hier eine ununterbrochene Schicht von Nervenfasern erkennen (*Nzp* Fig. 1, 2, 3, Taf. 40; Fig. 2, Taf. 41; Fig. 5, Taf. 45; Fig. 11, Taf. 46). Deren Breite ist an einigen Tieren sehr bedeutend. An den dünnen Stellen der dorsalen Kopfschildwand läßt sich ein solcher Nervenzellenplexus nicht bemerken.

## VI. Leibeshöhle.

### 1. Cölom des Kopfschildes.

Das unpaarige Cölom des Kopfschildes (*Ksc* der Figg.<sup>1)</sup>), das einen Spaltraum zwischen den beiden Kopfschildwänden und dem 1. Querseptum des Körpers darstellt, wird durch starke Entwicklung der Muskelfibrillen charakterisiert. Diese gehen von der ventralen Partie des 1. Querseptums als 2 seitliche Büschel aus (*KsM* Fig. 6, Taf. 39; Fig. 1—4, Taf. 40; Fig. 1, 2, Taf. 41), verlaufen parallel der Notochorda von hinten ventral nach vorn dorsal fächerförmig durch das ganze Cölom und heften sich an der innern Fläche seiner Ventralwand an. Diese Muskelfibrillen stellen die Bewegungsmuskulatur des Kopfschildes dar. Abgesehen von ihnen wandern die Zellen des Peritonealepithels oft auch in den Cölomraum ein oder bilden Fortsätze darin (*Pep* Fig. 2, Taf. 40). An den engen Stellen des Cöloms, besonders in seiner hintern Partie, tritt fast vollständige

1) *Ksc* Fig. 1—6, Taf. 39; Fig. 1—4, Taf. 40; Fig. 1—4, Taf. 41; Fig. 1, Taf. 42; Fig. 4—7 u. 10, Taf. 44; Fig. 4—6, Taf. 45; Fig. 8 bis 11, Taf. 46; Fig. 2, 5, 6, 13, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48.

Ausfüllung des Cölomraums mit Peritonealepithelzellen ein (*Pep* Fig. 1, Taf. 40). Um das ventrale Blutgefäß und den Sinus (s. unten) verwandeln sie sich in eine Schicht besonderer Spindelzellen, die senkrecht zur Gefäßwand verlaufen und in ihren frei voneinander im Cölomraum liegenden Endanschwellungen ihre Kerne haben (*szs* Fig. 3, Taf. 40; Fig. 1, 2, Taf. 41; Fig. 7, 10, Taf. 44; Fig. 5, 6, Taf. 45). Die Umrisse der Zellen sind stets undeutlich.

An einigen Stellen kann man eine ziemlich scharf entwickelte Basalmembran erkennen (*Bm* Fig. 2, Taf. 40), die jedoch im Gegensatz zu der im Halsregioncölom gar keine oder nur sehr schwache Runzelung zeigt.

## 2. Cölom der Halsregion.

Das Cölom der Halsregion (Fig. 4, Taf. 47 und *Hc* der Figg.<sup>1)</sup>) ist paarig und umfaßt vollständig die vordere Partie des Ösophagus, sodaß man darin ein dorsales stark entwickeltes Medianseptum und ein dünnes ventrales Mesenterium in der Unterlippe erkennen kann.

Das dorsale Medianseptum (*d. Msp* Fig. 4, Taf. 40; Fig. 1, Taf. 41; Fig. 10, Taf. 44; Fig. 5, 6, Taf. 45, Fig. 13 und *d. Mes* Fig. 11, Taf. 46; Fig. 2, 4, 7, Taf. 47) heftet sich ventralwärts und vorn an die dorsale Wand der Notochorda, hinten an den dorsalen Blindfortsatz des Ösophagus (*dBf* Fig. 1—4, Taf. 41; Fig. 5, 6, Taf. 45; Fig. 10, 11, Taf. 46) und dorsalwärts an die dorsale Halsregionwand längs des Cerebralganglions und des vordern dorsalen Nerven an. Dieses Septum ist außerordentlich stark gebogen, sodaß es im Längsschnitt wie ein dickes wellenförmiges Band erscheint (z. B. *d. Msp* Fig. 10, Taf. 44). Die Entwicklung der Muskelemente im Medianseptum ist sehr stark. In diesem Septum verläuft das dorsale Blutgefäß, das als ein breiter Zwischenraum darin leicht erkennbar ist (*dg* Fig. 2, 3, Taf. 40; Fig. 6, 7, Taf. 44; Fig. 11, Taf. 46; Fig. 7, Taf. 47). In das Kopfschildcölom entsendet das Halsregioncölom 2 Fortsetzungen, die als 2 in der dorsalen Partie des Kopfschildcöloms liegende Blindtaschen mit sehr stark gefalteten Wänden erscheinen (*rvHcb*

1) *Hc* oder *rHc* u. *lHc* Fig. 5, 6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40; Fig. 2—4, Taf. 41; Fig. 6, 7, Taf. 42; Fig. 1—4, Taf. 43; Fig. 5—8 u. 10, Taf. 44; Fig. 1 u. 4—6, Taf. 45; Fig. 8, 9, 13, Taf. 46; Fig. 1—7, Taf. 47; Fig. 1—4, 6, 7, Taf. 48.

Fig. 8, Taf. 46; Fig. 5, 6 und *vHcb* Fig. 4, Taf. 47). Diese Blindtaschen kann man bis zur Höhe der dorsalen Kopfschildkanäle verfolgen. Auf den Querschnitten liegen ihre distalen Partien beiderseits von der vordern Partie der Herzblase, entweder ganz frei im Cölom des Kopfschildes (*rvHcb* und *lvHcb* Fig. 13, Taf. 47) oder an der dorsalen Kopfschildwand (*rvHcb* und *lvHcb* Fig. 3—5, Taf. 39). Ein schmaler Spaltraum zwischen ihnen und der Herzblase ist stets vorhanden (*R* Fig. 13, Taf. 47).

Dorsalwärts bilden die beiden Hälften des Cöloms der Halsregion Fortsetzungen in die Lophophorarme (*Lac* Fig. 4, Taf. 47 etc. der Figg.<sup>1)</sup>), die von der dorsalen Partie der Halsregion beiderseits zwischen den Seitenlippen und dem Cerebralganglion in 2 Reihen ausgehen. Über die Lage von deren Ausgangspunkten wird noch bei Betrachtung des Lophophors die Rede sein.

Die Seitenlippen, die beiderseits abgeplattete schmale Falten der Halsregion darstellen, sind hohl; sie liegen an beiden Seiten des Körpers unterhalb der letzten Lophophorarme und enthalten ebenfalls Fortsetzungen der beiden Hälften des Halsregioncöloms (*Slc* Fig. 5—7, Taf. 42; Fig. 1, 2, Taf. 43; Fig. 1, 2, 4, Taf. 47; Fig. 2, 6, 7, Taf. 48). Bis zum Schluß der Mundspalte gehen die beiden Hälften des Halsregioncöloms längs der vordersten Partie des Ösophagus, als 2 im Querschnitt kreisförmige Röhren, in die Unterlippe über (*Ul* Fig. 2, Taf. 43). wo sie, nach dem Schluß der Mundspalte, wieder miteinander in Berührung treten. Das schmale und sehr dünne ventrale Mesenterium trennt beide voneinander. Es liegt nur im Raum der Unterlippe und heftet sich dorsalwärts an das 2. Querseptum des Körpers an (*v. Msp* Fig. 2, 3, Taf. 43; Fig. 11, Taf. 46; Fig. 3, 4, Taf. 47).

Die Gesamtansicht des Halsregioncöloms im Flächenschnitt ist ringförmig und schematisch mit all seinen Fortsetzungen in die benachbarten Körperteile auf Fig. 4, Taf. 47 dargestellt.

Das 2. Querseptum (*q*<sup>2</sup> der Figg.<sup>2)</sup>) enthält dorsal den dorsalen blinden Fortsatz des Ösophagus, ventral die ventrale Partie der Ösophaguswand, an beiden Seiten die hintern Partien der Kiemenpalten und teilweise der Halsregionkanäle. Es ist, wie erwähnt, nur an wenigen Stellen erkennbar. Die Cölome des Rumpfs bilden

1) *Lac* Fig. 1—6, Taf. 39; Fig. 1, 4, Taf. 40; Fig. 3, 4, Taf. 41; Fig. 1—4 u. 9, Taf. 46; Fig. 1, 2, Taf. 47; Fig. 2, Taf. 48.

2) Siehe Anmerkung S. 563.

längs der beiden Seiten des Ösophagus 2 schmale ventrale röhrenförmige Vorsprünge oder Blindtaschen, die bis zur Höhe der Mundspalte reichen können (*v. Bdt* Fig. 2, 3, Taf. 43 und *Re*<sup>1</sup> Fig. 5, 6, 7, Taf. 42; Fig. 1, 2, Taf. 43). Sie sind vom Halsregioncölo durch die Fortsetzungen des 2. Querseptums getrennt ( $q^2$ ). An den übrigen Stellen kann man das 2. Querseptum teilweise zwischen dem dorsalen Blindfortsatz des Ösophagus (*dBf*) und den Seitenwänden der Halsregion ( $q^2$  Fig. 2, 4, Taf. 41), zwischen den Seitenwänden des Ösophagus und den Kiemenspalten oder Halsregionkanälen ( $q^2$  Fig. 7, Taf. 42; Fig. 1, Taf. 43) und zwischen dem Ösophagus und der äußern Körperwand erkennen ( $q^2$  Fig. 2, 3, Taf. 43).

Die Cöome der Halsregion unterscheiden sich von den übrigen einerseits durch eine starke Entwicklung der Peritonealepithelzellen und Muskelelemente, andererseits durch Vorhandensein besonderer blasiger Zellen in ihrem Innern. Auf den Schnitten durch die Unterlippe oder die Seitenlippen sieht man zahlreiche Zellen des Peritonealepithels, die quer durch den Cölomraum verlaufen und deren Kerne sich oft in der frei im Cölom liegenden Zellpartie befinden (*Pep*<sup>1</sup> Fig. 1, Taf. 41<sup>1</sup>). Die freiliegenden Muskelelemente sind durch ihre stärkere Färbbarkeit mit Eosin von den Verzweigungen der Peritonealzellen leicht unterscheidbar.

Unter den Peritonealepithelzellen entwickelt sich an vielen Stellen der Halsregion, hauptsächlich aber in den Seitenlippen und neben den Ausgangsstellen der Lophophorarme eine Schicht von Muskelfibrillen, die man als Hautmuskelschlauch der Halsregionwände bezeichnen kann (*HrM* Fig. 2, 3, Taf. 40; Fig. 2, Taf. 41; Fig. 5, Taf. 42; Fig. 6, 7, Taf. 44). Man kann oft auch die Bildung einer starken Basalmembran erkennen (*Bm* Fig. 5, Taf. 42).

Sehr eigentümlich sind die frei im Cölomraum schwimmenden kugligen blasenförmigen Gebilde, die massenhaft im Halsregioncölo vorhanden sind (*fz* Fig. 1, 2, Taf. 40; Fig. 1, 2, 3, Taf. 41; Fig. 5, Taf. 45). Sie treten jedoch nur im eigentlichen Cölo hervor, nicht aber in seinen Fortsetzungen in die Lophophorarme oder Seitenlippen. Sie sind stets vollständig voneinander frei und haben große Kerne; die übrige Partie ihres Körpers färbt sich sehr schwach. Man kann keine besondere Hülle an ihrer Oberfläche erkennen, die auf optischen Schnitten sehr scharf abgegrenzt scheint.

1) Auch *He* Fig. 2, Taf. 41 und *Pep* Fig. 6—7, Taf. 44 und Fig. 5—6, Taf. 45.

Diese Zellen, welche bedeutende Größe erreichen können, sind wahrscheinlich modifizierte Peritonealepithelzellen oder Amöbocyten.

Die innere Fläche der Halsregion zeigt eine sehr starke Faltung, die sich auf den Hautmuskelschlauch und die Basalmembran erstreckt, jedoch in keinerlei Übereinstimmung mit der oberflächlichen Faltung der Körperoberfläche steht (*Ft* Fig. 2, Taf. 40; Fig. 1, Taf. 41; Fig. 5, Taf. 42).

Das Cölom der Halsregion öffnet sich nach außen durch kurze Kanäle (*Hrk* Fig. 4, Taf. 47 etc.), die wir später als Excretionssystem des *Cephalodiscus* betrachten werden.

### 3. Cölom des Rumpfs.

Das paarige Cölom des Rumpfs (*Rc* der Figg.<sup>1)</sup>) ist einerseits durch den Darmkanal, besonders durch den sehr weiten Magensack, und andererseits durch die Ovarien fast gänzlich ausgefüllt. Da, wo es als Zwischenraum zwischen den erwähnten Organen erkennbar ist, erscheint es als ein von den freischwimmenden Elementen ganz freier Raum. Das Peritonealepithel des Rumpfcöloms ist, abgesehen vom Stiel, nur an wenigen Stellen stark entwickelt: um die Oviducte (*Pep* Fig. 11, Taf. 48), um das dorsale Gefäß (*Pep*<sup>1</sup> Fig. 5, Taf. 43) und in der ventralen medianen Längsfalte des Rumpfs. Diese Falte<sup>2)</sup> beginnt bald hinter der Unterlippe in der Höhe der hintern Partie des Ösophagus und wird nach hinten zu immer tiefer. Sie stellt die Ausgangsstelle des Stiels dar, der sich in der hintern Rumpfpartie vollständig vom Körper abtrennt (*St* Fig. 2 u. 3, Taf. 44). Die innere Fläche der Rumpfwand in dieser Rinne ist sehr stark gefaltet (*Ft* Fig. 9, Taf. 43; Fig. 1, Taf. 44), und die zahlreichen Körperwandfalten verlaufen schief von hinten, beiderseits von der ventralen Medianlinie des Körpers nach vorn. An den übrigen Stellen des Rumpfs ist das Peritonealepithel sehr niedrig und flach. An den Mesenterien fehlt es sogar sehr oft vollständig. Die innere Fläche der Rumpfcölomwände ist an allen übrigen Stellen auch flach.

Das Rumpfcölom wird durch ein Medianseptum, worin der Darmkanal liegt, in zwei Hälften geteilt. Man kann ein dorsales

1) *Rc* Fig. 2, 3, 5, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40; Fig. 2—4, Taf. 41; Fig. 1—7, Taf. 42; Fig. 1—9, Taf. 43; Fig. 1—3, Taf. 44; Fig. 8—9, Taf. 46; Fig. 1, 2, Taf. 47; Fig. 2, 10, 11, 14, Taf. 48.

2) *Lft* Fig. 5, Taf. 38; Fig. 8—9, Taf. 43; Fig. 1, Taf. 44.

Mesenterium (*d. Mes* der Figg.<sup>1)</sup>) erkennen, das den Enddarm trägt, und ein ventrales (*v. Mes* der Figg.<sup>2)</sup>), das sich in den Raum der medianen Falte fortsetzt. In der zwischen Ösophagus und Enddarm liegenden Partie des dorsalen Mesenterium verläuft das dorsale Blutgefäß, das näher der Ösophaguswand als der Körperwand liegt (*dg* Fig. 10, Taf. 46; Fig. 10, 11, 12, Taf. 47). Zwischen jedem Oviduct und dem dorsalen Mesenterium verlaufen noch besondere seitliche Mesenterien (*r. Ovmes* oder *l. Ovmes* Fig. 6, Taf. 39; Fig. 1, Taf. 40; Fig. 10, 11, Taf. 47). Diese sind schmale Septen, die sich schräg vom dorsalen Gefäß dorsalwärts zum Oviduct erstrecken. Nach vorn sind sie an die dorsale Rumpfwand, nach hinten an die Ovarialgefäße angeheftet. Sie bilden die Anheftungsbänder der Oviducte, und ihr Bau ist den andern Mesenterien des Rumpfcöloms vollständig gleich.

Die beiden Fortsetzungen der Rumpfcölome nach vorn, längs der ventralen Wand des Körpers zwischen Ösophaguswänden und Kiemenpalten oder Halsregionkanälen (*Rc*<sup>1</sup> und *Rc*<sup>2</sup> Fig. 5—7, Taf. 42; Fig. 1—2, Taf. 43 und *v. Bdt* Fig. 2, 3, Taf. 43), die bis zur Höhe des Mundspalts verlaufen, sind schon erwähnt worden.

## VII. Lophophor.

Der eigentliche Lophophor des *Cephalodiscus dodecalophus* MINT. (*L* Fig. 4, 5, Taf. 38) hat viel Unterschiede von dem der *Rhabdopleura* aufzuweisen. Die Lophophorarme gehen von beiden Seiten der dorsalen Partie der Halsregion oberhalb der Seitenlippen und der Halsregionporen aus. Auf den Querschnitten liegen die letzten Lophophorarme nicht tiefer als in der Höhe der Vorderspitze des Mundspalts (*La* Fig. 1—4, Taf. 42; Fig. 14, Taf. 48 etc. der Figg.<sup>3)</sup>).

Man kann einerseits 6 vordere Lophophorarme, die in einer ununterbrochnen Reihe liegen (*La*<sup>1</sup>—*La*<sup>6</sup> Fig. 4, Taf. 47), und 6 hintere

1) *d. Mes* Fig. 5, 6, Taf. 39; Fig. 2—4, Taf. 40; Fig. 3, 4, Taf. 41; Fig. 6, 7, Taf. 42; Fig. 1, 4—9, Taf. 43; Fig. 1, Taf. 44; Fig. 11, Taf. 46; Fig. 10, 11, Taf. 47; Fig. 11, Taf. 48.

2) *v. Mes* Fig. 4—9, Taf. 43; Fig. 1, 2, 3, Taf. 44; Fig. 10, 11, Taf. 46; Fig. 1, 2, Taf. 47.

3) *La* Fig. 1—6, Taf. 39; Fig. 1, 4, Taf. 40; Fig. 3, Taf. 41; Fig. 1—3, Taf. 42; Fig. 9, 15, Taf. 46; Fig. 1, 2, 4, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48.

( $La^I—La^VI$ ), deren Reihe durch das Cerebralganglion in der Medianlinie der Halsregion unterbrochen ist, erkennen, andererseits 6 rechtsseitig auf dem Körper ( $La^1—La^3$  und  $La^I—La^{III}$ ) und 6 linksseitig ( $La^4—La^6$  und  $La^{IV}—La^{VI}$ ) liegende. Diese Anordnung erscheint jedoch in der Totalansicht etwas unregelmäßiger, weil die Lophophorarme an ihrer Ausgangsstelle miteinander verwachsen sind ( $Vb$  Fig. 4, Taf. 39; Fig. 1, Taf. 47), besonders die an den Seiten des Körpers liegenden hintern Arme. Die Lage der Ausgangsstellen ist deutlich nur auf Quer- oder Flächenschnitten erkennbar.

In Fig. 1 u. 2, Taf. 39 sieht man die 6 vordern Lophophorarme ( $La^1—La^6$ ) noch frei voneinander in einer Reihe, die zwischen der dorsalen Wand des Kopfschildes und der vordern Wand des dorsalen Rumpfvorsprungs liegt. Die übrigen Arme sind nach hinten gebogen und auf den Schnitten nicht alle getroffen.

In Fig. 3, Taf. 39 sehen wir einige Arme schon miteinander an ihren seitlichen Flächen verwachsen ( $Vb$ ) in 2 beiderseits von der dorsalen Medianverdickung des Kopfschildes liegenden Reihen, doch sind ihre Cölome voneinander noch vollständig unabhängig ( $Lac^1$ ,  $Lac^2$ ,  $Lac^3$ ).

In Fig. 3 ist die Trennung der Lophophorarmcölome durch die gesamte Breite ihrer Wände hervorgerufen ( $Vb$ ), an etwas tiefer gehenden Schnitten, wie sie die Figg. 4 u. 5, Taf. 39 darstellen, nur durch Schichten der innern Basalmembran oder Muskelfibrillen ( $Bm$ ). Erst auf der Höhe des Herzens oder der Notochordaspitze kann man die Verbindungen der Lophophorarmcölome mit denen der Halsregion erkennen (*v. Hc* Fig. 6).

Die Figg. 1 u. 2, Taf. 47 stellen einige Flächenschnitte durch die vordere Körperpartie dar und zeigen die Beziehungen der Cölome der Lophophorarme ( $Lac$ ) zum Halsregioncölom ( $Hc$ ) oder zueinander sehr deutlich (s. auch  $Tc$ ,  $Lac$  u.  $Hc$  Fig. 2, Taf. 48).

Wo die Lophophorarme von der Halsregion ausgehen, tritt eine stärkere Entwicklung der Basalmembran und des Hautmuskelschlauches der Halsregion hervor. Die unregelmäßig auf der innern Fläche des Halsregioncöloms zerstreuten Muskelemente verbinden sich zu einer fast ununterbrochenen Muskelschicht, die mit der Basalmembran zusammen eine sehr starke Faltung erfährt ( $Ft$  Fig. 2, Taf. 40; Fig. 1, 2, Taf. 41). Auf den Schnitten sind immer die innern Flächen der Ausgangsstellen der Lophophorarme wellenförmig gebogen. Besonders starke Faltung bekommen die ventral gerichteten Wände der Ausgangsstellen, während sie in den eigentlichen Lophophor-



armwänden etwas abnimmt, doch läßt sich bis zur distalen Partie der Arme die schwache Biegung der Wände verfolgen (*Bm* Fig. 2, Taf. 46). Die ununterbrochene Muskelfaserschicht differenziert sich zu einem breiten auf der dorsalen Lophophorarmwand verlaufenden Muskelbände (*LaM* Fig. 3, 4, Taf. 46).

Das Peritonealepithel der Lophophorarmcölome ist auch stark entwickelt (*Pep* Fig. 2, 3, 4, Taf. 46) und bildet zahlreiche Stränge dorsoventral quer zur Cölombreite. Dagegen fehlen die erwähnten Blaszellen des Halsregioncöloms im Lophophor vollständig.

Äußerlich kann man an jedem Arm erkennen: 1. eine Dorsalwand, die im Querschnitt halbkreisförmig erscheint und ziemlich dick ist (*d. Law* Fig. 4, Taf. 46); 2. eine Ventralwand (*v. Law*), die etwas dünner als die dorsale ist und in ihrer Mitte eine schwache Depression, eine Längsrinne, hat (*Lft* Fig. 2, 3, 4, Taf. 46); 3. zwei Reihen ventral gerichteter Tentakel (*rT* und *lT*, Fig. 1, Taf. 46 und *T* Fig. 14, Taf. 48), die von den beiden Rändern der Arme ausgehen und 4. besondere Endanschwellungen (*Ean* Fig. 4, 5, Taf. 38; Fig. 14, Taf. 48).

Jeder Arm ist von der Seite schwach gegen die ventrale Körperseite gebogen. Ihr Längsschnitt sieht wie ein schwach entwickelter Halbkreis aus. Der histologische Bau der Lophophorarmwände ist dem der übrigen Halsregionwände oder der Seitenlippen vollständig gleich. Sie bestehen aus einer Schicht hoher Epithelzellen, deren Kerne mehrschichtig angeordnet sind (Fig. 1—4, Taf. 46).

Die Endanschwellungen beginnen zunächst nur mit der Verdickung der dorsalen Wand (*Ean* Fig. 2, Taf. 46), während die ventrale noch dünn bleibt (*v. Law*). Die letzten distalen Tentakel gehen von solchen Stellen der Arme mit dorsal angeschwollener Wand aus (*rT*, *lT* und *Ean* Fig. 1, Taf. 46). Oberhalb der letzten Tentakel, deren Reihen bei *Cephalodiscus* nicht ineinander übergehen, wie das bei *Rhabdopleura* der Fall ist, verdickt sich auch die ventrale Wand. Die Endanschwellungen haben im Querschnitt einen kreisförmigen Umriß mit gleich dicken Wänden. Auch das Lophophorarmcölom erweitert sich in denselben zu einer Endblase. Seine innere Fläche ist vollständig glatt, ohne innere Faltung.

Zwischen den Epithelzellen der Wände der Endanschwellung, deren Kerne (*K* Fig. 1, Taf. 46) in zahlreichen Schichten angeordnet sind, befinden sich noch sehr große eigentümliche Zellen; sie bewahren ihre Breite entweder in ihrer ganzen Länge durch die gesamte Breite der Wand (*gDz* Fig. 7a, Taf. 46), oder sie sind nur

gegen die Peripherie der Anschwellung erweitert (*gDz* Fig. 1 u. 2, Taf. 46). Gegen die innere Fläche verengen sie sich bis zum feinsten protoplasmatischen Strang, der manchmal sehr schwer von den übrigen Epithelzellen der Anschwellung zu unterscheiden ist. Sie sind stets voneinander durch die übrigen Epithelzellen getrennt (*Epz* und *Epz*<sup>1</sup>, Fig. 2, Taf. 46, auch 7a).

Ihr Protoplasma ist grobbörnig, stark färbbar und enthält besondere sehr stark färbbare, in ungefärbtem Zustand lichtbrechende Körper. Meistens treten solche Körper in Einzahl auf, doch kann ihre Zahl bedeutend sein. Durch Hämatoxylin oder besonders Thionin werden sie sehr schnell gefärbt und schon nach kurzer Einwirkung undurchsichtig. Ihre Form ist sehr verschieden und oft höchst merkwürdig (*dsb* Fig. 7a—7b). In manchen Zellen findet man ovale oder lappige Körner (*dsb* Fig. 7c); in andern sieht man längliche, stabförmige Gebilde, die dicht nebeneinander in einem Büschel längs der Zellachse liegen oder strahlenförmig von einem Zentrum divergieren (*dsb* Fig. 7b); endlich findet man auch große, polygonale Gebilde. Alle solche Körper können entweder im Protoplasma der Zellen vollständig eingeschlossen sein, oder sie liegen an der Peripherie gegen die Oberfläche der Endanschwellung (Fig. 7b), manchmal auch mit ihrer proximalen Partie außerhalb der Zellen. Trotz der eingehenden Beschreibung COLE'S (41), der in diesen Körpern verschiedene Stadien der Entwicklung von Nesselkapseln („Rhabdite cells“) sah, betrachte ich die Zellen, wie M'INTOSH, als Drüsenzellen. Der lange Aufenthalt des Tiers (seit 1876) in Alkohol könnte teilweise Krystallisation ihrer Ausscheidungsprodukte hervorgerufen haben, welche die Bildung der eigentümlichen strahligen Figuren der Zelleinschlüsse verursachte. Zwischen den bei höhern Tieren bekannten Nesselkapseln (Turbellarien) und den besprochenen Zellen bei *Cephalodiscus* kann man keine Übereinstimmung finden. Selbstverständlich haben solche Gebilde nichts mit „Facettenaugen“ zu tun, wie MASTERMAN in seinen beiden ersten Abhandlungen meinte (36, 39).

Die Kerne solcher Drüsenzellen kann man im Protoplasma nur schwer entdecken, da sie groß und blasenförmig sind und leicht mit Einschlüssen, besonders mit ovalen oder körnigen, verwechselt werden können (*K* Fig. 7b und 7d).

Die Tentakel (*rT* und *lT* Fig. 1 sowie Fig. 5 u. 6, Taf. 46; *T* der Figg.<sup>1</sup>) sind in ihrer Gesamtlänge voneinander vollständig

1) *T* Fig. 4, 5, Taf. 38; Fig. 1—6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40;

frei und stellen hohle Vorsprünge der Lophophorarmränder dar. Man kann ca. 50 Tentakel für jeden Arm — 25 für jede Reihe — unterscheiden; doch so viel ich nachweisen konnte, ist die Zahl der Tentakel nicht für alle Arme dieselbe. Die Tentakel erreichen ca.  $\frac{1}{3}$  der Gesamtlänge des Armes. Ihre Länge ist an allen Stellen der Arme fast gleich, nur die proximalen Tentakel sind etwas kürzer. Der Umriss der Tentakel in Querschnitt ist stets vollständig kreisförmig.

Die Cölome der Tentakel, die also Blindtaschen der Lophophorarmcölome darstellen (*Tc* Fig. 6, Taf. 39; Fig. 1, 2, 3, Taf. 46; Fig. 4, Taf. 47; Fig. 2, Taf. 48), verlaufen näher an dessen Ventralwand als an der Dorsalwand, so daß sie auf dem Querschnitt durch den Tentakel exzentrisch liegen (*Tc* Fig. 5, Taf. 46). Der Umriss der Tentakelcölome im Querschnitt ist oval oder dreieckig. In vielen Fällen besteht die ventrale Wand des Tentakels aus niederm Epithel mit einschichtig, die dorsale aus höherm mit mehrschichtig angeordneten Kernen.

Die Basalmembran des Lophophorarmcöloms wandelt sich in den Tentakeln in ein solides und ziemlich dickes, dorsoventral abgeplattetes Band um, das axial längs der ventralen Wand des Tentakelcöloms verläuft (Stützstab des Tentakels, *szt* Fig. 5 u. 6, Taf. 46). Bei kurzer Wirkung der Farbstoffe bleibt es ungefärbt und kann leicht für ein Gefäß des Tentakels angesehen werden, wie das MASTERMAN getan hat. Längere Behandlung mit Farbstoffen zeigt aber, daß es ein solides Gebilde ist, das aus homogener Substanz besteht. Gegen die Spitze des Tentakels wird es immer schmaler (*szt* Fig. 6). Seinen Ausgang aus der Basalmembran der Lophophorarme kann man wegen ihrer bedeutenden Feinheit selten erkennen.

Von den übrigen Bestandteilen ist die Peritonealepithelschicht des Tentakelcöloms schwach entwickelt (*Pep* Fig. 6), noch schwächer als im Lophophorarmcölom die der Muskelfibrillen.

Wie schon erwähnt, treten im Tentakelepithel, besonders an den Tentakelspitzen, Pigmentflecke auf (*p*). Eine Bewimperung der Tentakeloberfläche kann man auch sehr oft beobachten.

---

Fig. 3, Taf. 41; Fig. 1, 2, Taf. 42; Fig. 1, 2, Taf. 47; Fig. 2, 14, Taf. 48.

## VIII. Darmkanal.

## 1. Ösophagus und vacuolisierte Rinnen.

Der Ösophagus stellt bei *Cephalodiscus* ein gerunzeltes Rohr dar (*Oe* Fig. 14, Taf. 47 etc. der Figg. <sup>1)</sup>), das beiderseits schwach abgeplattet ist. Auf den Querschnitten erscheint sein Umriß in der vordern Partie gegen den Schluß der Mundspalte trapezoid (*Oe* Fig. 6—7, Taf. 42), in der hintern Partie dreieckig (*Oe* Fig. 7, 8, Taf. 43). Der Ösophagus geht von vorn ventral aus und verläuft fast in seiner ganzen Länge nahe der Ventralwand des Körpers; nur seine hintere Partie ist schwach dorsalwärts gerichtet (*Oe* Fig. 10, Taf. 46).

Die Mundöffnung stellt, wie erwähnt, eine Längsspalte dar (*Ms* Fig. 2—5, Taf. 42; Fig. 10, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48), deren Ränder an beiden Seiten schwach ausgebuchtet sind. Von diesen 2 Vertiefungen beginnen 2 innere Längsfalten in den Wänden der vordern Partie des Ösophagus, deren Zellen vollständig vacuolisiert sind, und unterscheiden sich sehr scharf von den übrigen Biegungen oder Faltungen der Ösophaguswände (vordere vacuolisierte Rinnen <sup>2)</sup>).

Die Mundspalte ist durch eine schwach entwickelte Oberlippe abgegrenzt (*Ol* Fig. 4, Taf. 41; Fig. 1, Taf. 42; Fig. 5, 6, Taf. 45; Fig. 11, Taf. 46). Diese ist eine schwache Anschwellung der Körperwand, die zwischen der hintern Partie des Kopfschildes und der Vorderspitze der Mundspalte liegt. Beiderseits von den Mundrändern verlaufen die Seitenlippen (*r. Sl*, *l. Sl* Fig. 3, 4, 5, Taf. 42), zwischen denen stets eine schmale abgeplattete Partie der Körperwand erkennbar ist (*Kw* und *Kw*<sup>1</sup> Fig. 3 u. 5, Taf. 42). Zwischen der Unterlippe (*Ul* Fig. 2, 3, 4, Taf. 43) und dem hintern Abschluß der Mundspalte bleibt auch eine flache Partie der Körperwand übrig, die ziemlich breit ist (*v. Kw* Fig. 6, 7, Taf. 42 u. Fig. 1, Taf. 43), sodaß auch die Unterlippe keine direkten Beziehungen zur Mundspalte besitzt.

---

1) *Oe* Fig. 1, 6 u. 7, Taf. 42; Fig. 1—9, Taf. 43; Fig. 9—11, Taf. 46; Fig. 1, 2, 4, 12 u. 14, Taf. 47; Fig. 2 u. 14, Taf. 48.

2) *vvR* Fig. 1—7, Taf. 42; Fig. 10 u. 11, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 47; Fig. 2, 3, 4, Taf. 48.

Die vorderste Partie des Ösophagus bildet den schon erwähnten in das 2. Querseptum des Körpers verlaufenden dorsalen medianen Blindfortsatz (*dBf* der Figg.<sup>1)</sup>, der mit der dorsalen Körperwand hinter dem Cerebralganglion in Berührung steht. Dieser Fortsatz ist ein kurzes, im Querschnitt kreisförmiges Rohr, dessen Wände denselben Bau zeigen wie die übrigen Stellen der Ösophaguswände. Vorn ist daran das dorsale Medianseptum des Halsregioncöloms, hinten das dorsale Mesenterium des Rumpfcöloms, das zwischen Ösophagus und Enddarm verläuft, angeheftet (*dBf* Fig. 11, Taf. 46). Die proximale Partie seiner vordern Wand bildet eine kleine Blindtasche (*Bdt* Fig. 4, Taf. 41; Fig. 3, Taf. 45; Fig. 10, 11, Taf. 46), von der die weiter unten beschriebene Notochorda ausgeht. Diese Stelle der Wand unterscheidet sich von den übrigen Stellen der Ösophaguswände durch die starke Entwicklung besonderer Drüsenzellen (*D* Fig. 1—3, 5, Taf. 45). Diese erscheinen als Aggregate einer körnigen, stark färbbaren Substanz, die zwischen Ösophaguswandzellen zerstreut sind. An den Querschnitten durch den Ösophagus kann man längs seiner ganzen Dorsalwand die beiden erwähnten vordern vacuolisierten Rinnen erkennen (*vvR* Fig. 5, 6, 7, Taf. 42), von denen die Kiemenspalten ausgehen. Ihre innern Ausgangsstellen liegen noch in der Höhe der vordern Partie des Ösophagus, wo seine ventrale Wand noch in direkter Berührung mit der Körperwand steht (*Kspt* Fig. 6, Taf. 42). Hinter den Kiemenspalten setzen sich die vacuolisierten Rinnen auf der dorsalen Partie des Ösophagus als hintere vacuolisierte Rinnen (*hwR* Fig. 1 bis 7, Taf. 43) fort. Man kann auf den Querschnitten des Ösophagus hinter den Ausgangsstellen der Kiemenspalten einerseits eine schmale schwach gerunzelte dorsale Ösophaguswand erkennen, die zwischen 2 sehr stark entwickelten vacuolisierten Rinnen liegt (*d. Oew* Fig. 3, 7, Taf. 43), und andererseits 2 ventralwärts angeordnete Seitenwände der ventralen Partie des Ösophagus (*r. Oew* und *l. Oew* Fig. 5 u. 7, Taf. 43). Erstere stellen den „respiratorischen Darm“, letztere den „nutritischen Darm“ des *Cephalodiscus* dar. Die beiden Rinnen verlaufen bis zur Höhe der Vorderspitze des Magens, werden schwächer und verschwinden weiterhin ohne scharfe Grenze (*hwR* Fig. 8, Taf. 43). Nach ihrem Abschluß verengert sich der Ösophagus bedeutend, wird im Querschnitt fast kreisförmig (*Oe* Fig. 9,

1) *dBf* Fig. 1—4, Taf. 41; Fig. 1, 5, 6, Taf. 45; Fig. 10, 11, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 47; Fig. 2, 14, Taf. 48.

Taf. 43) und verbindet sich bald nachher mit der vordern Partie der ventralen Magenwand (*v. Mgw*).

Histologisch unterscheiden sich die beiden vordern und die beiden hintern Rinnen sehr scharf von den übrigen Stellen der Ösophaguswände (Fig. 8, Taf. 47).

Die Vacuolisation ihrer Zellen ist sehr stark entwickelt: auf den Schnitten kann man zahlreiche in mehreren Schichten angeordnete Vacuolen erkennen (*Zr*), deren Grenzen als schmale protoplasmatische Stränge erscheinen, in deren Verbindungsstellen die Kerne (*K*) zerstreut sind. Bei starken Vergrößerungen erscheint der Inhalt der Vacuolen schwach lichtbrechend; er färbt sich gar nicht. Besonders auffallend ist die sehr scharfe Abgrenzung dieser Rinnen gegen die übrigen Ösophaguswände: die Vacuolisierung verschwindet nicht allmählich in allen Richtungen, sondern bricht sehr scharf gegen die beiden Seiten ab, sodaß die Rinnen auch bei schwächsten Vergrößerungen sehr scharf abgegrenzt sind. Die Vacuolisierung geht durch die ganze Dicke der Ösophaguswand, abgesehen von einer sehr schmalen protoplasmatischen Schicht auf der innern Fläche, die nur bei sehr starken Vergrößerungen erkennbar ist. Eine Bewimperung der innern Fläche der Rinnen ist stets sichtbar. Alle andern Falten der Ösophaguswände bestehen aus Wimperepithel, deren Kerne mehrschichtig angeordnet sind. Die Wimperung tritt an der gesamten innern Fläche des Ösophagus auf, besonders stark aber an den beiden seitlichen Wänden. Die Kerne derselben sind in mehreren Schichten längs der äußern Peripherie der Wände angeordnet (*r. Oew* Fig. 5, Taf. 43).

In den Ösophaguswänden treten auch zerstreute Pigmentflecke auf (*P*), die in den übrigen Darmpartien, die endodermalen Ursprungs sind, fehlen. Die Pigmentflecke sind auch in den vacuolisierten Rinnen vorhanden (*hwR* Fig. 5).

## 2. Kiemenspalten.

Die beiden Kiemenspalten (*Kspt* der Fig. 1<sup>1)</sup>) öffnen sich an beiden Seiten der vordersten Partie des Rumpfs hinter den Seitenlippen ventralwärts und etwas hinter den Halsregionporen. Sie beginnen auf der dorsalen Partie des Ösophagus als breite Ausstülpungen der vacuolisierten Rinnen und verlaufen nach hinten

1) *Kspt* Fig. 7, Taf. 42 und Fig. 4 u. 5, Taf. 39; auch Fig. 1, Taf. 43; Fig. 8—11, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 47 und Fig. 14, Taf. 48.

ventralwärts, wo sie sich in länglichen, nach hinten gerichteten Spalten öffnen. Man kann sie als offene Rinnen der Körperoberfläche noch ca.  $15\ \mu$  weit nach hinten verfolgen (*r. Lft*, *l. Lft* Fig. 2, 3, Taf. 43). Die proximale Partie der Kiemenspalten befindet sich zwischen dem Rumpfcöloin und deren ventraler vordern Fortsetzung; die Ausgangsstelle der Kiemenspalten liegt hinter dem 2. Querseptum des Körpers (*Kspt* Fig. 5 u. 6, Taf. 42).

Auf den Schnitten sehen die Kiemenspalten wie kurze Röhren aus, deren Breite gegen die Körperoberfläche etwas abnimmt. Auf den Querschnitten hat ihre proximale Partie ein längliches, ovales Lumen, die distale ein schmales kreisförmiges. Auf den Längsschnitten erscheint die ventrale Wand der Kiemenspalten (*vP* Fig. 7, Taf. 42) doppelt so dünn wie die dorsale und hat in ihrer ganzen Länge dieselbe Dicke. Die Kerne dieser Zellen sind entweder einschichtig oder nur in sehr wenigen Schichten angeordnet. Die dicke dorsale Wand der Kiemenspalten mit mehrschichtig angeordneten Kernen dagegen wird distalwärts bedeutend dünner, und vor der äußern Öffnung wird ihre Dicke der der ventralen Wand gleich.

An der dorsalen Wand kann man eine Längsfalte erkennen, die in der Mitte der Kiemenspaltenlänge als eine dorsale in das Rumpfcöloin gerichtete Blindtasche oder ein Kiemenspaltenanhang erscheint (*Lft* Fig. 5, 6, 7, Taf. 42). Gegen die Oberfläche des Körpers zwischen diesem Anhang und der Körperwand liegt die hintere Partie der Wand des Halsregionkanals (*Hrk* Fig. 5 u. *Hrw* Fig. 6, Taf. 42). Der histologische Bau der Wände der Kiemenspalten ist überall vollständig dem der vacuolisierten Rinnen des Ösophagus gleich: sie bestehen aus stark vacuolisierten Zellen, und ihr innerer Raum ist stark bewimpert. Sie sind also nichts anderes als die zum Durchbruch nach außen gekommenen seitlichen Blindtaschen jener Rinnen.

Man kann sich sehr leicht den Übergang von den offenen Kiemenspalten der *Rhabdopleura* zu den echten Kiemenspalten vorstellen.

Bei *Cephalodiscus* sind die vordern vacuolisierten Rinnen den Kiemenspalten der *Rhabdopleura* vollständig homolog.

## 3. Notochorda.

Die Notochorda (*Nt* Fig. 5, 6, Taf. 45; Fig. 14, Taf. 47 etc. der Figg. 1)) oder der unpaarige Vorsprung der vordern Wand des dorsalen Blindfortsatzes nach vorn in das Kopfschild stellt einen soliden, schmalen, schwach dorsalwärts gebogenen Stab dar. Sie verläuft an der Verbindungsstelle des dorsalen Medianseptums des Halsregioncöloms mit dem 1. Querseptum des Tiers, doch teilweise außerhalb des Halsregioncöloms, sodaß sich ihre ganze ventrale Partie schon im Kopfschild befindet (z. B. *Nt* Fig. 10, Taf. 44 oder der Figg. Taf. 40 u. 41); das längs der Notochorda verlaufende ventrale Gefäß trennt jedoch ihre ventrale Fläche von dem Peritonealepithel des Kopfschildcöloms in ihrer Gesamtlänge (*Ksg* der Figg., z. B. Fig. 7, Taf. 44).

Die Notochorda geht bis zur Dorsalwand der hintern Partie des Kopfschildes, wo sie schwach nach hinten gebogen scheint; doch ist stets eine schmale Partie des 1. Querseptums des Körpers zwischen der dorsalen Körperwand und der Notochordaspitze vorhanden (*q*<sup>1</sup> Fig. 6, Taf. 46). Die gesamte distale Partie der Notochorda liegt der Herzblase und dem Herzen gegenüber. Die Ausgangsstelle der Notochorda, wo um die kurze Blindtasche (*Bdt* Fig. 3, Taf. 45) der Wand des Ösophagusfortsatzes das Aggregat von Drüsenzellen (*D*) vorhanden ist, ist schon erwähnt worden.

Auf den Querschnitten sind die Umrisse der Notochorda vollständig kreisrund (z. B. *Nt* an den Figg. der Taf. 40).

Sein histologischer Bau unterscheidet sich vollständig von den übrigen Stellen der Darmwände.

Auf den Schnitten sieht man in der Achse der Notochorda von *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. eine Reihe besonderer „Zentralkörper“ (*CK* Fig. 6, 7, 8, 10, 11, Taf. 44; Fig. 5 u. 6, Taf. 45), im ganzen 6, die eine sehr eigentümliche Form haben und vollständig voneinander unabhängig sind. Die 3 in der distalen Partie der Notochorda liegenden erscheinen auf Längsschnitten durch die Notochorda als ovale Gebilde (z. B. *CK*<sup>3</sup> Fig. 6, Taf. 45); der 4., der in der Mitte der Notochordalänge liegt, ist dorsoventral ab-

---

1) *Nt* Fig. 6, Taf. 39; Fig. 1—4, Taf. 40; Fig. 1—3, Taf. 41; Fig. 5—10, Taf. 44; Fig. 1, 4, 5, 6, Taf. 45; Fig. 10, 11, Taf. 46; Fig. 5—7, 14, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48.



geplattet ( $CK^4$ ); der 5., der die größte Partie des proximalen Teils der Notochorda umfaßt, sieht wie ein langer Stab aus, der an beiden Enden, besonders am distalen, stark angeschwollen ist ( $CK^5$  Fig. 5, Taf. 45). Endlich vor dem Übergang der Notochorda in die Ösophaguswand liegt noch ein sehr großer Körper von kugliger Gestalt ( $CK^6$ ).

Die Notochorda erscheint fast auf allen Schnitten gleich breit, zeigt jedoch an der Stelle zwischen dieser letztern und dem stabförmigen Körper eine schwache Verengung ( $Vg$  Fig. 5).

Die Zentralkörper färben sich ziemlich stark mit Farbstoffen, zeigen stets einen körnigen Inhalt, eine innere Punktierung oder Streifung und sind an ihren Rändern auf optischen Schnitten sehr deutlich abgegrenzt ( $CK$  Fig. 11, Taf. 44). Das Vorhandensein einer besondern Hülle konnte ich indes nicht mit Sicherheit feststellen. Ihre Oberfläche ist von den übrigen Zellen der Notochorda durch schmale, aber stets erkennbare Zwischenräume getrennt ( $Zr$  Fig. 8 u. 11, Taf. 44). In ungefärbtem Zustand erscheinen diese als durchsichtige, schwach lichtbrechende Gebilde.

Da die Kerne der peripherischen Zellenpartie der Notochorda in Kreisen um die erwähnten Zentralkörper angeordnet sind ( $K$  Fig. 8, 10, Taf. 44), scheint zuerst die Meinung MASTERMAN'S, daß wir es hier mit einer Drüse zu tun haben („subneural gland“) am wahrscheinlichsten. Doch Thionin, das alle übrigen Drüsenzellen des Körpers von *Cephalodiscus* sehr stark färbt, bleibt bei diesen Zentralkörpern auch nach sehr langer Behandlung ganz ohne Wirkung.

Die Erklärung für den Ursprung dieser Körper geben die weiteren Entwicklungsstadien der Knospen: die Zentralkörper sind die Reste des an den Knospen gut entwickelten Axialkanals der Notochordanlagen, der später in eine Reihe geschlossener, voneinander durch die übrigen Zellen der Notochorda getrennter Bläschen zerfällt. Der körnige Inhalt stellt also wahrscheinlich die Reste der Bewimperung und der Cuticula des Axialkanals dar. Die genauere Untersuchung der Verbindungsstelle der Notochorda mit der Ösophaguswand bestätigt die Befunde der Knospenstudien vollständig. In der vordern Wand des dorsalen Blindfortsatzes des Ösophagus zwischen den Basis der Notochorda und der Blindtasche der Wand sind noch 2 solche „Zentralkörper“ erkennbar ( $CK^1$  Fig. 1 und  $CK^2$  Fig. 1, 2, Taf. 45), die zwischen dem letzten großen kugligen Zentralkörper der Notochorda ( $CK^6$  Fig. 1) und der Spitze der Blindtasche liegen

(*Bdt* Fig. 3). Sie sind von Epithelzellen der Ösophaguswand (*Eps*) und den hier zerstreuten Drüsenzellen (*D*) durch schmale Zwischenräume (*Zr* Fig. 1 u. 2) getrennt und mit den in der Notochorda liegenden vollständig identisch. In Fig. 1—3, Taf. 45 ist eine Serie von Schnitten durch diese Ausgangsstelle wiedergegeben, die etwas schief getroffen sind, sodaß in Fig. 1 z. B. die proximale Partie der Notochorda 2mal getroffen ist (*Nt*, *Nt*<sup>1</sup>). Die Blindtasche des Ösophagus ist (*Bdt*) also die noch erhaltene Partie des Axialkanals der Knospen.

Die peripherische Partie der Notochorda besteht in ihrer distalen Hälfte aus einer Schicht vacuolisierter Zellen. Man kann darin große Vacuolen erkennen, die durch schmale protoplasmatische Stränge voneinander getrennt sind (*Zr* Fig. 8, 9, Taf. 44; *Zr*<sup>1</sup> Fig. 6, Taf. 45); in denselben sind die Kerne (*K*) der Zellen zerstreut, die, wie auf den Querschnitten so auch auf den Längsschnitten, gewöhnlich regelmäßig um die Zentralkörper in einer Schicht angeordnet sind. Die Zwischenräume zwischen ihnen erscheinen als eine Schicht derselben Zellen, wo die Kerne in mehrere Schichten auftreten können (Fig. 9, Taf. 44).

Die Vacuolisierung der Notochorda geht von vorn nach hinten und ist in der proximalen Partie noch wenig entwickelt. Die Zellen darin bewahren meistens ihren protoplasmatischen Inhalt und enthalten nur teilweise unregelmäßig zerstreute Vacuolen. Solche Zellen sehen wie große, kubische Epithelzellen aus, die oft ihre Grenzen erkennen lassen.

Eine besondere Hülle der Notochorda (*Nth* Fig. 7, 9, Taf. 44) ist oft zu erkennen. Man kann sie nach längerer Färbung als eine dünne Basalmembran unterscheiden, die am stärksten den Gefäßen gegenüber entwickelt ist.

#### 4. Magen und Enddarm.

Der weite sackförmige Magen (*Mg* der Figg.<sup>1</sup>) füllt fast die gesamte hintere Partie des Rumpfs aus. Auf den Querschnitten durch den Rumpf tritt seine Vorderpartie hinter den Ovarien, zwischen der hintern Hälfte des Ösophagus und dem Enddarm hervor, der von ihm stark abgeplattet ist. Man kann also eine vordere, über dem Ösophagus liegende Magenpartie (*vP* Fig. 14, Taf. 47, auch

1) *Mg* Fig. 7, 8, 9, Taf. 43; Fig. 1—3, Taf. 44; Fig. 9, 10, Taf. 46; Fig. 12, 14, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48.

*Mgw* Fig. 4, 5, 6 und *Mg* Fig. 7, 8, 9, Taf. 43) von dem übrigen hintern oder eigentlichen Magen unterscheiden.

Die Verbindung des Ösophagus mit dem Magen tritt, wie erwähnt, in der vordern Partie der ventralen Magenwand auf. Die Wände des Magens bestehen aus einer Schicht sehr hoher Cylinder-epithelzellen, die ungefähr doppelt so hoch ist wie die der Wände des Ösophagus. Sie unterscheiden sich von jenen auch durch das Vorhandensein großer blasenförmiger Kerne, die gegen die äußere Peripherie der Magen- und Oesophaguszellen liegen und in einer Schicht angeordnet sind. Äußerlich ist der Magen glatt oder nur wenig gefaltet. Die Bildung innerer Falten, die gewöhnlich nur durch die ungleiche Höhe der Magen- und Oesophaguszellen hervorgerufen sind, tritt auch nicht so stark wie im Ösophagus hervor. Die Bewimperung des Magens ist schwächer entwickelt als die des Ösophagus: die Wimpern der Magen- und Oesophaguszellen sind viel kürzer und unbedeutender.

Die ganze hintere Partie des Magens tritt dorsalwärts in direkte Berührung mit dem Mittel- und Enddarm; mit der ventralen Körperwand dagegen steht er in keiner Berührung. Das ventrale Mesenterium des Rumpfcöloms (*v. Mes* Fig. 1—3, Taf. 44) kann man bis zum hintersten Körperende verfolgen.

Der Mitteldarm (*Md* Fig. 14, Taf. 47 u. 48) geht von der ventralen Wand der hintern Magenpartie und als ein breites oder sehr stark von der dorsalen Magenwand und der hintern Körperwand dorsoventral abgeplattetes Rohr in die aufsteigende Darm- schlinge über, die den Enddarm darstellt (*Ed* Fig. 14, Taf. 47 etc.<sup>1)</sup>). Es besteht keine erkennbare Grenze zwischen Mittel- und Enddarm.

Der Enddarm trennt sich sehr früh von der dorsalen Körperwand ab und bleibt in der größten Partie seiner Länge mit ihr nur durch ein sehr schmales dorsales Mesenterium verbunden (*d. Mes* der Figg.<sup>2)</sup>). Er ist im Querschnitt nur in seiner distalen Partie vor dem After oberhalb der Ovarien kreisrund (*A* Fig. 1, Taf. 39), sonst ist er dorsoventral sehr stark abgeplattet, proximalwärts durch die Magenwand, distalwärts durch die stark angeschwollenen Ovarien (z. B. *Ed* der Figg. Taf. 41—43).

1) *Ed* Fig. 2—6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40; Fig. 3 u. 4, Taf. 41; Fig. 1—4, 6 u. 7, Taf. 42; Fig. 1—9, Taf. 43; Fig. 1—2, Taf. 44; Fig. 15, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48.

2) *d. Mes* Fig. 5 u. 6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40; Fig. 3, Taf. 41 etc.

Die Wände des Mittel- und des Enddarms bestehen aus sehr niedrigen Cylinderepithelzellen, deren blasige Kerne auf den Schnitten stets in einer Reihe angeordnet sind. Sie sind ungefähr halb so dick wie die des Ösophagus und lassen, abgesehen von der Abplattung, keine andern sekundären Falten erkennen.

### IX. Das Nervensystem.

Das Nervensystem von *Cephalodiscus* (Fig. 14 u. 15, Taf. 46) liegt ausschließlich in dem Epithel des Körpers. Abgesehen von dem Cerebralganglion und dem peripherischen Nervensystem kann man an vielen Stellen des Körpers, hauptsächlich an der ventralen Kopfschildwand<sup>1)</sup>, den Seitenlippen (*Nzp* Fig. 5, Taf. 42 und *Nzp*<sup>2</sup> Fig. 15, Taf. 46), teilweise den Lophophorarmen (*Nzp* Fig. 3 und *Nzp*<sup>4</sup> Fig. 15, Taf. 46) und den Stielwänden (*Nzp* Fig. 12, Taf. 48 und *Nzp*<sup>3</sup> Fig. 14 u. 15, Taf. 46) noch einen subepithelialen Nervenzellenplexus erkennen. Dieser liegt gegen die innere Fläche der Körperwand auf der Basalmembran der Cölome und unterscheidet sich auf den Schnitten von den darauf liegenden äußern Epithelzellen leicht durch seine feine Streifung oder Punktierung.

Das übrige Nervensystem besteht aus:

A) Dem Cerebralganglion (Fig. 13, Taf. 46 und *Cgl* der Figuren<sup>2)</sup>), das in der medianen Verdickung der dorsalen Halsregionwand tief im Körperwandepithel auf der Basalmembran liegt. Von oben erscheint es als eine ovale Linse, die sich nach beiden Richtungen ohne scharfe Grenzen in die vordern und hintern Nervenstränge fortsetzt. Seine Seitenränder sind auch nicht sehr scharf abgegrenzt und stehen in Verbindung mit dem subepithelialen Nervenplexus der Halsregionwände. Es fehlt also eine besondere Umhüllung oder eine Grenzschicht des Cerebralganglions vollständig. Wie die Schnitte zeigen, hat es in seiner Längsachse eine erhebliche mediane Depression seiner äußern Oberfläche (*Vt* Fig. 13, Taf. 46). Es sieht auf dem Querschnitt halbkreisförmig aus (*Cgl* Fig. 11, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 48), während auf den Flächenschnitten seine äußere Partie als ein geschlossener Kreis von Nervenfasern (*Cgl*

1) *Nxp* Fig. 1—3, Taf. 40; Fig. 2 u. 3, Taf. 41; Fig. 5, Taf. 45; Fig. 11, Taf. 46; *Nzp*<sup>1</sup> Fig. 15, Taf. 46.

2) *Cgl* Fig. 3, 4, Taf. 40; Fig. 5, Taf. 45; Fig. 14, 15, auch 11, Taf. 46; Fig. 14, Taf. 48.

Fig. 3, Taf. 40) um die zentral liegenden Epithelzellen (*Epz*) erscheint.

Histologisch besteht das Cerebralganglion aus 2 Zellschichten: aus einer Schicht von Nervenfasern — Faserschicht (*Fs* Fig. 13, Taf. 46) — und aus der innern Ganglienzellschicht (*gls*), die die innere Fläche der Depression bildet. Man kann diese also als eine Invagination der Ganglienschicht in die tiefere Partie der Faserschicht bezeichnen.

Die Ganglienzellen haben das Aussehen sehr großer bipolarer Nervenzellen mit großen bläschenförmigen Kernen, die senkrecht zu den beiden Seiten der Depression angeordnet sind. Die durch Maceration des Cerebralganglions isolierten Ganglienzellen sind in Fig. 16, Taf. 46 (*Gz*) wiedergegeben.

B) Das peripherische Nervensystem besteht aus einer Anzahl von Nerven, die als Aggregat von Nervenfasern erscheinen und keine Ganglienzellen enthalten.

1. Der vordere Dorsalnerv<sup>1)</sup> ist die direkte Fortsetzung der Faserschicht des Cerebralganglions nach vorn; er verläuft in der dorsalen medianen Verdickung der Kopfschildwand und zerfließt in deren distale Hälften ohne scharfe Grenze in den subepithelialen Nervenplexus (*Nzp* Fig. 2, Taf. 39).

2. Der hintere Dorsalnerv<sup>2)</sup> ist die direkte Fortsetzung des Cerebralganglions nach hinten; seine Breite nimmt im Gegensatz zum vordern sehr schnell ab, sodaß er weiterhin bis zur Afteröffnung in der vordern Wand des dorsalen Rumpfvorsprungs als ein schmaler Nervenstrang nur schwer erkennbar ist.

3. Die beiden Lateralnerven<sup>3)</sup> sind Fortsetzungen der Faserschicht der Cerebralganglions nach beiden Seiten des Körpers. Sie verlaufen dorsalwärts von den Lophophorarmen, den Halsregionporen und den Kiemenspalten. Hinter den Kiemenspalten sehen sie wie röhrenförmige, gut abgegrenzte Stränge aus (*rLn*, *lLn* der Fig. Taf. 42) und vereinigen sich hinter der Unterlippe zu einem

1) *vdN* Fig. 2, 3, 4, 5, 6, Taf. 39; Fig. 1, 2, Taf. 40; Fig. 5, Taf. 45; Fig. 11, 15, Taf. 46; Fig. 13, Taf. 47.

2) *hdN* Fig. 5, Taf. 45; Fig. 11, 15, Taf. 46.

3) *rLn*, *lLn* Fig. 2, 3, Taf. 41; Fig. 1—7, Taf. 42; Fig. 4, Taf. 43; Fig. 14, 15, Taf. 45; auch *lLn* Fig. 3 u. 4, Taf. 48.

4. medianen Ventralnerven des Rumpfs.<sup>1)</sup> Dieser Nerv geht längs der medianen Ventralfalte des Rumpfs als sehr breite und dünne Faserschicht direkt in den Stiel über, wo er als Stielnerv bis in dessen Spitze verläuft.<sup>2)</sup>

5. Die Lophophornnerven (*Lan* Fig. 4, 15, Taf. 46) sind direkte Fortsetzungen der Ränder des Cerebralganglions für die vordern (*Lan* Fig. 3, 4, Taf. 40) oder der Lateralnerven für die hintern Lophophorarme (*Lan* Fig. 1, 2, Taf. 40). In jedem Arm kann man vom subepithelialen Nervenplexus (*Nzp* Fig. 3, Taf. 46) einen breiten dorsalen Lophophorarmnerv (*dLan*) und 2 seitliche ventrale erkennen (*r. vLan*, *l. vLan*), die wahrscheinlich die Tentakel innervieren. Alle diese Lophophorarmnerven sind jedoch schwer von den Epithelzellen und dem Nervenplexus zu unterscheiden. Den 2. Lateralnerv, der dorsal von dem 1. liegen muß, den MASTERMAN beschrieben hat (36, 39) und der sich in die seitlichen Stielnerven fortsetzt, habe ich nicht entdecken können.

Besondere Sinnesorgane fehlen bei *Cephalodiscus* vollständig.

## X. Gefäßsystem.

Das Gefäßsystem ist bei *Cephalodiscus* (Fig. 12, Taf. 47) viel stärker entwickelt als bei *Rhabdopleura*. Es besteht aus der Herzblase, dem Herzen und einem abgeschlossenen System der miteinander kommunizierenden Gefäße und Sinus.

a) Die Herzblase (*Hbl* der Figuren<sup>3)</sup>) liegt median im Kopfschildcöloem als ein länglicher Sack zwischen dem 1. Querseptum des Körpers und der Vorderspitze der Notochorda einerseits und den dorsalen Kopfschildkanälen andererseits. Ihre ventralen und seitlichen Wände, die den übrigen Septen des Körpers ähneln und sehr dünn sind, liegen frei im Kopfschildcöloem. Ihre hintere Wand ist entweder in die Herzwand umgewandelt oder mit dem 1. Querseptum des Körpers verwachsen. Ihre dorsale Wand liegt distalwärts sehr nahe an der Kopfschildwand und ist proximalwärts mit

1) *vN* Fig. 5, 6, 7, Taf. 43; Fig. 1, Taf. 44; Fig. 14, 15, Taf. 46.

2) *Stn* Fig. 2, Taf. 44; Fig. 14, Taf. 46. *Stn*<sup>1</sup>, *Stn*<sup>2</sup> Fig. 3, Taf. 44; Fig. 15, Taf. 46; Fig. 12, Taf. 48.

3) *Hbl* Fig. 4—6, Taf. 39; Fig. 1, Taf. 40; Fig. 4, 5, 6, Taf. 44; Fig. 4, 5, 6, Taf. 45; Fig. 10, 11, Taf. 46; Fig. 5, 6, 12, 13, Taf. 47; Fig. 14, Taf. 48.

dieser verwachsen, sodaß die Körperwand auch die dorsale Wand der Herzblase bildet (*dKw* Fig. 4, Taf. 45).

Auf den Querschnitten erscheint sie als ein kreisförmiges Gebilde (Fig. 4 Taf. 44); in Fig. 4, Taf. 45 ist ein medianer Längsschnitt durch die ganze Herzblase abgebildet. Ihre hinterste Partie setzt sich nach hinten über die distale Partie der Notochorda (*hP*) und die vordere Partie des ventralen Gefäßes fort: auf den Querschnitten sieht sie halbkreisförmig oder hufeisenförmig aus (*Hbl* Fig. 5 u. 6, Taf. 44).

Eine sehr tiefe, fast  $\frac{3}{4}$  ihrer Gesamtlänge umfassende Einstülpung ihrer der Notochordaspitze gegenüberliegenden hintern Wand füllt ihren innern Raum aus und bildet das Herz des *Cephalodiscus* (*H* Fig. 4, Taf. 45).

Die frei im Kopfschildcöлом liegenden Wände der Herzblase sind mit Peritonealepithel bedeckt und bilden keine oder nur schwache Falten. Innerlich sind all ihre Wände ebenfalls mit Peritonealepithel bekleidet (*Pep* Fig. 4, Taf. 44; Fig. 4, Taf. 45). Die Herzblase ist vollständig geschlossen: ihr innerer Raum kommuniziert weder mit einer andern Körperhöhle noch mit der Außenwelt. Um die Herzwände, die sehr stark gefaltet und muskulös sind (*Ft*), verwandelt sich das Peritonealepithel der Herzblase in eine Schicht spindelförmiger Zellen, die im Vergleich mit andern Zellen des Peritonealepithels der Herzblase sehr groß sind und große bläschenförmige Kerne haben, die in den distalen freien Partien der Zellen liegen. Diese Zellen liegen fast in ihrer Gesamtlänge frei im Herzblasenraum und unabhängig voneinander (*Szs* Fig. 4, Taf. 44 u. 45). Ähnliche Zellen erblickt man auch im Hinterteil der Herzblase an der Ausgangsstelle des ventralen Gefäßes (*Szs* Fig. 5, 6, Taf. 44).

Das Vorhandensein von Peritonealepithel im innern Raum der Herzblase deutet schon ihren cöломatischen Ursprung an, was durch das Studium der Knospen vollständig bestätigt wird: die Herzblase ist eine veränderte wahrscheinlich rechte Hälfte des ursprünglich paarigen Cöloms des Kopfschildes.

b) Das Herz (*H* der Figg. 1)) ist eine tiefe, röhrenförmige Einzülpung der hintern Herzblasenwand mit schmalen innerm Raum. Zahlreiche Falten und starke Entwicklung der Muskelfibrillen tritt

1) *H* Fig. 5, 6, Taf. 39; Fig. 4, 5, Taf. 44; Fig. 4, 5, 6, Taf. 45; Fig. 11, Taf. 46; Fig. 6, 12, Taf. 47.

in seinen Wänden hervor; auf den Schnitten erscheinen diese im Vergleich mit den übrigen Herzblasenwänden sehr dick (*M* Fig. 5, Taf. 44). Gerade gegen die distale Spitze der Notochorda spaltet sich sein Raum in zwei Gefäße, ein ventrales und ein dorsales, in die das Herz direkt übergeht.

c) Das dorsale Blutgefäß (*dg* Fig. 12, Taf. 47) erscheint zuerst als eine breite Spalte des dorsalen Medianseptums des Halsregioncöloms, als ein Septumsinus, der sich in der vordersten Partie des Medianseptums durch seine ganze Breite von der Notochorda bis zur Körperwand erstreckt (*dg* Fig. 2, 3, Taf. 40; Fig. 6, 7, Taf. 44). Seine Verbindung mit dem Herzraum ist schmal und schwer zu erkennen (*dg* Fig. 4, Taf. 45). Es liegt gerade gegen die hier schwach nach hinten gebogene Notochordaspitze (*Nt*).

Sehr bald wird das dorsale Gefäß schmaler und liegt nur in der dorsalen Partie des Medianseptums längs der Körperwand, wo es bis zum dorsalen Blindfortsatz des Ösophagus verläuft (*dg* Fig. 11, Taf. 46; Fig. 5, 7, Taf. 47). Um die Spitze dieses Blindfortsatzes bildet es entweder eine Erweiterung, einen breiten Sinus, oder spaltet sich in 2 Gefäße, die ihn umfassen (*G* Fig. 5, 6, Taf. 45). Den feinem Bau des dorsalen Gefäßes an dieser Stelle habe ich nicht mit Bestimmtheit festzustellen vermocht. Hinter dem dorsalen Blindfortsatz erscheint es als ein breiter Längssinus des dorsalen Mesenteriums des Rumpfes, als dorsales Rumpfgefäß.<sup>1)</sup> In der Höhe des Ösophagus verläuft es näher der Ösophaguswand als der Enddarmwand bis zur vordersten Partie des Magens, der Verbindungsstelle der seitlichen oder Ovarialmesenterien mit dem dorsalen Rumpfmesenterium (*dg* Fig. 10 u. 11, Taf. 47). Gegen das Hinterende der seitlichen Mesenterien gehen von ihm 2 Ovarialgefäße aus (*Ovg* Fig. 4, Taf. 40; Fig. 10, 11, 12, Taf. 47), die bis zur Hülle der Ovarien längs der hintern Ränder der Ovarien verlaufen, wo sie die Ovarialsinus (*Ovsn* Fig. 6, Taf. 39; Fig. 11, 12, Taf. 47) bilden. Diese Gefäße sind kurz und schmal.

Längs des Hinterendes des Ösophagus erweitert sich das dorsale Rumpfgefäß zu einem breiten und langen hintern dorsalen Sinus (*d. sn* Fig. 5, 6, Taf. 43; Fig. 10, Taf. 46; Fig. 11, 12, Taf. 47), in das es der Verbindungsstelle des Ösophagus mit dem Magen gegenüber ausgeht. Die Wände des Sinus sind stark gefaltet.

1) *G* Fig. 11, Taf. 46. *dg* Fig. 4, Taf. 40; Fig. 2, 3, 4, Taf. 41; Fig. 5, 6, 7, Taf. 42; Fig. 1—4, Taf. 43; Fig. 10, Taf. 46.



d) Ventralwärts geht das Herz am Hinterende der Herzblase in das ventrale Gefäß des Kopfschildes über.<sup>1)</sup> Man kann die direkte Verbindung beider sehr leicht verfolgen. Das ventrale Gefäß läuft längs der ganzen Notochorda als ein im Querschnitt halbmondförmiger Spaltraum zwischen dem Peritonealepithel des Kopfschildcöloms und der ventralen Wand der Notochorda. Seine dorsale Wand wird durch die Hülle des Notochorda gebildet. Ungefähr gegen die Mitte der Notochordalänge hat das ventrale Gefäß eine bedeutende Erweiterung des ventralen Sinus (*vSn* Fig. 1, Taf. 41; Fig. 10, Taf. 44; Fig. 5, 6, Taf. 45; Fig. 11, Taf. 46; Fig. 12, Taf. 47), während seine ventrale Wand dick, sehr muskulös und oft mit zahlreichen Ring- oder Querfalten überzogen ist. Das Peritonealepithel des Kopfschildes verwandelt sich an den ventralen Wänden des Gefäßes wie auch an denen der Herzblase in eine Schicht spindelförmiger Zellen, die mit denen der Herzwände vollständig identisch sind. Die stärkste Entwicklung erlangen diese Spindelzellen um den ventralen Sinus (*Szs* Fig. 10, Taf. 44, Fig. 5, 6, Taf. 45).

e) Vor der Oberlippe spaltet sich das Ventralgefäß des Kopfschildes in 2 seitliche Gefäße (*sg* Fig. 3, 4, *r.sg* u. *l.sg* Fig. 5, Taf. 42; Fig. 5, Taf. 45; Fig. 12, Taf. 47; Fig. 3, 4, Taf. 48), die als sehr schmale und oft schwer an den Schnitten erkennbare Röhren um die vordere Partie des Ösophagus parallel den Mundrändern ventralwärts von den Halsregionkanälen oder Kiemenpalten verlaufen und sich hinter der Unterlippe, wo sich der Ösophagus von der ventralen Rumpfwand abtrennt, miteinander zum dem

f) medianen Ventralgefäß des Rumpfs (*vg* Fig. 5, 9, Taf. 43; Fig. 1, 2, Taf. 44; Fig. 12, Taf. 47) vereinigen. Dieses Gefäß verläuft längs der ventralen Körperwand des Rumpfs im Ventralmesenterium des Rumpfcöloms als ein schmaler Spaltraum. Es geht direkt in den Stiel über (*dstg* Fig. 12, Taf. 47).

Die sämtlichen Gefäße stehen also in direkter Verbindung miteinander; das Herz stellt wahrscheinlich ein pulsierendes Organ für das ganze System dar.

Die Blutzellen in den Gefäßen sind wegen ihres geringen Lumens nur schwer zu erkennen. Sie erscheinen als kleine blasige Gebilde mit stets erkennbaren Kernen. Die übrige Partie der Blutzellen ist

1) *Ksg* Fig. 2, 4, Taf. 40; Fig. 2, Taf. 41; Fig. 6, 7, 8, Taf. 44; Fig. 4, 5, 6, Taf. 45; Fig. 11, Taf. 46; Fig. 12, Taf. 47.

schwach oder gar nicht färbbar und erscheint bei starken Vergrößerungen fein punktiert oder körnig. Am zahlreichsten sind die Blutzellen im Herzlumen angesammelt.

## XI. Das Excretionssystem.

Als Excretionssystem bezeichne ich bei *Cephalodiscus* die beiden Paare von Cöloomkanälen, die Kopfschildkanäle und die Halsregionkanäle. Obwohl ich nur die Bildung der Halsregionkanäle an Knospen habe beobachten können, wo sie den Nephridien ähneln, betrachte ich auch die Kopfschildkanäle als modifizierte Nephridien wegen ihrer sehr großen Ähnlichkeit mit den ersten.

a) Die Kopfschildkanäle (*Ksk* Fig. 3, Taf. 39; Fig. 5, 13, Taf. 47) sind 2 kurze bewimperte Kanäle, die von innen vorn nach außen hinten beiderseits von der medianen Verdickung der dorsalen Kopfschildwand verlaufen. Ihre innern Öffnungen liegen zwischen der vordersten Partie der Herzblase und den Spitzen der beiden vordern Fortsetzungen der Halsregioncölobe im Kopfschildcöloom (*Oef* Fig. 13, Taf. 47). Die Kanäle verlaufen einander sehr nahe, doch nicht parallel, sondern etwas schräg; ihre innern Öffnungen liegen einander näher als die äußern Kopfschildporen (*Ksp* Fig. 4, Taf. 39). Ihre Wände sind dünn und bestehen aus einer Schicht niedriger kubischer Wimperepithelzellen, deren Kerne in einer Schicht angeordnet sind. Ihr Lumen ist überall gleich. Die Bewimperung der Kanäle ist gut erkennbar. Die Grenzen zwischen den Kanalwänden und den Körperwandzellen sind sehr scharf; die äußern Kopfschildporen sind sehr kleine kreisförmige Öffnungen. Die Zellen der Kanäle gehen an der Oberfläche ohne scharfe Grenze in die Zellen der Kopfschildwände über. Dagegen bilden die innern Öffnungen schwache Vorsprünge ins Kopfschildcöloom mit seinen Rändern, die an die Spitze der Herzblase stoßen. Eine Partie des Querschnitts durch das Kopfschild ist in Fig. 13, Taf. 47 abgebildet, wo diese Vorsprünge eine Partie des Kopfschildcölooms zwischen der dorsalen Wand der Herzblase und der Kopfschildverdickung vom übrigen Cöloomraum abtrennen (*Ksc*<sup>1</sup>). Solche Erweiterungen der innern Öffnungen sind mit Trichtern der Nephridien vergleichbar.

b) Die Halsregionkanäle<sup>1)</sup> sind kurze, breite Röhren, die

1) *Hrk* Fig. 5, 6, 7, Taf. 42; Fig. 9, Taf. 46; Fig. 1, 4, Taf. 47; Fig. 1—7, Taf. 48. *r. Hrk*, *l. Hrk* Fig. 3, 4, Taf. 42.

sehr schwach gebogen sind und sich in Halsregionporen dorsalwärts und sehr nahe von den Kiemenspalten öffnen (*Hrp* Fig. 4, 5, Taf. 38; Fig. 5, Taf. 42). Sie dringen in das Halsregioncölom als kurze Zellenröhren, die sich in der Höhe der hintern Partie der Mundspalte öffnen. Beide Öffnungen der Halsregionkanäle sind in Längsspalten verlängert. Die verlängerte vordere Partie der innern Öffnungen liegt dicht auf der vordern vacuolisierten Rinne und auf dem 2. Querseptum des Körpers. Die Figg. 3, 4 u. 5, Taf. 48 stellen eine Serie von Querschnitten durch die vordere Partie des Halsregionkanals dar. In Fig. 3 ist diese verlängerte vordere Partie im Querschnitt als eine Schicht bewimperter Cylinderepithelzellen erkennbar (*Hrk*). Diese Schicht unterscheidet sich sehr scharf von den übrigen Peritonealepithelzellen.

In Fig. 4 ist ein etwas tiefer gehender Schnitt wiedergegeben, wo die innere Öffnung, die der ventralen Körperwand gegenüber gelegene, in ihrer Mitte getroffen ist (*Oef*). Man sieht einen Halbkreis von Cylinderepithelzellen (*Hrk*); der der äußern Körperwand gegenüber gelegene Rand des Halbkreises ist stets dünner als der auf der vacuolisierten Rinne (*vvR*). Zwischen ihnen und der äußern Körperwand bleibt längs der ganzen Öffnung ein Spaltraum des Halsregioncöloms erkennbar. Dieser Spaltraum ist mit besonders stark verlängerten Zellen erfüllt, die sich nach vorn weit über die vordere Spitze der Öffnung des Halsregionkanals in den Cölomraum erstrecken (*Sol*). Fig. 1, Taf. 48 stellt einen Flächenschnitt durch den Halsregionkanal dar, wo die verschiedene Breite seiner Wände leicht erkennbar ist. Die Wände der Kanäle bestehen aus einer Schicht mehr oder weniger hoher Cylinderepithelzellen. Die Bewimperung ist stets sehr deutlich erkennbar.

Die äußern Öffnungen — die Halsregionporen — (*Hrp* Fig. 1, Taf. 48) liegen in der Höhe der hintersten Partie der Mundspalte (*r. Hrk* Fig. 4, Taf. 42). Sie erscheinen als kurze Längsspalten, die sich auf die Körperoberfläche fortsetzen und als Vertiefungen oder Rinnen der Körperwand erscheinen, die bis zu den Kiemenspalten fortlaufen. Diese Vertiefungen unterscheiden sich auf den Querschnitten des Körpers scharf von den übrigen Stellen der Körperoberfläche; sie treten als Halbkreise von kubischen oder Cylinderepithelzellen auf, deren Grenzen gut erkennbar sind und die fast in ihrer ganzen Breite scharf gegen die übrigen Körperwandzellen abgegrenzt sind (*l. Hrk* Fig. 4, Taf. 42). Nur gegen die Oberfläche kann man eine sehr schmale Verbindungsstelle der beiden erkennen.

Die distale Partie der Kanäle erweitert sich unmittelbar vor den äußern Öffnungen etwas nach hinten (*Hrk*<sup>1</sup> Fig. 6, Taf. 42).

Das erwähnte Büschel verlängerter Peritonealepithelzellen, das zwischen dem dünnen, äußern Rand der innern Öffnung und der Körperwand liegt, geht von der Wand des Halsregionkanals aus (*Sol* Fig. 3, Taf. 42; Fig. 1—4, 7, Taf. 48; auch Fig. 9, Taf. 47). Die Zellen verlaufen als schmale und sehr lange Röhren (*Sol* Fig. 9, Taf. 26) und enden frei im Halsregioncöloim mit besondern Endanschwellungen (*Vd*), wo ihre Kerne liegen (*K*). Ihre Ausgangsstellen aus der Kanalwand sind sehr dicht nebeneinander gelagert und schwer erkennbar, da die Kanalwände noch mit Peritonealepithel der Halsregioncöloimen ausgekleidet sind. Nach sehr starker Färbung bleibt immer in der länglichen, schmalen Partie der Zellen eine helle Axialpartie erkennbar, die wie ein inneres Lumen des Zelleibs aussieht. Wegen der außerordentlichen Kleinheit des ganzen Gebildes kann man jedoch die Beziehungen dieses Lumens zum Raum der Kanäle nicht genau erkennen, noch auch ihr Inneres eingehender studieren. Die Zellen zeigen indes viel Ähnlichkeiten mit den Solenocyten der Nephridien von andern Tieren, wie z. B. den Polychäten, und können wahrscheinlich als Modifikationen dieser bezeichnet werden. Diese Solenocyten-ähnlichen Zellen sind sehr scharf von den übrigen Peritonealepithelzellen des Halsregioncöloims unterscheidbar, sowohl durch ihre Länge als auch durch ihre stärkere Färbbarkeit und ihre scharfe Abgrenzung. Nach ihrem ganzen Bau ähneln die Halsregionkanäle von *Cephalodiscus* den Kragenspforten der Enteropneusten außerordentlich stark.

## XII. Muskulatur.

Die Muskulatur ist bei *Cephalodiscus* am stärksten im Stiel entwickelt. Im übrigen Körper kann man folgenden Verlauf der Muskelstränge erkennen: die aus dem Stiel in das Rumpfcöloim hervorgehenden Längsmuskelfibrillen, die in der medianen ventralen Rinne verlaufen, stellen die Längsmuskulatur des Rumpfs dar (*vM* Fig. 5, 8, 9, Taf. 43; Fig. 2, Taf. 44). Sie liegen frei im Cöloimraum, und ihre Stärke nimmt nach vorn sehr bedeutend ab. Die Längsmuskelfibrillen spalten sich um die vordere Partie des Ösophagus in 2 beiderseits von den Ösophaguswänden neben der ventralen Körperwand und den Mundrändern verlaufende Stränge

(Schlundmuskulatur) (*OeM* Fig. 1, 2, 3, Taf. 42; Fig. 3, 4, Taf. 48).

Ungefähr in der Höhe der Oberlippe oder der distalen Partie der Mundspalte entspringen von den Schlundmuskelsträngen zahlreiche Muskelemente, die im Peritonealepithel des Halsregioncöloms auf den ventralen Wänden des Körpers und teilweise auch in den Seitenlippen verlaufen und als ein dünner, stark gefalteter Hautmuskelschlauch der Halsregionwände erscheinen (*HrM* Fig. 2, 3, Taf. 40; Fig. 2, Taf. 41; Fig. 5, Taf. 42; Fig. 6, 7, Taf. 44). Die Fortsetzungen dieses Schlauchs gehen zu den Ausgangsstellen der Lophophorarme und weiterhin, wie erwähnt, als Lophophorarmmuskulatur auf die dorsalen Wände der Lophophorarme über (*LaM* Fig. 3, 4, Taf. 46).

Die direkten Fortsetzungen der Schlundmuskulatur gehen längs der ventralen Wand des Körpers in das Kopfschild, wo sie als 2 seitliche Stränge ventralwärts und parallel der Notochorda im Kopfschildcölom nach vorn dorsalwärts verlaufen (Kopfschildmuskulatur (*KsM* Fig. 6, Taf. 39; Fig. 1—4, Taf. 40; Fig. 1, 2, Taf. 41; Fig. 6, 7, Taf. 44).

Man kann bei *Cephalodiscus* noch Muskelfibrillen im 1. Querseptum des Körpers (*q*<sup>1</sup> Fig. 2, Taf. 40; Fig. 6, 7, Taf. 44; Fig. 5, Taf. 45), im dorsalen Medianseptum des Halsregioncöloms (*d. Msp* Fig. 5, 6, Taf. 45) und in den Wänden des Herzens erkennen (*M* Fig. 5, Taf. 44). Alle diese Muskelfibrillen bestehen aus glatten Längsmuskelzellen. Deutliche Ringmuskulatur tritt nur im Stiel hervor.

Die Muskelemente fehlen vollständig in der dorsalen und hintern Partie des Rumpfs sowie in der vordersten und der hintersten Spitze des Kopfschildes.

### XIII. Genitalien.

Die Geschlechtsorgane von *Cephalodiscus* liegen dorsalwärts in der vordern Partie des Rumpfs. Sämtliche von mir untersuchten Tiere waren Weibchen. Die Kolonien von *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. scheinen dimorph zu sein. Die Geschlechtsorgane wurden in der Reifungszeit beobachtet und bestanden aus 2 beiderseits vom dorsalen Mesenterium zwischen Ösophagus und End-

darm im Rumpfcöлом liegenden Ovarien (*r. Ov*, *l. Ov* und *Ov* der Figg.<sup>1)</sup>).

Jedes Ovarium erscheint als ein länglicher Sack (*Ov* Fig. 8, Taf. 48), der von dem Peritonealepithel des Rumpfcölooms umhüllt ist. Seine hintere Partie liegt vollständig frei im Rumpfcöloom, die vordere ist durch das Ovarialmesenterium (*r. Ovmes*, *l. Ovmes* Fig. 10, 11, Taf. 47) an das dorsale Mesenterium des Rumpfcölooms angeheftet. Die vordere Partie jedes Ovariums verlängert sich in eine kurze Zellenröhre, den Oviduct, der sich in einen kleinen Genitalporus hinter dem zweiten Querseptum des Körpers öffnet. Die Oviducte sind auch durch Ovarialmesenterien an das dorsale Rumpfmesenterium angeheftet (*r. Ovmes* Fig. 11, Taf. 48).

An den Ovarien selbst kann man eine dünne äußere Hülle (*Ovh* Fig. 10, Taf. 47, auch Fig. 6, 7, Taf. 42; Fig. 6, 7, Taf. 43) und eine Anzahl in verschiedenen Reifungsstadien befindlicher Eier (*E*, *E*<sup>1</sup> Fig. 8, Taf. 48) erkennen, die den innern Raum des Ovarium vollständig ausfüllen. Nur selten kann man diesen erkennen (*iR* Fig. 4, Taf. 40; Fig. 3, Taf. 41; Fig. 10, Taf. 47). Von den Eiern sind die in der hintern Partie des Ovariums liegenden sehr groß und füllen oft fast den ganzen Raum des Ovariums aus. Sie enthalten zahlreiche Dotterkörnchen und unterscheiden sich auf den Schnitten sehr scharf von den übrigen Eiern, die in der proximalen Partie des Ovariums liegen (*E*<sup>1</sup> Fig. 5, 6, Taf. 39; Fig. 8, Taf. 48).

Die Ovarialgefäße, die vom dorsalen Gefäß des Rumpfs längs den hintern Rändern des seitlichen Mesenteriums verlaufen, breiten sich unter der Hülle der Ovarien auf der innern Fläche der Dotterpartie zu Ovarialsinus aus (*Ovsn* Fig. 6, Taf. 39; Fig. 11, 12, Taf. 47).

Auf den Längsschnitten der Ovarien kann man vor den großen, hintern Eiern, die mit Dotter gefüllt sind, eine Reihe von ca. 4—5 kleinern Eiern in verschiedenen Entwicklungsstadien erkennen (*E* Fig. 3, 5, 6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40; Fig. 10, Taf. 47).

Die Oviducte erscheinen als kurze Röhren, die an die seit-

---

1) *r. Ov*, *l. Ov* u. *Ov* Fig. 2—6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40; Fig. 2—4, Taf. 41; Fig. 1—7, Taf. 42; Fig. 1—6, Taf. 43; Fig. 10, Taf. 46; Fig. 10, 11, 12, Taf. 47; Fig. 8, 9, 14, Taf. 48.

ichen Mesenterien angeheftet sind.<sup>1)</sup> Sie bestehen aus einer Schicht hoher Cylinderepithelzellen. In den Oviducten treten zahlreiche Zellen hervor, die in ihrem Protoplasma ein Aggregat ganz schwarzer Pigmentkörner entwickeln, die den gesamten Zelleib ausfüllen (p Fig. 8—11, Taf. 48). Diese Zellen sind quer zur Längsachse des Oviducts stark verlängert und werden in der Richtung zu den Genitalöffnungen immer zahlreicher.

Wie die Figg. 8 u. 9, Taf. 48 und Fig. 10, Taf. 47 zeigen, treten sie, jedoch viel spärlicher, schon in der Hülle der proximalen Partie des Ovariums hervor.

Von der dorsalen Körperseite sehen die Oviducte daher wie Kreise von Pigment aus. Die Farbe der Pigmentzellen ist so dunkel, daß sie bei Betrachtung des Tiers von der ventralen Körperseite noch durch die ganze Dicke des Körpers hindurch erkennbar sind. M'INTOSH(29) meinte bei ihrem ersten Anblick, diese Pigmentzonen hätten etwas mit Augen zu tun. Meiner Ansicht nach scheinen diese Zonen aber die Ausscheidungsstellen der Eihüllen zu sein. Im Innern der Wohnröhren sieht man nicht selten eine Anzahl mit besonderer Hülle bedeckter Eier, die entweder frei darin liegen oder durch einen besondern Stiel ihrer Hüllen an die innern Wände der Wohnröhren angeheftet sind. Diese Hülle ist durchsichtig und sehr dünn.

#### XIV. Der Stiel.

Der Stiel des *Cephalodiscus* (St Fig. 4, 5, Taf. 38; Fig. 14, Taf. 48) erscheint als ein langes, im Querschnitt kreisförmiges oder schwach abgeplattetes Rohr (Fig. 12, Taf. 48). Seine vordere (ventrale) Wand stellt die direkte Fortsetzung der medianen ventralen Längsfalte des Rumpfs dar (St Fig. 2, Taf. 44). Seine hintere (dorsale) Wand dagegen ist durch eine tiefe Querrinne oder Verengung von der hintern Rumpfpartie abgesondert (Vy Fig. 4, 5, Taf. 38). Die Länge des Stiels kann sehr bedeutend sein und übertrifft manchmal die Gesamtlänge des Rumpfs. Alle Veränderungen, die die Körperwand und das Cöloim im Stiel erfahren, beginnen schon in der erwähnten ventralen Medianfalte des Rumpfs.

---

1) *r. Ovd* u. *l. Ovd* Fig. 5—6, Taf. 39; Fig. 4, Taf. 40; *Ovd* Fig. 3, Taf. 39; Fig. 1, 2, Taf. 40; Fig. 11, Taf. 47; Fig. 8—10, Taf. 48.

An der Oberfläche des Stiels treten zahlreiche Ringfalten (*Ft* Fig. 2, 3, Taf. 44; Fig. 13, Taf. 48) in den Wänden auf, die eine bedeutende Tiefe erreichen können und aus einer Anzahl primärer und sekundärer Falten bestehen (*Ft*<sup>1</sup>, *Ft*<sup>2</sup> Fig. 13, Taf. 48). Sie kommen indes nur an den Wänden des vollständig vom Rumpf abgesonderten Stiels vor. Diese Faltung beschränkt sich jedoch auf die Oberfläche, und zwischen ihr und der Faltung der innern Stielflächen sind keine Beziehungen vorhanden.

Die Faltung der innern Stielflächen fängt schon an den Wänden der ventralen medianen Rinne des Rumpfs an, wo auf den Querschnitten eine Anzahl schief laufender Falten bemerkbar ist (*Lft* Fig. 5, 8, 9, Taf. 43; *Ft* Fig. 1, Taf. 44). Im eigentlichen Stiel kann man an der innern Fläche die sehr regelmäßige Bildung von Ringfalten erkennen (*Rg* Fig. 13, Taf. 48). Auf Längsschnitten durch den Stiel erscheint die innere Fläche seines Cöloms als ununterbrochene Reihe zur Oberfläche gerichteter Halbkreise, an deren in den Stielraum gerichteten Verbindungsstellen die Ringmuskeln (*Rm*) besonders stark entwickelt sind.

In den tiefern Schichten des Stielepithels ist ein subepithelialer Nervenplexus vorhanden (*Nzp* Fig. 12, Taf. 48; auch *Nzp*<sup>3</sup> Fig. 14, 15, Taf. 46). Die direkte Fortsetzung des breiten ventralen Rumpfnerven, die in die vordere (ventrale) Wand des Stiels als Stielnerv verläuft, verschmilzt ohne scharfe Grenze mit diesem Plexus (*Stn*<sup>1</sup> Fig. 15, Taf. 44; Fig. 12, Taf. 48). Auf den Schnitten, wo die innere Fläche der Stielwände besonders starke Verdickungen bildet, sind sehr breite Schichten des subepithelialen Nervenplexus angesammelt, die leicht für besondere Nerven angesehen werden können.

Die Stielwände (*Epz* Fig. 12, Taf. 48) bestehen aus hohem Epithel, dessen Kerne in zahlreichen Schichten angeordnet sind. Die Cuticula ist oft sehr deutlich. Wie erwähnt, fehlt der Stieloberfläche eine Bewimperung vollständig.

Die Spitze des Stiels endet in einer schwachen Depression oder Endvertiefung, in deren Epithelzellen (*Vt* Fig. 4, 5, Taf. 38; Fig. 14, Taf. 48) ein Aggregat von Drüsenzellen vorhanden ist, die denen in der Ventralwand des Kopfschildes sehr ähnlich sind. Es sind sehr große Cylinderzellen, die durch die ganze Breite der Stielwand verlaufen, mit großen bläschenförmigen Kernen. Ihr körniges Protoplasma färbt sich im Vergleich mit den übrigen Epithelzellen der Vertiefung sehr stark. An den Rändern der End-



vertiefung bilden sich als hohle Ausstülpungen der Stielwände die Knospen.

In seinem innern Bau unterscheidet sich der Stiel von den übrigen Teilen des Rumpfcöloms, abgesehen von seiner ventralen Längsfalte, durch folgende Veränderungen:

1. Durch starke Erfüllung seines Cölomraums mit bindegewebiger Zellenmasse (*Bg* Fig. 12, Taf. 48) und durch die Längsmuskulatur des Stiels (*StM* Fig. 3, Taf. 44; Fig. 12, Taf. 48). Die bindegewebige Masse besteht aus netzförmigen, verzweigten Zellen, die alle Zwischenräume zwischen den Längsmuskelfibrillen neben den Stielwänden ausfüllen.

Den freien Cölomraum (*Stc* Fig. 12, Taf. 48) kann man hauptsächlich in der Stielachse finden oder gegen die Endvertiefung hin. Diese bindegewebige Zellenmasse besteht aus Zellen, die wahrscheinlich in das Stielcölom eingewanderte Peritonealepithelzellen darstellen. Sie stehen mit dem Peritonealepithel in direkter Verbindung mittels protoplasmatischer Seitenäste.

2. Durch den Mangel des Medianseptums. Das ventrale Mesenterium des Rumpfcöloms hört vor der Ausgangsstelle des Stiels auf, ohne in sein Cölom einzudringen. Weiterhin setzt es sich nur längs den Stielwänden in 2 schmalen dorsalen und ventralen Längsfalten der innern Stielflächen fort. An der innern Fläche der Endvertiefung gehen die Längsfalten ineinander über. Durch die gesamte Längsfalte geht die direkte Fortsetzung des ventralen Gefäßes des Rumpfs bis zur hintersten Rumpfwand, sodaß man auf den Querschnitten durch den Stiel ein Gefäß neben der dorsalen Wand (das dorsale Stielgefäß) (*dStg* Fig. 3, Taf. 44; Fig. 12, Taf. 47; Fig. 12, Taf. 48) und eins neben der ventralen Wand (das ventrale Stielgefäß) (*vStg*) unterscheiden kann.

3. Durch die kräftige Entwicklung der Muskulatur. Abgesehen von den erwähnten zahlreichen Ringmuskelsträngen (*Rm* Fig. 12, 13, Taf. 48), die an der innern Fläche des Stiels verlaufen und voneinander vollständig unabhängig sind, ist das ganze Innere des Stiels noch mit zahlreichen Längsmuskelfibrillen erfüllt (*StM*), die an beiden Längsfalten des Stiels angeheftet sind und direkt in das Rumpfcölom übergehen. Sie sind stark gekrümmt und gebogen, und erscheinen in der Seitenansicht als wellenförmige Bänder. Ihre Mittelpartie ist sehr breit und setzt sich allmählich in sehr lange Endfilamente fort. Die Zwischen-

räume zwischen den Längsmuskelfibrillen sind, wie erwähnt, größtenteils mit Bindegewebe ausgefüllt.

Die Unterschiede zwischen den beiden Muskelementen, den längs der Stielwände im Peritonealepithel liegenden Ringmuskeln und den frei den Cöломraum durchsetzenden Längsmuskelfibrillen, treten in der verschiedenen Färbbarkeit beider hervor. Die Ringmuskeln färben sich sehr schnell und stark, die Längsmuskeln dagegen viel schwächer und langsamer, sodaß an Präparaten, wo die Ringmuskeln schon ziemlich stark gefärbt sind, die Längsmuskeln noch fast ungefärbt erscheinen.

(Schluß folgt.)

---

### Literaturverzeichnis.

---

#### II. *Cephalodiscus*.

29. M'INTOSH, W., Preliminary notice of *Cephalodiscus*, new type (n. g.) allied to Prof. ALLMAN's *Rhabdopleura*, dredged in H. M. S. Challenger, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (5), Vol. 10. 1882.
30. —, On *Cephalodiscus*, a new form allied to *Rhabdopleura* (ALLM.), in: *Nature*, Vol. 26, 1882.
31. —, Preliminary report on *Cephalodiscus*, a new form allied to Prof. ALLMAN's *Rhabdopleura*, in: *Rep. 52. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc.*, 1883.
32. —, Report on *Cephalodiscus dodecalophus*, in: *Rep. sc. Res. Challenger, Zool.*, Vol. 20. Appendix by S. HARMER, 1887.
33. HARMER, S., Sur *Cephalodiscus*, in: *Bull. sc. France Belg.*, Ann. 1, 1889.
34. LANG, A., Zum Verständniss der Organisation von *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., in: *Jena. Z. Naturw.*, Vol. 25, 1891.
35. MURRAY, J., A summary of the scientific results, in: *Rep. sc. Res. Challenger*, 1905.
36. MASTERMAN, A., On the Diplochorda. II. The structure of *Cephalodiscus*, in: *Quart. J. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 40, 1897.
37. HARMER, S., On the notochord of *Cephalodiscus*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 20, 1897.
38. MASTERMAN, A., On the notochord of *Cephalodiscus*, *ibid.*, Vol. 20, 1897.
39. —, On the further anatomy and the budding process of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. 39, 1898.
40. —, On the notochord of *Cephalodiscus*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 22, 1899.

41. COLE, F., On the discovery and development of rhabdite-cells in *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., in: J. Linn. Soc. London, Vol. 27, Zool., 1899.
  42. MASTERMAN, A., On the Diplochorda. IV. On the central complex of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 46, 1903.
  43. ANDERSSON, K., Eine Wiederentdeckung von *Cephalodiscus* M'INT., in: Zool. Anz., Vol. 26, 1903.
  44. HARMER, S., On new localities for *Cephalodiscus*, *ibid.*, Vol. 26, 1903.
  45. SCHEPOTIEFF, A., Zur Organisation von *Cephalodiscus*, in: Bergen Mus. Aarbog, 1905.
  46. HARMER, S., The Pterobranchia of the Siboga-Expedition, in: Siboga-Expedition, No. 26bis, 1905.
  47. LANKESTER, E. RAY, On a new species of *Cephalodiscus* (*C. nigrescens*) from the Antarctic Ocean, in: Proc. Roy. Soc. for 1905.
  48. RIDEWOOD, W., A new species of *Cephalodiscus* from the Cape Seas, in: Marine Invest. South Africa, Vol. 4, 1906.
  49. —, Pterobranchia, in: National Antarctic Expedition Nat. Hist., Vol. 2, 1907.
  50. ANDERSSON, K., Die Pterobranchier der schwedischen Südpolar-expedition 1901—1903, in: Wiss. Ergebn. schwed. Südpolar-Exp., Vol. 5, 1907.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen.

*d* dorsal*v* ventral*r* rechte*l* linke Partie, Wand etc.z. B.: *d. Mes* dorsales Mesenterium*v. Mes* ventrales Mesenterium*l. Hc* linkes Halsregioncölom*r. Hc* rechtes Halsregioncölom usw.

<p><i>A</i> After  <i>Bdt</i> Blindtasche  <i>Bg</i> Bindegewebe  <i>Bl</i> Bläschen  <i>Btr</i> Bläschenreihen  <i>Bm</i> Basalmembran  <i>Cgl</i> Cerebralganglion  <i>CK</i> Zentralkörper  <i>Cut</i> Cuticula  <i>D</i> Drüsen  <i>d. Bf</i> dorsaler medianer Blindfortsatz  des Ösophagus  <i>Dp</i> Drüsenpartie  <i>dsb</i> dunkle Substanz  <i>E</i> Ei  <i>Ean</i> Endanschwellung  <i>Ed</i> Enddarm  <i>Epx</i> Epithelzellen  <i>Ft</i> Falte  <i>fz</i> frei im Cölom schwimmende Zellen  <i>G</i> Gefäß  <i>g. Dx</i> große Drüsenzellen  <i>gls</i> Ganglienschicht</p>	<p><i>Gp</i> Genitalporus  <i>H</i> Herz  <i>Hbl</i> Herzblase  <i>Hc</i> Halsregioncölom  <i>hP</i> hintere Partie  <i>Hrk</i> Halsregionkanal  <i>HrM</i> Muskulatur der Halsregion  <i>Hrp</i> Halsregionporus  <i>Hrw</i> Wand des Halsregionkanal  <i>hwR</i> hintere vacuolisierte Rinne  <i>iR</i> innerer Raum  <i>K</i> Kern  <i>Kn</i> Knospe  <i>Knst</i> Knospentiel  <i>Ks</i> Kopfschild  <i>Ksc</i> Kopfschildcölom  <i>Ksg</i> Kopfschildgefäß  <i>Ksk</i> Kopfschildkanal  <i>KsM</i> Muskulatur des Kopfschildes  <i>Ksp</i> Kopfschildporus  <i>Kspt</i> Kiemenspalte  <i>Ksr</i> Kopfschildrand  <i>Ksw</i> Kopfschildwand</p>
--	--

<i>Kw</i> Körperwand	<i>pstr</i> Pigmentstreif
<i>L</i> Lophophor	<i>q</i> Querseptum des Wohnrohrs
<i>La</i> Lophophorarm	<i>q<sup>1</sup>, q<sup>2</sup></i> Querseptata des Körpers
<i>Lac</i> Lophophorarmcöloin	<i>Re</i> Rumpfcöloin
<i>LaM</i> Muskulatur des Lophophorarms	<i>Rf</i> Rumpf
<i>Lan</i> Lophophorarmnerv	<i>Rg</i> Ringelung
<i>Law</i> Lophophorarmwand	<i>Rm</i> Ringmuskulatur
<i>Lft</i> Längsfalte	<i>Sg, sg</i> Seitengefäß
<i>Ln</i> Lateralnerv	<i>Sl</i> Seitenlippe
<i>Lr</i> Längsröhrchen	<i>Sle</i> Seitenlippencöloin
<i>Lrp</i> Längsrippe	<i>sn</i> Sinus
<i>M</i> Muskelfibrillen	<i>Sol</i> Solenocyten
<i>Mes</i> Mesenterium	<i>St</i> Stiel
<i>Mgw</i> Magenwand	<i>Ste</i> Stielcöloin
<i>Ms</i> Mundspalte	<i>Stg</i> Stielgefäß
<i>Msp</i> Medianseptum	<i>St.M</i> Stielmuskulatur
<i>N</i> Nerv	<i>Stn</i> Stielnerv
<i>Nt</i> Notochorda	<i>szt</i> Stützstab der Tentakeln
<i>Nth</i> Notochordahülle	<i>sxs</i> Schicht spindelförmiger Zellen
<i>Nxp</i> Nervenzellenplexus	<i>T</i> Tentakel
<i>Oe</i> Ösophagus	<i>Te</i> Tentakelcöloin
<i>Oef</i> Öffnung	<i>Th</i> Tier
<i>OeM</i> Ösophagmuskulatur	<i>Ul</i> Unterlippe
<i>Oew</i> Ösophaguswand	<i>Vb</i> Verbindung
<i>Ol</i> Oberlippe	<i>Vd</i> Verdickung
<i>Ov</i> Ovarium	<i>vdN</i> vorderer Dorsalnerv
<i>Ovd</i> Oviduct	<i>Vg</i> Verengung
<i>Ovg</i> Ovarialgefäß	<i>vHcb</i> vordere Blindtasche des Hals-
<i>Ovh</i> Ovarialhülle	regioncöloins
<i>Ovmes</i> Ovarialmesenterium	<i>Vt</i> Vertiefung
<i>Ovsn</i> Ovarialsinus	<i>vvR</i> vordere vacuolisierte Rinne
<i>p</i> Pigmentfleck	<i>Zr</i> Zwischenraum
<i>Pep</i> Peritonealepithel	

## Tafel 38.

Fig. 1. Eine Partie der Wohnröhre von *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. 5 : 1.

Fig. 2. Dsgl. von der Oberfläche. 10 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch die Wohnröhre mit 2 Tieren in den innern Räumen. 10 : 1.

Fig. 4. 1 Exemplar von *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. von der linken Seite gesehen. 33 : 1.

Fig. 5. Ventralansicht eines Tiers mit der nach hinten gebogenen Hinterpartie des Kopfschildes. 26 : 1.

Fig. 6—11. Eine Serie von Querschnitten durch die Wohnröhre. Die Tiere sind nicht gezeichnet.

Fig. 12. Eine Partie eines Schnitts durch die Wohnröhre. 70 : 1.

Fig. 13. Eine Partie eines Schnitts durch die Wohnröhre nach schwacher Erhitzung auf dem Bunsenbrenner. 1090 : 1.

Fig. 14. Eine Partie eines Schnitts durch die Wohnröhre nach längerem Austrocknen im Vacuum. 1190 : 1.

Die Zeichnungen auf Taf. 39—43 und Fig. 1—3, Taf. 44 stellen eine Serie von Querschnitten durch ein Tier von der vordersten Spitze des Kopfschildes bis zur Ausgangsstelle des Stiels dar.

#### Tafel 39.

Fig. 1. Querschnitt in der Höhe der Afteröffnung. 5. Schnitt von der Spitze des Kopfschildes. 35 : 1.

Fig. 2. Querschnitt in der Höhe der vordersten Partie des linken Ovariums. 8. Schnitt. 35 : 1.

Fig. 3. Querschnitt in der Höhe der Kopfschildporen. 14. Schnitt. 50 : 1.

Fig. 4. Eine Partie des Querschnitts durch das Tier in der Höhe der Kopfschildporen. 14. Schnitt. 70 : 1.

Fig. 5. Querschnitt unterhalb der Kopfschildporen in der Höhe der distalen Partie der Herzblase. 17. Schnitt. 50 : 1.

Fig. 6. Querschnitt in der Höhe der Vorderspitze der Notochorda und der Genitalporen. 18. Schnitt. 70 : 1.

#### Tafel 40.

Fig. 1. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe der distalen Spitze der Notochorda. 19. Schnitt. 90 : 1.

Fig. 2. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe der distalen Partie der Notochorda, unterhalb der Herzblase. 21. Schnitt. 107 : 1.

Fig. 3. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe des Cerebralganglions. 22. Schnitt. 107 : 1.

Fig. 4. Querschnitt in der Höhe der Verbindungsstelle des dorsalen Rumpffortsatzes mit der Halsregion. 23. Schnitt. 70 : 1.

#### Tafel 41.

Fig. 1. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe der mittlern Partie der Notochorda und der distalen Partie des medianen dorsalen Blindfortsatzes des Ösophagus. 26. Schnitt. 35 : 1.

Fig. 2. Eine Partie des Querschnitts in der Höhe der proxi-

malen Partie der Notochorda vor ihrer Verbindung mit dem Ösophagus. 28. Schnitt. 107:1.

Fig. 3. Querschnitt in der Höhe der Verbindungsstelle der Notochorda mit dem Ösophagus. 29. Schnitt. 70:1.

Fig. 4. Querschnitt unterhalb der Verbindungsstelle der Notochorda mit dem Ösophagus in der Höhe der Oberlippe (*Ol*). 31. Schnitt. 70:1.

#### Tafel 42.

Fig. 1. Querschnitt oberhalb der vordersten Partie des Mundspalts. 35. Schnitt. 55:1.

Fig. 2. Querschnitt in der Höhe der vordersten Partie des Mundspalts (*Ms*). 36. Schnitt. 55:1.

Fig. 3. Querschnitt in der Höhe der distalsten Partien der Halsregionkanäle. 42. Schnitt. 55:1.

Fig. 4. Querschnitt in der Höhe der hintersten Partie der Mundspalte. 45. Schnitt. 50:1.

Fig. 5. Eine Partie des Schnitts in derselben Höhe (44. Schnitt). 135:1.

Fig. 6. Querschnitt unterhalb der Mundspalte, in der Höhe der Ausgangsstellen der Kiemenspalten. 47. Schnitt. 70:1.

Fig. 7. Querschnitt in der Höhe der Kiemenspalten. Die linke Kiemenspalte ist in ihrer gesamten Länge getroffen. 48. Schnitt. 70:1.

#### Tafel 43.

Fig. 1. Querschnitt in der Höhe der hintern Partie der äußern Kiemenspalten. 51. Schnitt. 50:1.

Fig. 2. Querschnitt in der Höhe des ventralen Mesenteriums des Halsregioncöloms oberhalb der Unterlippe. 53. Schnitt. 50:1.

Fig. 3. Querschnitt in der Höhe der Ausgangsstellen der Unterlippe. 55. Schnitt. 50:1.

Fig. 4. Querschnitt unterhalb der Unterlippe. 56. Schnitt. 55:1.

Fig. 5. Querschnitt durch die mittlere Partie des Ösophagus (Partie des 58. Schnitts). 135:1.

Fig. 6. Querschnitt in der Höhe der vordersten Partie des Magens. 62. Schnitt. 45:1.

Fig. 7. Querschnitt in der Höhe der hintersten Partie der Ovarien. 64. Schnitt. 45:1.

Fig. 8. Querschnitt in der Höhe der hintern Partie des Ösophagus, hinter dem Abschluß der vacuolisierten Rinnen. 68. Schnitt. 35:1.



Fig. 9. Querschnitt oberhalb der Verbindungsstelle des Ösophagus mit dem Magen. 73, Schnitt. 35 : 1.

## Tafel 44.

Fig. 1. Querschnitt in der Höhe der vordern Partie des Magens. 80, Schnitt. 35 : 1.

Fig. 2. Querschnitt in der Höhe des Ausgangs des Stiels von der ventralen Rumpfpartie. 35 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch die hinterste Partie des Rumpfs. Der Stiel ist schief getroffen in seiner mittlern Partie. 35 : 1.

Fig. 4—10 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Herzblase und die Notochorda dar.

Fig. 4. Querschnitt durch die Herzblase oberhalb der Spitze der Notochorda. Der ganze Schnitt ist auf Fig. 5, Taf. 39 wiedergegeben. 545 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die hintere Partie der Herzblase in der Höhe der Spitze der Notochorda (s. Fig. 6, Taf. 39). 550 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die vorderste Partie der Notochorda und den hintersten Teil der Herzblase in der Höhe der Ausgangsstelle des ventralen Blutgefäßes (s. Fig. 1, Taf. 40). 550 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch die vordere Partie der Notochorda oberhalb des ventralen Sinus. 550 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Notochorda in der Höhe eines Zentralkörpers. 950 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch die Notochorda zwischen den Zentralkörpern. 950 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch die Notochorda und den ventralen Sinus. 543 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch den Zentralkörper der Notochorda. 1030 : 1.

## Tafel 45.

Fig. 1—3 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Ausgangsstelle der Notochorda aus dem Ösophagus dar.

Fig. 1. Schnitt oberhalb der Verbindungsstelle. Die hier schwach gebogene Notochorda ist 3mal ( $CK^1$ ,  $Nt^1$ ,  $N$ ) schief getroffen. 550 : 1.

Fig. 2. Schnitt durch die Ösophaguswand oberhalb der Blindtasche. 550 : 1.

Fig. 3. Schnitt längs der Blindtasche der vordern Wand des dorsalen Blindfortsatzes des Ösophagus gegen die Basis der Notochorda. 550 : 1. (s. Fig. 1, Taf. 41.)

Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch die Herzblase und das Herz. 500 : 1.

Fig. 5 u. 6. 2 Längsschnitte durch die Notochorda. 500 : 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch die proximale Partie der Notochorda [der Schnitt geht etwas schief, sodaß die Ausgangsstelle der Notochorda (Fig. 3, Taf. 45) nicht getroffen ist].

Fig. 6. Längsschnitt durch die distale Partie der Notochorda oberhalb des ventralen Sinus.

#### Tafel 46.

Fig. 1. Querschnitt durch die hintere Partie der Endanschwellung des Lophophors in der Höhe des letzten Tentakelpaars. 300 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Lophophorarm unterhalb des letzten distalen Tentakelpaars. 305 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch einen Lophophorarm in der Höhe der Ausgangsstellen der Tentakel. 305 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Lophophorarm zwischen den Ausgangsstellen der Tentakel. 255 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch einen Tentakel. 776 : 1.

Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch einen Tentakel. 750 : 1.

Fig. 7a—d. Die Drüsenzellen der Endanschwellungen. Verschiedene Bilder der Einschlüsse (*dsb*). 610 : 1.

Fig. 8—10 stellen eine Serie von Längsschnitten durch *Cephalodiscus* dar. Halbschematisiert.

Fig. 8. Schematisierter Umriß eines Längsschnitts durch die rechte Hälfte des vordern Körperteils. Der Schnitt geht längs der vordern Blindtasche des rechten Halsregioncöloms (*rvHcb*). 35 : 1.

Fig. 9. Längsschnitt durch die rechte Hälfte des Körpers. Der Schnitt geht durch die Ausgangsstellen der äußersten rechten Lophophorarme. 35 : 1.

Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch die vordere Körperhälfte. 50 : 1.

Fig. 11. Schema der vordern Körperpartie in medianem Längsschnitt.

Fig. 12. Querschnitt durch die dünne dorsale Wand des Rumpfs. 915 : 1.

Fig. 13. Schnitt quer zur Längsachse des Cerebralganglions. 107 : 1.

Fig. 14. Schema des Nervensystems von *Cephalodiscus* von der ventralen Körperseite.

Fig. 15. Schema des Nervensystems von der linken Körperseite.

Fig. 16. Durch Maceration isolierte Ganglienzellen des Cerebralganglions. 776 : 1.

## Tafel 47.

Fig. 1—2. 2 Flächenschnitte durch die Halsregion und die vordere Körperpartie. Halbschematisch. 35 : 1.

Fig. 3. Schnitt längs der Unterlippe. 100 : 1.

Fig. 4. Schema des gesamten Halsregioncöloms. Ansicht von der ventralen Körperfläche.

Fig. 5—7. 3 Flächenschnitte durch die Halsregion. ca. 80 : 1.

Fig. 5. Flächenschnitt längs der Mittelpartie des dorsalen Halsregiongefäßes. Die Notochorda ist 2mal quer getroffen.

Fig. 6. Flächenschnitt längs der vordern Partie der Notochorda.

Fig. 7. Flächenschnitt quer zur Mittelpartie des dorsalen Blutgefäßes der Halsregion.

Fig. 8. Eine Partie des Schnitts durch die Wand der Kiemenspalte. 610 : 1.

Fig. 9. Die Solenocyten. 610 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch die vorderste Partie der beiden Ovarien. 80 : 1.

Fig. 11. Schema der Ovarialmesenterien und des dorsalen Rumpfgefäßes. Ansicht von der dorsalen Körperseite.

Fig. 12. Schema des Gefäßsystems von der linken Körperseite.

Fig. 13. Querschnitt durch die beiden Kopfschildkanäle. 214 : 1.

Fig. 14. Schema des gesamten Darmkanals von der linken Körperseite.

## Tafel 48.

Fig. 1. Medianer Flächenschnitt durch den Halsregionkanal. 86 : 1.

Fig. 2. Schema einer Partie eines Flächenschnitts durch den mittlern Teil des Körpers, um die Beziehungen des Halsregionkanals zu den übrigen Halsregionteilen zu zeigen. 70 : 1.

Fig. 3—5. Serie von Querschnitten durch den Halsregionkanal und die angrenzenden Teile der Halsregion.

Fig. 3. Schnitt durch die vorderste Spitze der Kanalwand. 107 : 1.

Fig. 4. Schnitt in der Höhe der innern Öffnung des Halsregionkanals. 107 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den Halsregionkanal bald nach dem Schluß der innern Öffnung. 150 : 1.

Fig. 6—7. Schemata der Schnitte durch die Halsregion in der Höhe der vordern Partie des Halsregionkanals. ca. 60 : 1.

Fig. 6. Schnitt in der Höhe der distalen Partie der innern Öffnung.

Fig. 7. Schnitt unterhalb der innern Öffnung des Halsregionalkanals.

Fig. 8. Seitenansicht des gesamten rechten Ovariums. 26 : 1.

Fig. 9. Seitenansicht der vordern Partie desselben (Fig. 8) Ovariums. 55 : 1.

Fig. 10 u. 11. 2 Querschnitte durch den Oviduct. 86 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch die distale Partie des Oviducts.

Fig. 11. Querschnitt durch die proximale frei im Cölostrom verlaufende Partie des Oviducts des rechten Ovariums.

Fig. 12. Querschnitt durch den Stiel. 135 : 1.

Fig. 13. Eine Partie eines Längsschnitts durch die Stielwand. 400 : 1.

Fig. 14. Schema der Gesamtorganisation von *Cephalodiscus*. Medianer Längsschnitt, Ansicht von der linken Körperseite.

Fig. 15. Ein Knospenpaar auf dem Rand der Endvertiefung des Stiels. 214 : 1. Ansicht der großen Knospe von der ventralen Seite.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# History of the Germ Cells and early Embryology of certain Aphids.

By

**Geo. W. Tannreuther.**

**With plates 49–53.**

---

## Contents.

Introduction.

Natural history.

History of germ cells.

1. Spermatogenesis.
2. Ovogenesis.
  - a) Parthenogenetic generation.
  - b) Sexual generation.
3. General conclusions.

Early embryological development.

1. General statement.
2. Development of the ova of parthenogenetic and presexual generations.
3. Development of the ova of the sexual generation.
4. Comparison and correlation.

Summary.

Material and methods.

Bibliography.

Description and explanation of plates.

---

### Introduction.

The investigations in the following paper were undertaken for the purpose of studying the development of certain aphids. The significance attached to the development of aphids from different kinds of ova, — sexual and parthenogenetic, — which have the same origin, appearance and fate, the one requiring fertilization and the other not, can not be overestimated. The behavior of these eggs during maturation and the relation of the sexual to the parthenogenetic individuals, afford invaluable material in attempting the determination of sex.

With the importance of these facts in view, I propose to give the history of the aphids upon which the results of this paper are based, paying special attention to the phenomenon of spermatogenesis, oögenesis and early development.

The work of most previous investigators concerned mostly the habits and life history of the aphids, only incidentally touching the problems of morphology and cytology of the germ cells.

STSCHELKANOVZEW, J. P., 1904, was among the first of the investigators to take up the cytological problem of the aphids. He studied the maturation of the parthenogenetic eggs in *Aphis rosae* and found fourteen chromosomes of various sizes in the prophase of the maturation spindle. After the formation of the polar body, the nucleus contained eight single and three double chromosomes. STEVENS, N. M., 1905, studied the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. In the maturation of the parthenogenetic eggs of *Aphis rosae*, ten chromosomes of five different sizes were found. This being the somatic number no reduction took place in the formation of the single polar body. In the maturation of the sexual egg, five chromosomes, the reduced number, occurred and both maturation divisions were longitudinal.

### Natural history.

The life history of the aphids was studied not only for the purpose of getting a clearer idea of the relation of the parthenogenetic and sexual generations as they occur in nature, but from an experimental standpoint. Individuals from each succeeding parthenogenetic generation were sectioned and studied in order to determine if any morphological or cytological differences occurred,

especially in the structure and organization of the germ cells. A careful study proves as far as we are able to determine microscopically that the sex cells or ova of each succeeding parthenogenetic generation are uniform and that no structural differences occur. The somatic number of chromosomes, four large and two small in *Melanoxanthus salicis* and *M. salicicola*, is constant in the ova throughout the entire parthenogenetic generations and in the formation of the single polar body the six chromosomes divide equally.

In order to verify these results a number of different species were studied in the sub-families Aphidina and Pemphigina for the purpose of comparison.

The complete life history of only two species *Melanoxanthus salicis* and *M. salicicola* will be given in detail. The habits of both species throughout their entire cycle are very similar, both being found simultaneously on the same host. *M. salicis* is often found on the cottonwood and willow at the same season of the year, but *M. salicicola* is found only on the willow throughout its entire period of existence.

In the spring the stem mother or the first parthenogenetic generation hatches from the winter eggs, which are deposited in the fall. The time for the appearance of the stem mother varies greatly with the condition of the spring season, and the stage of development the embryo reaches in the fall after the eggs are deposited and before cold weather begins. Immediately after hatching the young aphids begin to feed by thrusting their beaks through the bark of the willow twigs and sucking out the sap. They grow very rapidly and moult twice during the first week of their existence. A third moult occurs about the eleventh or twelfth day. At the end of the second week the stem mother begins to reproduce, parthenogenetically. Some individuals observed did not begin reproduction until the twentieth or twenty-fifth day. It requires from five to eight days for the deposition of the forty to seventy-five young aphids by the stem mother. In some instances as in *Pemphigus populi-transversus* a single stem mother may give birth to two-hundred young aphids. The young aphids of the second parthenogenetic generation at the time of birth are completely formed and do not differ in structure and size from the first generation at the time of hatching from the winter eggs. No winged forms are produced in the first generation, but in the second and succeeding

generations a few winged forms appear. There is, however, considerable variation in the number of winged forms in the second generation of *M. salicicola* from a given stem mother; as observed in many instances, ninety-five per cent. of the offspring may become winged. These winged individuals go from the original host to another of the same species and start a new colony. In this way the aphids become more or less evenly distributed in a particular locality. The succeeding parthenogenetic generations agree with the first and second in their habits and structure.

The conditions of food and temperature are a very important feature in aphid development, though they influence only in an indirect way the appearance of the sexual forms. Starting with a given stem mother, favorable conditions promote rapid growth and hasten the reproduction of the succeeding parthenogenetic generations, while unfavorable conditions retard growth and lengthen the time for any given generation.

From a series of observations made in the field and experiments in the green-house, in order to determine the time period for each succeeding generation and the number of parthenogenetic generations that intervened before the appearance of the sexual forms, it was found that external conditions, whether severe or normal, would not bring about the production of the sexual generation before a definite number of parthenogenetic generations intervened. Abundance or scarcity of food is not a factor in determining the sex in case of the aphids. This is shown beyond doubt in the presexual or last parthenogenetic generation where different individuals produce either all males or sexual females irrespective of external conditions.

The minimum period of existence for any given generation in favorable conditions is fifteen days. In unfavorable conditions the maximum period is thirty-five days. If conditions are normal throughout the summer season the average time required for the completion of each parthenogenetic generation is about twenty to twenty-five days. This irregularity for the appearance of succeeding generations is due to food and temperature.

In a number of instances where the host was in an abnormal condition, the required number of parthenogenetic generations (necessary before the appearance of the sexual female) was not produced until the middle of November and very few winter eggs were deposited. In more severe conditions no sexual females were produced at all. Normally, the sexual females appear about the middle of



September after the production of six parthenogenetic generations. These six generations include the stem mother and the presexual generation.

The question naturally arose, — could not the production of the sexual females be brought about earlier in the season with the intervention of fewer parthenogenetic generations? It was found by experimentation that if a stem mother and offspring were kept in favorable conditions in the green-house on the same species of host as out of doors, the time and length of period for each succeeding generation was approximately the same as out of doors and that in both instances the sexual females and males appeared after six parthenogenetic generations intervened. On the other hand, if kept in unfavorable conditions the normal number of parthenogenetic generations intervened before the appearance of the sexual females and males as above. The only differences resulting from the varying of external conditions, are the great irregularities in the appearance of the successive parthenogenetic generations from different stem mothers.

Whether the intervention of six parthenogenetic generations before the appearance of the sexual forms would remain constant or not through a long series of experiments I am unable to say, as the experiments were carried on during two seasons only.

The parthenogenetic and sexual females and males are found coexisting outside from the middle of September until the last of November. If scarcity of food influences the appearance of sexual forms, we would not expect to find some aphids reproducing parthenogenetically so late in the season when the food supply is quite low.

The number of winter eggs that hatch out in the spring is about two per cent. of those that are deposited in the fall, and not more than twenty-five per cent. of those that hatch out reach the adult stage in development. There are no appreciable differences in the appearance or structure of the six parthenogenetic generations.

The presexual generation produces from fifteen to twenty eggs which are like those of the preceding generations. There are no differences in appearance or structure of the ova that produce the parthenogenetic generations and those of the presexual generation that produce the sexual females and males. The behavior of these eggs during maturation and early development is the same in both instances, one polar body being formed without a reduction division.

A very interesting phenomenon occurs in the fifth partheno-

genetic generation where we have the first positive evidence of the beginning of a distinct male and female line or the separation of sex in the parthenogenetic series.

As stated above, the presexual generation, which is produced by the fifth parthenogenetic generation, gives rise to either all male or all sexual female. In the seven generations that complete the life cycle it is found that sex is distinctly separate in two generations only, the presexual (in the sense that male and female, are not produced by the same individual) and in the male and female, also that the union of sex occurs by fertilization at the beginning of the first parthenogenetic generation. Why some of the ova of the fifth parthenogenetic generation produce presexual embryos that give rise only to males, and other ova produce presexual forms that give rise only to sexual females, is a question yet unanswered.

The early embryonic development of the parthenogenetic and sexual generations is very similar, but there are considerable differences in the development of the reproductive systems. In the developing embryo of the parthenogenetic generation the ovarian glands are unspecialized and are often mistaken for primitive ova, as shown in Pl. 50, Fig. 43, and the eggs of the following unborn generation reach the blastoderm stage before the birth of the embryo. On the other hand, in the sexual embryo produced by the presexual individuals, the ovarian glands are specialized (Fig. 30), and have reached their maximum development, while the ova of the unborn sexual developing embryo have not begun to develop at the time of birth.

The winter eggs within the sexual developing individual develop very slowly. The time required from the period of ovulation until the deposition of the winter eggs is approximately the same as that required for the development of a parthenogenetic embryo. This verifies the statement that parthenogenesis is a shortened process for rapid reproductions and lessens the probable fatality which is often due to insect enemies.

Fertilization of the winter eggs occurs just before deposition, but the union of the male and female pronuclei takes place almost immediately after the eggs are deposited. As the eggs are being deposited they are covered by a thin layer of secretion from the accessory glands. At first the secretion is very viscid and has a light color, but on being exposed to the air it becomes very elastic and forms a thin capsule over the entire egg. The eggs are glued

to the willow twigs by means of this sticky elastic capsule. It is very difficult to remove the eggs from the willow twigs immediately after deposition without rupturing them, but after being exposed for twenty-four hours to the air, or after fixation, the eggs can be removed very readily from the willow twigs.

The winter eggs begin to develop immediately after deposition. The embryo passes through the winter in a half-grown condition and is situated within the center of the egg, being completely surrounded by the yolk. Growth is completed in the following spring. There are, however, exceptions to this rule. Embryos need not reach half their normal size in the fall in order that growth may be continued in the following spring. If the embryo has reached the germ band stage, i. e. when the germ band is completely separated from the serosa (Pl. 51, Fig. 51) and lies completely within the center of the egg, growth may be completed in the following spring. But, on the other hand, when the blastoderm is completely formed and only partly invaginated, the embryo does not survive the winter. A very small per cent. of the late deposited eggs develop in the following season. Eggs deposited on willow twigs in the greenhouse begin to develop like those in favorable conditions out of doors, but do not hatch out. Those brought into the greenhouse immediately after one or several freezings will hatch out. Thus it appears that freezing is necessary for the completion of development.

In studying the life history of the aphids we find that parthenogenesis and the determination of sex are directly related. It is quite evident that fertilization does not play a direct role in the determination of sex as found in some of the Hemipterean insects where the chromosomes vary in size and number in the different germ cells. If it did we would expect to find two distinct parthenogenetic lines beginning at the time of fertilization of the winter eggs. In the one the paternal characters would dominate throughout the parthenogenetic series and give rise to males only in the fall of the year when the sexual generation appears. In the other, the female characters would dominate and give rise to sexual females only. We were unable to find a single instance where a given stem mother gave rise directly to either a male (paternal) or female (maternal) line. The first evidence we do have of sex being separated, i. e., a dominance of either male or female characters, occurs in the fifth parthenogenetic generation where a single parthenogenetic individual produces presexual forms that give rise to either all

males or females, i. e., males and females are not produced by the same presexual parent. We can not consider the individuals of the fifth parthenogenetic generation as sex hybrids with either male or female characters dominant. If either were true, it would be difficult to account for the production of both sexes under the same conditions. Nor can we consider the parthenogenetic forms (CASTLE, 1903) as sex hybrids in which there is a uniform dominance of the female character. Were this the case, it would be equally difficult to account for the appearance of males, as the parthenogenetic eggs which produce the males have but one polar body formed and the female character which dominates would not be eliminated.

The view is presented by (STEVENS, 1905) that in parthenogenetic eggs which undergo no reduction, dominance of sex character may be reversed by external conditions. This view can not be applied in the case of the aphids I have studied. If it were true we would not have the appearance of both male and female under like conditions at the same season or time of the year, as occurs in the species studied.

There are no differences in the size and structure of the ova which produce males and females. The number and form of chromosomes are alike in both instances. We could hardly conceive that the sex determinant is found in any particular chromosome. If it is, its behavior is the same in the parthenogenetic eggs that produce either male or female. It is possible that the distribution or division of the chromosomes in the formation of the polar body, which may be qualitatively different, plays the role of sex determinant. Just what the determining factor is, as to whether a parthenogenetic egg shall produce a male or female under the same external conditions can only be conjectured, but the weight of evidence seems so indicate that the determination of sex is due to a structural difference in the chromosomes.

As stated above, the chromosomes are constant in size and number, but vary in the number and size of chromomeres for each chromosome. Again it seems possible that the chromosomes may perform a definite and special function in sex production without being in themselves qualitatively or quantitatively different, except in the degree of their special activity. This later view is suggested very forcibly from the fact that the completely formed chromosomes are alike in number and size in the male and female producing ova.

## History of the germ cells.

### 1. Spermatogenesis.

The history and formation of the germ cells of the successive generations is one of the most striking features in the development of the aphids. They are the first cells differentiated and are recognizable when the blastoderm begins to invaginate at the posterior pole of the egg. The early stages in the formation of the reproductive organs in the male and female producing forms are indistinguishable.

The adult testes of *Melanoxanthus salicis* are paired, each part consisting of five more or less radially arranged lobes. The blind end of each lobe is larger than the proximal end, which tapers down and becomes more tubular. The five lobes unite at a common point and form the vas deferens, which meets its fellow on the opposite side. Each lobe is composed of a number of cysts. In Pl. 51, Fig. 45, the longitudinal section of a single lobe shows eight cysts, containing sex cells in different stages of development ranging from the growth period to the nearly completely developed sperm. The cells of any individual cyst vary slightly in their stages of development.

The cells of the last spermatogonial division are composed of a clear homogeneous mass of naked protoplasm. The nucleoplasm is clearer and less granular than the cytoplasm. At the beginning of the last spermatogonial division (Pl. 53, Fig. 62—63), the chromatin collects at definite points on the spireme (Fig. 64), and forms six distinct chromosomes, four large and two small (Fig. 65—67). This difference in size of chromosomes is a constant feature throughout spermatogenesis. The chromosomes arrange themselves in an equatorial plate (Fig. 68). The different phases in the last spermatogonial division are shown in Fig. 69—73. The division of the nucleus and cytoplasm is not always simultaneous. In some instances the daughter nuclei are in late telophase before the cytoplasm begins to divide (Fig. 73). The six chromosomes are distinct at the close of the last spermatogonial division, but immediately at the beginning of the growth period they lose their individuality, assume a granular condition (Fig. 75), and collect in a single homogeneous mass within the center of the nucleus. The chromatin remains in this condition during the growth period (Fig. 75—76). In the early prophase of

the first spermatocyte division the chromatin granules collect at definite points and form a distinct spireme (Fig. 77—78). The spireme shortens (Fig. 78—80) and the chromatin masses at different points on the spireme (Fig. 81—83). This process continues until the six definite chromosomes are formed (Fig. 84—86). There is no nuclear membrane formed but the nucleoplasm is distinctly clearer than the cytoplasm. There is apparently no fusion of chromosomes during the growth period. The somatic number six is found in the prophase of the first spermatocyte division. The chromosomes unite end to end in the prophase of the first spermatocyte division (Fig. 87—88). The four large form two pairs, and the two small chromosomes one pair. These fused pairs of chromosomes have the same characteristic shape as the single chromosomes except that they are larger (Fig. 89). The three bivalent chromosomes are arranged in an equatorial plate and the nuclear and cytoplasmic areas are distinct (Fig. 90). There is no definite achromatic spindle formed, but in the early metaphase (Fig. 91), as the chromosomes divide, they remain connected at a common center or point by thread-like fibers, which have the same affinity for stain as the chromatin (Fig. 92). In passing from the metaphase to the telophase these fibres become more united and form a common interzonal mass of fibres (Fig. 93—96). In the late telophase these fibres loose their immediate connection with the chromosomes (Fig. 95), but persist in the cytoplasmic area after the spermatocytes have completely divided (Fig. 97). There is a short resting stage before the second spermatocyte division (Fig. 98). The first maturation or spermatocyte division separates paired chromosomes. The spermatocytes of the second generation have three chromosomes, two large and one small (Fig. 99). In the second spermatocyte division, the interzonal fibres exist as in the first, but play no part in the formation of the sperm. The early transformation stages of the spermatids before the cytoplasm begins to elongate are shown in Fig. 107—110.

The nucleolus first appears after the last spermatogonial division at the beginning of the growth period. It is found in its earliest stage in the center of the chromatin area (Fig. 76). It has the same affinity for stain as the completely organized chromosomes. Before the chromosomes become distinct the nucleolus passes to the periphery of the nucleus and divides (Fig. 82). Or as in some instances, it divides before passing to the periphery. The nucleolus

appears only in the growth period and early prophase of the first spermatocyte division. In the ova of the same species nucleoli appear in the germinal vesicle during the growth period and disorganize within the nucleoplasm when the polar bodies are formed.

Degenerating cells are found in the cysts of the different lobes of the testes. Seldom more than two cysts in a single lobe are affected. These degenerating cells are found at the close of the last spermatogonial division and in the prophase of the first spermatocyte division. Degeneration in the first instance is shown by a failure of the chromosomes to pass into the granular condition at the beginning of the growth period as occurs in the normal cells. The chromosomes instead fuse in a common mass, which stains very dark. The cytoplasm becomes very clear, more granular and almost entirely disappears, leaving a faint ring of cytoplasm around the dark chromatin mass (Fig. 111—112).

In the second instance the chromatin spireme, instead of forming the distinct chromosomes, becomes a homogeneous mass (Fig. 113). This fused nuclear mass often divides within the cytoplasm and gives the appearance of a multinucleate cell (Fig. 114—116). WILCOX, 1895, in *Cicada tibicen* and *Caloptenus femur-rubrum* found that degeneration and amitosis as well affected only the spermatogonia.

## 2. Ovogenesis.

### a) Parthenogenetic generation.

The reproductive organs consist of ten follicles in two groups. Each follicle is distinctly divided into three parts, end ligament, ovariole or end chamber, and oviduct. The oviducts of both sides lead to a common uterus. The structure and appearance of a single follicle as shown in Pl. 50, Fig. 43, gives the exact relation of the three parts or divisions. The end chamber is almost completely filled with the nutritive or ovarian glands. Two ova are plainly visible at the proximal end of the end chamber. The ova just before entering the oviduct are connected with the inner ends of the ovarian glands by the nutritive string. The polar body is formed immediately after the egg enters the oviduct (Fig. 43). A more advanced stage of an ovum in the early formation of the blastoderm is shown in the oviduct. From five to six embryos in different stages of development may be found in a single oviduct.

The ovogonia at the last ovogonial division are composed of a

naked granular mass of protoplasm. The nucleoplasm is clear and finely granular. The chromatin is in a granular condition (Pl. 53, Fig. 117). All of the germ cells that enter the end chamber are potential ova, but all do not develop. This is more particularly true of the ova near the end of any generation. Only one ovum within the end chamber begins development at a time, although two to six ova may be present. Why one ovum within the end chamber at the proximal end begins growth in preference to another is a difficult question to answer. The growth does not begin until the ovum is connected with the nutritive string. This would seem to indicate very strongly that growth is initiated by the nutritive string. The cytoplasmic conditions of the ovarian glands, nutritive string and ova are very similar. LUBBOCK, 1859, maintained that the eggs and nourishing cells were modifications of the epithelium of the end chamber. METSCHNIKOFF, 1866, studied the formation of the end chamber in the viviparous aphids. The end chamber he says arises from a mass of cells in which the more peripheral become the follicular epithelium and the inner cell mass becomes the eggs and nourishing cells. This early interpretation was correct with the exception that the egg cells do not originate from the inner cell mass in common with the nourishing cells or ovarian glands, but originate from the follicular epithelium at the base of the end chamber. BALBIANI, 1870, held that the ovarian glands and ova originate from a special nucleated mass of protoplasm in the center of the end chamber by a process of budding and that the ovarian glands were abortive ova or sister cells of the true ova. Furthermore, he explained the attachment of the eggs to the central cell mass — ovarian glands — of the end chamber by their persistent union with the central cell from which they originated by division. WILL, 1885—1886, considered the ovarian glands of the end chamber as ooblasts, formed by a large nucleus surrounded by a very clear protoplasmic mass and that the nucleus of the ooblast divided into masses of the second order, which became scattered through the protoplasm. Each mass of chromatin is the origin of a vitellogene cell or an epithelial cell and that which remains of the ooblast nucleus becomes the germinal vesicle. These peculiar activities in the ovarian glands, — ooblasts —, as WILL describes are present but their function concerns that of nutrition alone. KORSCHULT, 1886, in his paper on the origin and significance of the different elements, — nutritive, epithelial cells, etc., — says these elements are all



potentially equal in their early history in the formation of the follicles, but become differentiated in their early embryonic development.

The differentiation of a common group of germ cells is well marked in the aphids in the formation of the reproductive organs. The ovarian glands and nutritive string are well developed before the ova enter the end chamber. The condition of the ova at the beginning of the growth period is shown in Fig. 118. The chromatin granules are collected into larger masses. Fig. 119 shows the condition of the germinal vesicle in the center of the egg. The nuclear membrane is not very distinct. As the germinal vesicle moves to the periphery the chromatin collects into six distinct groups (Fig. 120). The nuclear area is very clear, while the cytoplasm is more granular and vacuolated. The wall of the germinal vesicle now breaks down and the nucleoplasm fuses with the cytoplasm. The chromosomes become less granular and stain very dark (Fig. 121). The achromatic activities are not well marked, but the chromosomes become arranged in an equatorial plate (Fig. 122) and divide equally, forming a single polar body (Fig. 123—123). Six chromosomes, the somatic number, are found in the polar body and cleavage nucleus. There is no reduction in the formation of the polar body. The polar body does not pass out of the egg, but remains near the periphery in the cytoplasm. It stains as a dense homogeneous mass and persists after cleavage has begun, but finally disorganizes. The cleavage nucleus passes from the periphery to the center of the egg after maturation, where it enters into a short resting stage.

The maturation of the parthenogenetic eggs is very interesting on the account of its bearing on the theory of fertilization by the second polar body and the individuality of the chromosomes. The six chromosomes, four large and two small, are constant throughout parthenogenetic reproduction and divide equally in the formation of the single polar body. The number of parthenogenetic generations does not affect the usual course in the maturation of the fertilized eggs. The idea that the second polar body determines the male sex has no significance in the parthenogenetic eggs of the aphids. MINOT, 1877, suggested that parthenogenesis may be due to the failure to form polar bodies, i. e., the entire chromatin remained within the egg, — hermaphroditic, — and is capable of further development without the addition of chromatin from the male cell. BLOCHMANN 1888, found in aphids that the eggs which developed

parthenogenetically only one polar body is formed; in those which required fertilization, two polar bodies were formed and that in insects in general the polar bodies are not thrown off, but that the chromatin mass remains in a vesicle in the protoplasm of the egg near the periphery and are often called polar nuclei.

PETRUNKEWITSCH, 1902, in studying *Apis* found that the eggs deposited by the queen in drone cells never showed any signs of being fertilized. Two polar bodies are always formed. The first polar body always divides with a reduction, half being thrown out of the egg, and the half retained united with the second polar body and formed a "Richtungscopulationskern" with the normal number of chromosomes. This nucleus by three consecutive divisions gives rise to eight cells with double nuclei which ultimately become the testis of the adult drone.

Parthenogenetic eggs from eight different species of aphids were studied for the purpose of comparing the formation and behavior of the polar body. In every instance only one polar body was formed and the chromosomes showed no indication of the formation of a second. The polar body disappears by breaking up into fine granules within the cytoplasm near the periphery of the egg. There is no reduction division in the formation of the polar body. The chromatin behaves as in ordinary cell division. An attempt to explain what stimulates the pronucleus to further development would be purely hypothetical.

#### b) Sexual generation.

The reproductive organs of the sexual aphids are similar to those of the parthenogenetic. Pl. 50, Fig. 29, represents the condition of a single follicle in a half-grown embryo. Each follicle is divided into an end ligament, end chamber or ovariole and oviduct. The end ligament is a continuation of the distal end of the follicle which tapers down to a capillary calibre and is attached to the dorsal wall of the embryo. The end chamber, often called ovariole or in some instances ovary, is the most important or prominent portion in the embryonic development of the reproductive organs. It originates from a cluster of primitive germ cells, which become separated from the completely formed blastoderm where it first begins to invaginate. The more external cells of this group forms an epithelial membrane which becomes the follicular epithelium of the adult follicle. The epithelial cells placed more distally pro-

liferate very rapidly and form the end ligament. Those at the proximal end also proliferate very rapidly and form the oviduct. The proliferation in the formation of the oviduct continues until it meets the invagination of the hypodermis which forms the vagina. The more interior cells of the cluster that do not contribute to the formation of the end ligament and oviduct cease to divide, become glandular and form the ovarian glands of the end chamber (Fig. 29). These glandular cells in their earlier development are often mistaken for the true ova. The end chamber is almost completely filled with these ovarian glands. The peripheral cytoplasm of these glandular cells becomes vacuolated as growth proceeds. In later development the inner ends of these ovarian glands become connected with the nutritive string (Fig. 30). The condition of the follicle at birth in Fig. 30 represents the ovarian glands as almost completely developed. The follicular walls of the end chamber now become lenticular, except at the extreme proximal end where some of the follicular cells continue to divide and give rise to the ova. Three ova are plainly visible in the lower end of the end chamber. The cytoplasm of the nutritive string has begun to surround the ovum in the center of the other two. The ovum becomes united with the cytoplasm of the nutritive string immediately after growth begins. Very rarely does more than one ovum become connected with the nutritive string at a time. Ova that fail to unite with the nutritive string do not develop, but gradually become disorganized within the cytoplasmic contents of the end chamber. Fig. 31 shows a cross section of an ovum at the time of entering the oviduct at the extreme base of the end chamber. The condition of the follicular wall is plainly represented. Some of the follicular nuclei are in mitoses which give rise to the ova. These potential germ cells continue to pass from the follicular wall into the basal cavity of the end chamber, until the aphid is almost completely grown, or as found in some instances until the beginning of the deposition of the winter eggs. Less than half of the ova that enter the end chamber develop.

The ovarian glands reach their adult condition at the beginning of the period of deposition as shown in Fig. 32. The follicular nuclei at the base of the end chamber no longer divide, and the ova cease to be formed. Fig. 32 shows the exact relation of the ovarian glands, nutritive string and ovum. The true condition of the follicle at the end of deposition of the winter eggs is represented

in Fig. 33. The ovarian glands have begun to disorganize. A completely formed ovum is attached to the nutritive string. Some of the ova that have reached the end of the growth period do not undergo farther development. This condition is found only near the end of deposition when the aphid cease feeding.

The condition of the ovogonia before the last ovogonial division is shown in Pl. 49, Fig. 1—4. The cytoplasm is homogeneous. There is no definite cell wall. The chromatin granules collect and form a spireme (Fig. 2). The spireme divides transversely and forms six chromatin rods, four large and two small (Fig. 3—4). In the late prophase the chromosomes lose their identity and collect in a more common mass in the equatorial plate (Fig. 5), but in the late anaphase the chromosomes are more distinct (Fig. 8). The polar view of the telophase (Fig. 9) shows the reappearance of the two small and four large chromosomes.

Immediately after the last ovogonial division, the ova enter the distal end of the end chamber and begin their period of growth as shown in Fig. 11. Before the ovum become connected with the nutritive string the nuclear area increases more rapidly than the cytoplasmic area. The ova at this stage of development are composed of a naked mass of cytoplasm, slightly granular, and a clearer nuclear area containing the six chromosomes. The chromosomes now break up into chromomeres. The chromomeres of the large and small chromosomes vary in size. Some of the chromosomes show four distinct chromomeres but this number is not always constant.

The chromosomes (Fig. 12) become granular and lose their affinity for stain. When the ovum becomes connected with the nutritive string the cytoplasmic area increases more rapidly than the nuclear area or germinal vesicle. In Fig. 12 the condition of the ovum is represented as it enters the oviduct. The cytoplasmic granules increases in size and become more variable. The cytoplasm next to the clear nuclear area becomes more dense and has the appearance of a nuclear wall or membrane. As growth continues (Fig. 13) the cytoplasmic area becomes vacuolated and has a slightly granular appearance. The chromosomes are collected into a single homogeneous mass. In the following stage of development (Fig. 14) the ovum becomes more elliptical. The vacuoles of the cytoplasm increase in size and show a more definite reticular condition. The nucleus is in the synapsis stage.

The ovum at the end of the growth period (Fig. 15) shows a

complete reticular condition of the cytoplasm. The yolk granules that are deposited in the reticular spaces grow very rapidly. The peripheral layer of cytoplasm or periplasm is less reticular and does not contain any yolk granules. The nucleus or germinal vesicle is found in the center of the egg with a well organized nuclear wall.

The reduction of chromosomes occurs during the growth period of the ovum. The behavior of the germinal vesicle is very interesting. Starting with the germinal vesicle in the center of the ovum (Fig. 15), the nucleoplasm becomes differentiated into two distinct areas. A very dense granular outer part and a clearer inner part free from granules which contain the chromatin. The chromatin granules become more distinct and form a definite spireme (Fig. 16—17). The germinal vesicle during the process of maturation moves from the center of the egg to the periphery. The spireme thread divides transversely and forms three distinct chromatin rods (Fig. 18—19). The germinal vesicle increases in volume during maturation as it passes to the periphery. The wall of the germinal vesicle does not break down until after it reaches the extreme periphery and the polar bodies are formed.

The achromatic activities of mitosis are absent and the chromosomes act more or less independently although they pass through the same conditions in division as if the true spindle was formed. The chromosomes divide longitudinally in the early prophase of the first maturation division (Fig. 20) and the first polar body is formed (Fig. 21). The second division probably separates univalent chromosomes. The second polar body is represented in Fig. 22—23.

After the formation of the polar bodies the chromatin of the pronucleus becomes granular (Fig. 24) and the wall of the germinal vesicle breaks down. The nucleoplasm fuses with the periplasm around the entire periphery of the egg, and forms the band of cytoplasm which becomes evenly distributed over the entire surface of the egg and later becomes the cytoplasm of the blastoderm cells. The fusing of the nucleoplasm and periplasm is represented in Fig. 25. The polar bodies now appear as two compact masses of chromatin. The pronucleus at this stage has a granular appearance and is scarcely distinguishable. In a tangential section of a little later stage shown in Fig. 26 the polar bodies are still plainly visible and the pronucleus has slightly increased in size and the three chromosomes are in the vesicular condition. This section gives a

better idea as to how the nucleoplasm spreads out over the surface of the egg. In a little later stage than the preceding (Fig. 27), the polar bodies have almost disappeared within the cytoplasm near the periphery of the egg. The pronucleus is somewhat larger but the chromosomes have no longer their vesicular appearance and appear more as a regular granular mass. The pronucleus now moves from the periphery to the center of the egg (Fig. 28). During this passage to the center the pronucleus is surrounded by a scanty mass of cytoplasm. The chromatin remains in the resting condition and it is impossible to detect any chromatic changes.

The male and female pronuclei are represented in Pl. 52, Fig. 53. A little later stage just before fusion is shown in Fig. 53a. The three chromosomes, two large and one small, are shown in each pronucleus. The fusion of the pronuclei occurs immediately after deposition.

The irregularity in the periplasm as seen in Fig. 53 is caused by the nucleoplasm from the germinal vesicle, which has not yet become evenly distributed around the periphery. The interior of the egg is filled with a compact mass of yolk granules and contains but little cytoplasm.

### 3. General conclusions.

Judging from the early differentiation of the cytoplasm in the ovum during the growth period we can safely conclude that the cytoplasm functionally becomes divided into two separate regions, destined to play a different role in later embryonic development. The outer or peripheral cytoplasm which is slightly reticular and non granular becomes the cytoplasm of the blastoderm cells, while the inner highly granular and reticular cytoplasm with its contained yolk is wholly nutritive.

The prevalent idea that the development of aphids is unstable and controlled directly by external conditions is certainly very misleading, especially the idea that unfavorable conditions or lack of food is a direct cause for the appearance of the winged and sexual forms. We find in the species studied that just the reverse is true and that the greatest number of winged forms are found in the second parthenogenetic generation where in some instances ninety-five per cent. may become winged, especially those found on the host in good conditions which furnished an abundance of food. Why some of the hypodermal cells of the thorax begin to divide, evaginate

and form the adult wings in a few days is not known, but whatever the cause may be, the abundance of food favors their rapid development. In case of the sexual forms scarcity of food retards growth and lengthens the time for each succeeding generation and prevents the appearance of the sexual forms at the usual time, as a definite number of parthenogenetic generations intervenes before the appearance of the sexual forms.

The continuity of the chromosomes, four large and two small, throughout the entire parthenogenetic generations as well as in the sexual generations supports the hypothesis of the individuality of the chromosomes.

The theory that in the parthenogenetic eggs the female character is dominant and eliminated by the second polar body cannot be applied, as but one polar body is formed. The dominance of either male or female character if removed at all must occur in the formation of the single polar body.

One parthenogenetic generation, — presexual, — intervenes after the beginning of the male and female line, before the sexual female and male aphids are produced. Why two parthenogenetic generations are so intimately related in the production of the male and female can not be explained as we were unable to detect any difference in the structure and behavior of the ova. The only differences observable in the generations that are so closely related in the production of the sexual forms is that but few embryos are produced in comparison to the preceding parthenogenetic generations.

### **Early embryological development.**

#### **1. General statement.**

The early cleavage and formation of the blastoderm in the parthenogenetic aphids afford nothing of special interest and will be given very briefly, chiefly for the purpose of comparison with the sexual developing embryo. While on the other hand, the early cleavage and formation of the blastoderm in the sexual developing embryo has not been worked out in detail by any previous author to my knowledge, and will be given more in detail.

The mode of development in the sexual embryo differs greatly from that of the parthenogenetic embryo in the same species, but when development is complete in both instances it is impossible to distinguish between the two embryos from external appearances.

## 2. Development of the ova of the parthenogenetic and presexual generations.

After the formation of the polar body the nucleus passes to the center of the egg. The prophase of the first cleavage nucleus is shown in Pl. 53, Fig. 127—128. The polar body is visible near the periphery as a dark chromatin mass. The spindle of the first cleavage is well organized (Fig. 129). The cytoplasm is vacuolated. After the first cleavage, the daughter nuclei pass nearer the periphery. All the subsequent divisions of the cleavage nuclei occur near the surface of the egg. The position of the cleavage nuclei after the first and second cleavages is shown in Pl. 50, Fig. 34—35. After the third cleavage (Fig. 36—37), the egg becomes more elliptical and the nuclei take a position nearer the surface of the egg (Fig. 38—39). The nuclei divide simultaneously and pass through a short resting stage after each cleavage. The nuclei have a distinct nuclear membrane (Fig. 38). As the egg elongates the cleavage nuclei fuse with the peripheral cytoplasm of the egg. The peripheral cytoplasm separates into parts corresponding to the cleavage nuclei (Fig. 40).

The cleavage nuclei that do not pass to the periphery in the formation of the blastoderm divide once or twice mitotically and prepare the yolk for assimilation. The yolk originates as granules within the cytoplasm. These granules increase in size and form spherical-like masses with yolk nuclei in the center (Fig. 41).

The blastoderm forms a continuous epithelial band around the egg except at the extreme posterior end, where the so-called blastophore is formed. On either side of this opening the blastoderm begins to invaginate by a rapid proliferation of the blastoderm nuclei (Fig. 41—42).

The nuclei of the entire blastoderm may divide once or twice before invagination begins. Thus the blastoderm may become one or several cells thick (Fig. 42).

The blastoderm now has reached its maximum growth and the part which does not invaginate becomes more reticular and forms the serosa.

The development of the ova in the parthenogenetic generations and the presexual or last parthenogenetic is the same. The only difference is that the presexual individuals contain but few ova and



that the ova of the unborn embryo do not leave the ovary until after birth.

Immediately after invagination begins the embryo is provided with a new supply of yolk from the follicular epithelium (Fig. 42). These epithelial cells which produce secondary yolk completely fill the lumen of the oviduct near the posterior end of the developing egg.

It is often very difficult to distinguish between these nutritive cells and the cells of the oviduct wall from which they originate. STEVENS (1905) in *Aphis rosae* describes at the base of the embryo two conspicuous cells which apparently guard a valvular opening in the wall of the oviduct through which the secondary yolk of WILL (1889) passes into the embryo.

This interesting phenomenon of guard cells does not appear in *M. salicis*. The secondary yolk does not pass direct from the walls of the oviduct into the embryo, but pass into the lumen of the oviduct where the nuclei divide and form the yolk. The entrance of the secondary yolk into the embryo is represented in Fig. 42.

### 3. Development of the ova of the sexual generation.

The first division of the cleavage nucleus occurs in the center of the egg (Pl. 52, Fig. 54). The succeeding cleavages until the sixth occur simultaneously. The descendants from each daughter cell of the first cleavage nucleus contribute to the formation of the blastoderm. According to WEISMANN (1882) in *Rhodites* and *Biorhiza aptera* (*cynipidae*) the cleavage nucleus first divides into two nuclei, one shifting posteriorly and the other anteriorly. The posterior nucleus by division gives rise to nuclei that take part in the formation of the blastoderm. The anterior nucleus, after the completion of the blastoderm, produces by division the nuclei of the so-called inner germ-cells or yolk-cells.

The second and third cleavages are shown in Fig. 55—56. The descendants of each daughter nucleus can be readily traced until after the fifth division. The cleavage nuclei derived from one of the daughter nuclei takes a more posterior position, while those from the other daughter nucleus take a more anterior position in the egg. The cleavage nuclei are surrounded by a small star-shaped mass of cytoplasm. The periphery of the egg shows the narrow band of cytoplasm in which the cleavage nuclei that form the blastoderm finally become imbedded.

The position of all the cleavage nuclei resulting from the four

divisions are represented in Fig. 57. We can readily distinguish the eight nuclei that are situated more posterior from those that are found more anterior. This interesting phenomenon has no special bearing on the later development except that the posterior half of the blastoderm approximately is formed from the offspring of one daughter nucleus, while the anterior half is formed from the offspring of the other daughter nucleus. The final outcome is, since only a very small part of the posterior end of the blastoderm forms the germ band, that the cleavage nuclei resulting from one of the daughter nuclei, that is situated more posteriorly give rise to the entire germ band, part of the serosa and part of the yolk nuclei; while the offspring from the more anterior daughter nucleus gives rise only to a part of the serosa and part of the yolk nuclei.

The formation of the blastoderm begins uniformly over the entire surface of the egg, except at the extreme posterior end which remains almost entirely free from cleavage nuclei while the blastoderm is forming (Fig. 58). The cleavage nuclei pass to the extreme surface of the egg (Fig. 58) and enter the peripheral layer of cytoplasm. The cleavage nuclei that do not pass to the periphery of the egg become active centers for the digestion of the yolk spheres. WHEELER (1889) found in *Blatta* that all the cleavage nuclei passed to the surface of the egg and took part in the formation of the blastoderm, while the center of the egg was devoid of nuclei and that the yolk cells or nuclei appeared later by the wandering of cells from the blastoderm into the interior of the egg.

The point at which cleavage nuclei reach the surface of the egg varies in different groups of insects. In *Muscidae* (GRABER) the formation of the blastoderm begins at the posterior end of the egg. In *Blatta* (WHEELER) the first cells that form the blastoderm appear on the ventral surface, i. e., the future ventral surface of the embryo. In *Pieris* (BOBRETZKY) the blastoderm cells first appear at the anterior end or pole of the egg. In *Hydrophilus* (HEIDER) the blastoderm first forms around the middle of the egg as a transverse girdle somewhat nearer the posterior pole of the egg and develops last at the poles of the egg.

In *M. salicis* the blastoderm begins uniformly over the entire surface of the egg except at the posterior pole. The cleavage nuclei in the formation of the blastoderm divide but once after reaching the surface of the egg (Fig. 59).

The blastoderm before invagination never becomes more than

one cell thick (Fig. 60). When the formation of the blastoderm is complete (Fig. 60), there is a short inactive period and the cytoplasm of the blastoderm now constricts between the blastoderm nuclei and each cell becomes a naked mass of cytoplasm with a nucleus in the center. This constriction of the cytoplasm is only temporary and the blastoderm soon becomes a continuous band of cytoplasm with its nuclei. None of the blastoderm cells except those at the extreme posterior end of the egg take part in the formation of the germ band.

At the close of the short inactive period the cells at the posterior end of the blastoderm begin to divide very rapidly (Fig. 61) and invaginate. The cell walls now become more distinct (Pl. 51, Fig. 49). The condition at the beginning of invagination and the relation of the invaginated part to the secondary yolk is shown in Fig. 50.

The vitelline membrane is not represented in this figure. The yolk digesting nuclei are connected by cytoplasmic cords and thus bring the yolk in direct connection with the developing germ band (Fig. 50). As invagination continues the secondary yolk mass and the cytoplasmic cords connecting the yolk nuclei move toward the anterior pole of the egg (Pl. 52, Fig. 52). This invagination continues until the germ band is entirely within the center of the egg (Pl. 51, Fig. 51). The germ band now becomes separated from the uninvaginated part of the blastoderm, which becomes very lenticular and forms a continuous epithelial layer enclosing the yolk mass with the tubular-like germ band in the center. The germ band now resembles a tube with a uniformly thickened wall. The tubular germ band during invagination is open at either end but closes when invagination is complete and becomes differentiated into two distinct parts or regions. The part which becomes the embryo proper and the part which becomes the amnion (Fig. 51). That part of the blastoderm which invaginates first becomes the posterior end of the embryo, while the part which invaginates last becomes the anterior end.

The secondary yolk which is always found at the posterior end of the egg is very closely related to the invagination of the blastoderm. The blastoderm cells next to the secondary yolk begin to invaginate first. This yolk originates from the follicular nuclei of the oviduct wall which completely fills the lumen of the oviduct next to the posterior end of the egg. Pl. 51, Fig. 46, shows the nuclei passing into the posterior end of the egg. These nuclei after entering the egg divide several times mitotically. The chromatin

breaks up into smaller parts and becomes vesicular. These small vesicles have the appearance of nuclei and may divide. These small vesicles now unite and form common spherical masses (Fig. 47). One or more of these follicular nuclei may contribute to the formation of a single mass. Some of these yolk like spheres do not unite into a common mass, but remain isolated and function as food in the growth period of the embryo. The secondary yolk passes into the interior of the embryo and the part not used up by the embryo as food persists throughout the entire life of the aphid in the body cavity surrounding the reproductive organs. In case of scarcity of food these secondary yolk masses become quite small, and in very severe condition they are almost completely absorbed by the aphid. The primary yolk does not pass direct into the body cavity, but is first changed into a fluid like substance by the yolk nuclei and then taken up by the embryo. The secondary yolk spheres contain chromatin like granules, while the primary yolk spheres are entirely free from chromatin.

#### 4. Comparison and correlation.

The general plan of development in the aphids is similar in the parthenogenetic and sexual generations and differs only in the more minor points.

The origin of the ova from the follicular wall of the oviduct at the base of the end chamber is the same in the parthenogenetic and sexual individuals. The ova of both are composed of a naked mass of cytoplasm with the germinal vesicle in the center. There are six chromosomes, four large and two small. This number is also true of the male cells at the corresponding stage of development. The reduction of the chromosomes in the sexual ova occurs during the growth period. In the male cells reduction occurs in the early prophase of the first spermatocyte division. No reduction occurs in the parthenogenetic ova.

There is a striking difference in the growth period of the ova. In the parthenogenetic forms the growth of the ova continues after the formation of the single polar body and is most rapid during early cleavage. While in the sexual forms the growth of the ova is entirely complete before the formation of the polar bodies. This difference is an adaptation to the conditions external to the ova. In the one instance cleavage occurs while the egg is in the oviduct.

In the other the cleavage does not take place until after the eggs are deposited.

The mode and formation of the nutritive elements are of special interest in the development of the aphid embryo. The most prominent part in the early formation of the reproductive organs is the ovarian glands, which become differentiated before the ova enter the oviduct. Their function is entirely nutritive and become connected with the ova by means of the nutritive string. These nutritive glands are entirely used up and are seldom found in an individual, where all the embryos are completely developed. In the parthenogenetic forms the ovarian glands are poorly developed, while in the sexual they are highly specialized and play an important part in the formation of the primary yolk.

The primary yolk is very scanty in the parthenogenetic ova and when the blastoderm of the developing embryo begins to invaginate the embryo is supplied with the secondary yolk, which enters the embryo at the posterior end of the blastoderm. In the sexual developing eggs the primary yolk is very abundant. The secondary yolk is formed in the posterior end of the sexual egg just before maturation.

The relation of the secondary yolk to the invaginating blastoderm is quite similar in the parthenogenetic and sexual embryos and has the same function in both cases.

The abundance of yolk in the sexual ovum and its scarcity in the parthenogenetic ovum at the beginning of embryonic development does not modify or change the result of the developing embryo. The cleavage and behavior of the cleavage nuclei in both instances are the same.

There is an interesting distinction in the behavior of the invaginating blastoderm. In the sexual developing embryo where we would expect the abundance of yolk to interfere with the invagination, the invagination is more complete, i. e., the germ band before we can detect any differentiation of organs is completely invaginated or immersed within the yolk and separated from the uninvaginated part of the blastoderm which now becomes the serosa. The result is that we have the undifferentiated germ band entirely free within the yolk, which is now completely surrounded by the epithelium or serosa (Pl. 51, Fig. 51). On the other hand, in the parthenogenetic developing embryo with a scarcity of yolk the invagination is less complete, and the uninvaginated part of the blasto-

derm or serosa, amnion and germ band are continuous until after the differentiation of the organs have begun.

The resulting completely developed embryo in both instances is apparently the same, in size, structure and appearance.

The amnion in the parthenogenetic forms can be recognized before the invagination is complete, while in the sexual developing embryo the amnion can not be distinguished until after the germ band is completely separated from the uninvaginated part of the blastoderm and when the differentiation of the germ band begins. The vitelline membrane and chorion are present only in the sexual eggs.

In the adult aphid, where nearly all of the embryos have reached their later stages of development, the reproductive organs undergo a remarkable change. The specialized ovarian glands of the end chamber have entirely disappeared and the follicular wall of the oviduct becomes a thin tough membrane with a few disorganized nuclei.

This change is most marked in the sexual females, where it is very difficult to find the end chamber or ovaries of the reproductive organs after the eggs have reached their growth. The abdomen of the adult female becomes a hypodermal-like sac filled with eggs, being separated only by the thin membranous oviduct wall which can be recognized under high power. This deterioration of the reproductive organs was found in all the species studied, being especially well marked in the sexual generation where the yolk is completely formed before embryonic development begins.

### **Brief summary of results.**

The somatic number of chromosomes, — six —, is a generic characteristic. The chromosomes vary in size, four large and two small. This number and size of chromosomes is constant in both the sexual and parthenogenetic forms.

In the male, the six univalent chromosomes unite end to end in pairs in the early prophase of the first spermatocyte division and form two large and one small bivalent chromosome. There is a short resting period between the first and second spermatocyte division. Each spermatid receives three chromosomes, two large and one small. No accessory chromosome is present. The first division separates bivalent and the second division divides univalent chromosomes.

The six chromosomes at the beginning of the growth period in the sexual ova pass into the resting stage and the reduced number

three, — two large and one small — are found in the prophase of the first maturation division. Both polar bodies are formed before the germinal vesicle breaks down. Fertilization occurs at the time of deposition and the male and female pronuclei unite shortly after the eggs are deposited. Both polar bodies remain within the egg cytoplasm near the periphery and disappear before the beginning of cleavage.

In the ova of the parthenogenetic females the six chromosomes are found in the prophase of the single maturation division. No reduction occurs and the chromosomes divide equally as in the somatic mitoses. The polar body does not disappear immediately as in the sexual ova, but remains within the egg near the periphery as a dark compact mass of chromatin and does not disappear until after the fourth cleavage.

There are no perceptible differences in the sexual and parthenogenetic ova at the beginning of the growth period. They originate from the follicular epithelium at the base of the end chamber.

Cleavage always begins in the center of the egg. The place of division for the subsequent divisions varies. Descendants from both daughter cells of the first cleavage contribute to the formation of the blastoderm. The cleavage nuclei resulting from one daughter nucleus only form the germ band. All of the cleavage nuclei do not pass to the periphery in the formation of the blastoderm. Those that remain within the yolk area aid in the digestion of the yolk and prepare it for assimilation. The blastoderm begins uniformly over the entire surface of the egg. When the blastoderm is completely formed, there is a short inactive period, — sexual embryo.

The uninvaginated blastoderm becomes the serosa. The germ band is completely separated, — sexual, — from the uninvaginated blastoderm. The germ band is of the completely immersed type.

The parthenogenetic embryo is provided with yolk as needed in the process of development.

In the sexual embryo the yolk is completely formed before fertilization.

The sexual males and females develop from parthenogenetically produced ova, while the first parthenogenetic generation develops from sexually produced ova.

The primary yolk originates within the cytoplasm of the egg.

The secondary yolk originates from the follicular nuclei without the egg.

A definite number of parthenogenetic generations are produced before the sexual male and female appear. External conditions do not increase or decrease the number of parthenogenetic generations. The greatest number of winged forms appear in the second generation, especially when the food is abundant. The parthenogenetic developing embryo within the winter or sexual egg passes through the winter in a half-grown condition.

A distinct male and female line begins in the fifth parthenogenetic generation. The individuals of the presexual or last parthenogenetic generation produce either all males or all females. But two generations contribute directly to the formation of the male and female, i. e., the fifth and presexual generations.

### Material and methods.

The material upon which this paper is based was collected during the summer and fall months of 1903 and 1904. Different killing reagents were used with varying degrees of success. Corrosive sublimate, acetic acid mixture, gave the best results.

Saturated sol.  $\text{HgCl}_2$  in 50% alcohol      94 volumes

Glacial acetic acid C. P.                      6      „

The killing fluid was heated to 70° C and poured suddenly over the material to be killed. In 5 to 10 minutes the fluid was poured off and replaced by the cool. After killing, the head and part of the thoracic region were removed.

In case of the egg, they were punctured with a fine needle. The material was then dehydrated, cleared in xylol and preserved in paraffine.

The material was sectioned from 6 to 10  $\mu$ 's thick and stained on the slide. The iron-alum haematoxylin stain gave the best results.

Hull Zoological Laboratory,  
The University of Chicago.  
July, 1905.

---



### Bibliography.

---

1. ASHMEAD, WM. H., 1890, A generic synopsis of the Aphididae, in: *Entomol. Americana*, Vol. 5, No. 10/11, p. 183—189.
2. BALBIANI, E. G., 1882, Sur la signification des cellules polaires des insectes, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 95.
3. BLOCHMANN, F., 1887, Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 12.
4. —, 1889, Ueber die regelmäßigen Wanderungen der Blattlaus, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 9.
5. BAUMGARTNER, W. J., 1902, The spermatid transformations of *Gryllus assimilis*, in: *Kansas Univ. Sc. Bull.*, Vol. 1, No. 1.
6. —, 1904, Some new evidences for the individuality of the chromosomes, in: *Biol. Bull.*, Vol. 8, No. 1.
7. BRASS, A., 1883, Das Ovarium und die ersten Entwicklungsstadien des Eies der viviparen Aphiden, in: *Ztschr. Naturwiss.*, Vol. 55.
8. FLOGEL, J. H. L., 1904, Monographie der Johannisbeeren-Blattlaus, *Aphis ribis* L. (mit 9 Figuren), in: *Allg. Zeitschr. Entomol.*, Vol. 9.
9. —, 1905, dsgl., *ibid.*, Vol. 9.
10. —, 1905, dsgl., *ibid.*, Vol. 1.
11. HENKING, H., 1888, Ueber die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insecten und deren Schicksal, in: *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen*.
12. —, 1891, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 51.
13. HUXLEY, T. H., 1858, On the agamic reproduction and morphology of *Aphis*, 2 parts, 5 plates, in: *Trans. Linn. Soc. London*, Vol. 22.
14. KORSCHULT, E., 1886, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 43.

15. LUBBOCK, J., 1851, On the ova and pseudova of Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 149.
  16. METSCHNIKOFF, E., 1866, Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren, in: Z. wiss. Zool., Vol. 16.
  17. McCLUNG, C. E., 1900, The spermatocyte divisions of the Acrididae, in: Kansas Univ. Quart., Vol. 9, No. 1.
  18. MONTGOMERY, T. H., 1904, Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells, in: Biol. Bull., Vol. 6.
  19. PHILLIPPS, E. F., 1903, A review of parthenogenesis, in: Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 42, No. 174.
  20. SUTTON, W. S., 1900, The spermatogonial divisions of *Brachystola magna*, in: Kansas Univ. Quart., Vol. 9.
  21. STEVENS, N. M., 1905, A study of the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*, in: Journ. exper. Zool., Vol. 2, No. 3.
  22. STSCHELKANOVZEW, J. P., 1904, Ueber die Eireifung bei viviparen Aphiden, *Aphis rosae*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 24, No. 3.
  23. WITLACZIL, EM., 1884, Entwicklungsgeschichte der Aphiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 40.
  24. —, 1882, Zur Anatomie der Aphiden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 4.
  25. WHEELER, W. M., 1893, A contribution to Insect embryology, in: Journ. Morphol., Vol. 8.
  26. —, 1889, The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*, *ibid.*, Vol. 3.
  27. WEED, C. M., 1890, Second contribution to the knowledge of certain life histories of certain little known Aphidae, in: Psyche, Vol. 5, No. 157/159, p. 208.
  28. WILL, LUDWIG, 1888, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat.
  29. —, 1883, Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden, in: Arb. zool.-zoot. Institut Würzburg, Vol. 6.
  30. WILCOX, E. V., 1895, Spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum* and *Cicada tibicen*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 28, No. 1.
  31. —, 1896, Further studies on the spermatogenesis of *Caloptenus femur-rubrum*, *ibid.*, Vol. 29.
-

### Explanation of plates.

#### Plate 49.

- Fig. 1. The spireme stage of the last ovogonial division.
- Fig. 2. The division of spireme in the formation of chromosomes.
- Fig. 3—4. Formation of chromosomes, 4 large, 2 small.
- Fig. 5—8. The last ovogonial division.
- Fig. 9. Polar view of last ovogonial division.
- Fig. 10—11. Beginning of the growth period and appearance of chromosomes.
- Fig. 12. Cross section of the distal end of the end chamber with ovum at the time of its entrance into the oviduct.
- Fig. 13. Long section of ovum, showing the distinct germinal vesicle membrane and the granular appearance of the chromatin. *y. s* yolk spheres.
- Fig. 14. Ovum showing nucleus in synapsis.
- Fig. 15. Long. section of part of an ovum showing condition of germinal vesicle in center, at the end of the growth period. *pr* periplasm, *y. s* yolk spheres.
- Fig. 16—17. Section of germinal vesicle only, showing condition of nucleoplasm and the formation of the chromatin spireme. *ncl* nucleolus.
- Fig. 18—19. Division of spireme and formation of chromatin rod or chromosomes.
- Fig. 20. Longitudinal splitting of chromosomes.
- Fig. 21. Long. section of ovum at the time of the formation of the first polar body. *pb<sub>1</sub>* first polar body, *ncl* nucleolus.
- Fig. 22—23. Condition of ovum after the formation of the second polar body. *pb<sub>2</sub>* second polar body, *prn* pronucleus.

Fig. 24. Later stage than preceding, showing granular appearance of the polar bodies and pro-nucleus, just before the breaking down of the wall of the germinal vesicle. *prn* pronucleus, *y. s* yolk spheres.

Fig. 25. Long. section of ovum showing the fusion of the nucleoplasm with the periplasm. *pbs* polar bodies, *prn* pronucleus.

Fig. 26. Tangential section a little later than preceding, showing the spreading of the nucleoplasm. *prn* pronucleus, *pb<sub>2</sub>* second polar body, *pr* periplasm.

Fig. 27. Condition of ovum with polar bodies scarcely visible and the pronucleus moving toward the interior of egg.

Fig. 28. Pronucleus in center of the ovum.

#### Plate 50.

Fig. 29. Long. section of follicle of a half-grown embryo. *e. ch* end chamber, *o. gl* ovarian glands, *ov* ova, *n. s* nutritive string.

Fig. 30. Section of follicle at time of birth, showing last ovogonial division. *ovg* ovogonia; lettering same as preceding.

Fig. 31. Transverse section of follicular epithelium at base of end chamber, showing an ovum during growth, and the origin of the true ova from the follicular cells. *ooj* ovogonia, *f. e* follicular epithelium.

Fig. 32. Condition of follicle at the beginning of deposition, showing the exact relation of the ovarian glands, nutritive string and ovum. *ov* ovum.

Fig. 33. Section of follicle a little later than preceding, containing a completely formed ovum and showing the condition of the ovarian glands near the end of deposition.

Fig. 34—40. Cleavage and formation of the blastoderm in the asexual forms. *pb* polar body, *clv* cleavage nuclei, *bl* blastoderm.

Fig. 41. Long. section of egg with completely formed blastoderm, at the beginning of invagination. Invagination first begins by proliferation of cells at posterior pole. *pc* proliferating cells of blastoderm, *pr. y* primary yolk, *cl* end ligament.

Fig. 42. Section a little older than preceding showing entrance of secondary yolk into the interior. *s. y* secondary yolk.

Fig. 43. Long. section of a single follicle of asexual female. *e. l* end ligament, *o. gl* ovarian glands, *ov* ovum.

Fig. 44. Transverse section of a single cyst showing the prophase of the spermatocyte of the first order.

#### Plate 51.

Fig. 45. Long. section of a single lobe of the testis, showing the male cells in different stages of development. *a* anterior end, *p* posterior, *sp<sub>1</sub>* spermatocytes of first order, *sp<sub>2</sub>* spermatocytes of second order.

Fig. 46. Long. section of the posterior part of a sexual ovum, showing the entering of follicular cells from the follicular walls of the oviduct which form the secondary yolk.

Fig. 47. Transverse section of the extreme posterior end of sexual ovum, showing the transformation of the follicular cells into the secondary yolk. *f. c* follicular cells, *s. y* secondary yolk.

Fig. 48. Transverse section of a single ovarian gland. *k* karyosomes, *cy* cytoplasm, *ch* chromatin with denser portion of nucleoplasm.

Fig. 49. Long. section of posterior end of ovum, with the early proliferation of the blastoderm cells. *bl. c* blastoderm cells, *s. y* secondary yolk, *y. s* yolk spheres or primary yolk.

Fig. 50. Long section of sexual developing embryo at the beginning of gastrulation. *bl* blastoderm, *s. y* secondary yolk.

Fig. 51. Longitudinal section of developing embryo when the germ band is entirely immersed and separated from uninvaginated part of the blastoderm. *s* serosa, *g. b* germ band, *am* part of the germ band which becomes the amnion, *s. y* secondary yolk.

#### Plate 52.

Fig. 52. Long. section of posterior end of egg, showing the portion of the blastoderm which becomes the germ band during gastrulation. *bl* blastoderm, *s. y* secondary yolk, *s* serosa.

Fig. 53. Long. section of egg with male and female pronucleus before fusion.

Fig. 53a. Pronuclei a little later than preceding.

Fig. 54a. Fusion of nucleoplasm and periplasm. *np* nucleoplasm, *pr* periplasm, *p. bs* polar bodies, *prn* pronucleus.

Fig. 54—60. Cleavage and formation of the blastoderm. *Cl. c* cleavage cells, *s. y* secondary yolk, *y. n* yolk nuclei derived from cleavage cells, *bl* blastoderm.

Fig. 61. Stage a little later than preceding showing the beginning of the proliferation of blastoderm cells at the posterior pole.

#### Plate 53.

Fig. 62—74. Spermatogonia before and after the last spermatogonial division.

Fig. 75—80. Growth of spermatogonia and formation of spireme.

Fig. 81—97. Formation of chromosomes and first spermatocytic division.

Fig. 98—106. Second spermatocytic division.

Fig. 107—110. Spermatids at the beginning of transformation period.

Fig. 111—116. Degenerating male cells.

Fig. 117—119. Ovogonia of the asexual forms, from the beginning to the end of growth period.

Fig. 120. Condition of ovum before the breaking down of the germinal vesicle.

Fig. 121—125. Formation of the polar body. *p. b* polar body.

Fig. 126—130. Behavior of pronucleus and first cleavage.











Fig. 2.



Fig. 5.

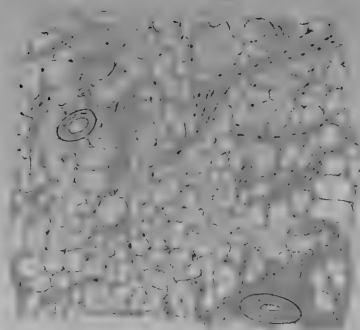


Fig. 1.

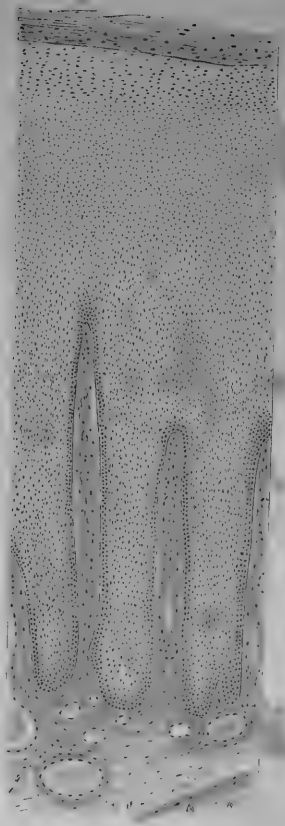


Fig. 4.

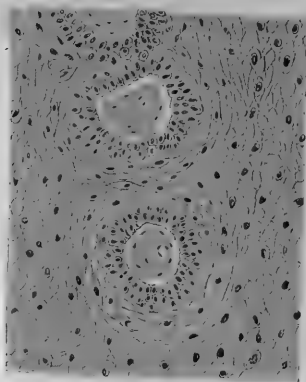


Fig. 6.

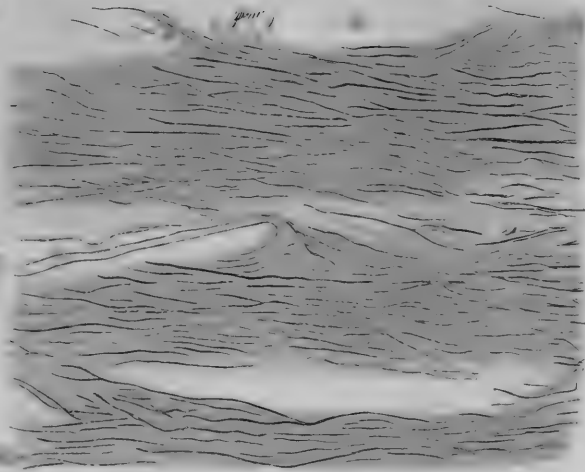


Fig. 3.









Fig. 7

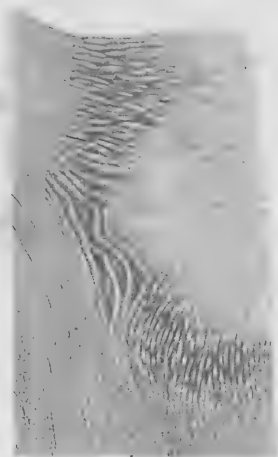


Fig. 9



Fig. 8



Fig. 10



Fig. 11

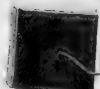


Fig. 13



Fig. 14



Fig. 15



Fig. 12



Fig. 16



Fig. 17









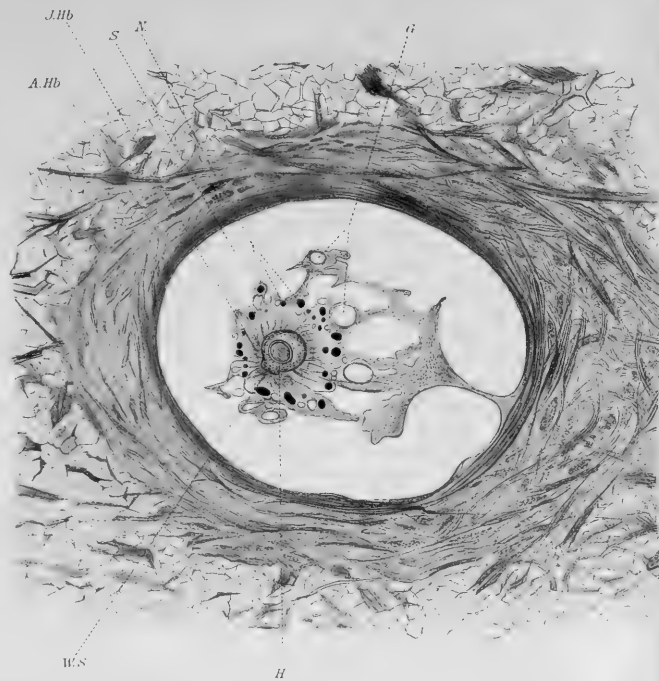


Fig. 18.

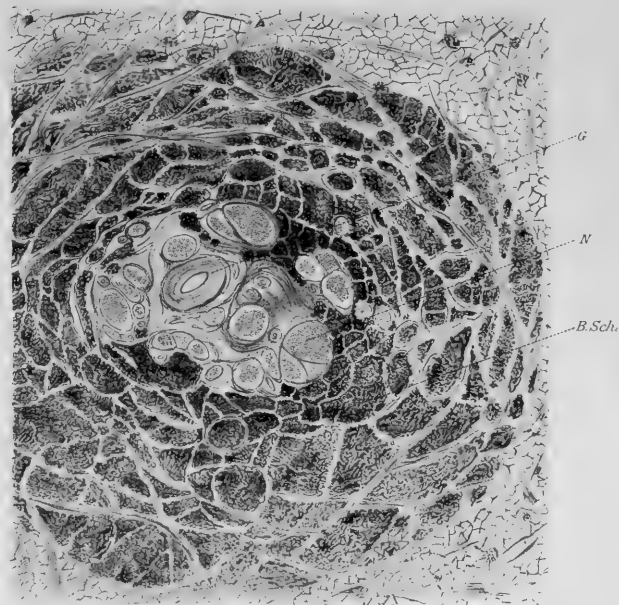


Fig. 19.







A.Hb. S. J.Hb. H.WS. J.Hb. N. S. A.Hb.

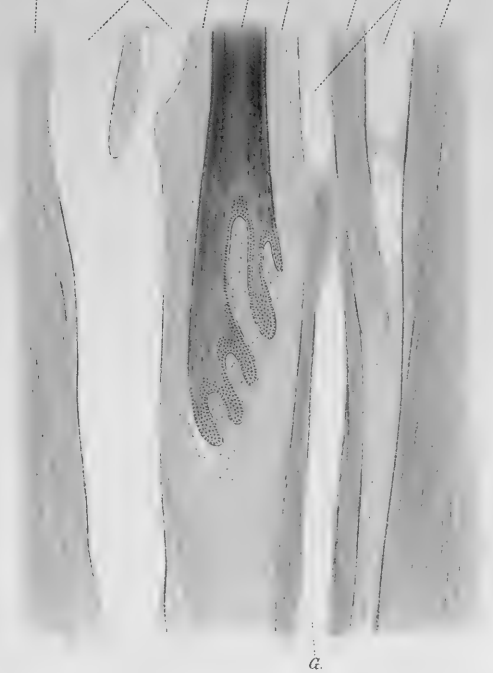


Fig. 20.

A.Hb. S. J.Hb. WS. H.

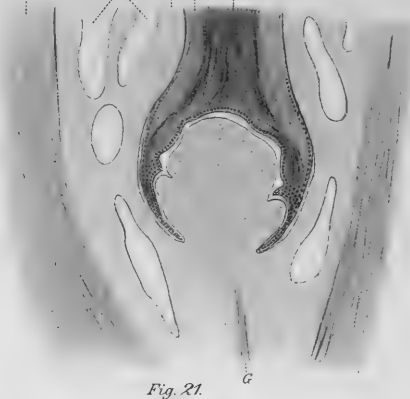


Fig. 21.

H. W.S. J.Hb.

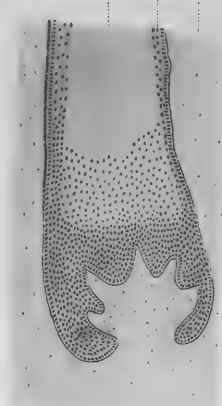


Fig. 22.

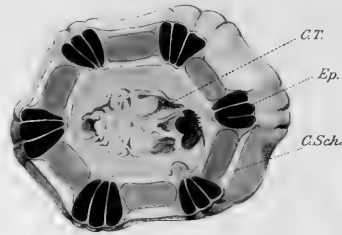


Fig. 25.

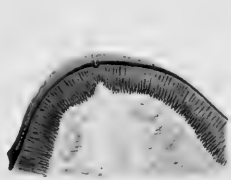


Fig. 23.

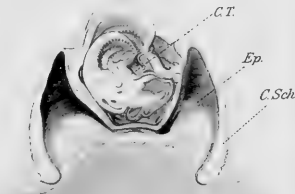


Fig. 24.



Fig. 26.



Fig. 27.









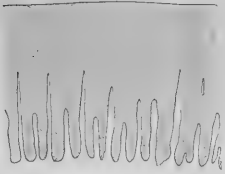


Fig. 7.



Fig. 1.

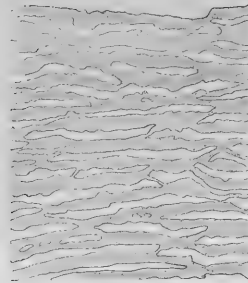


Fig. 2.

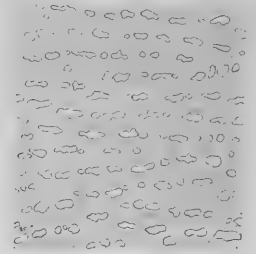


Fig. 8.

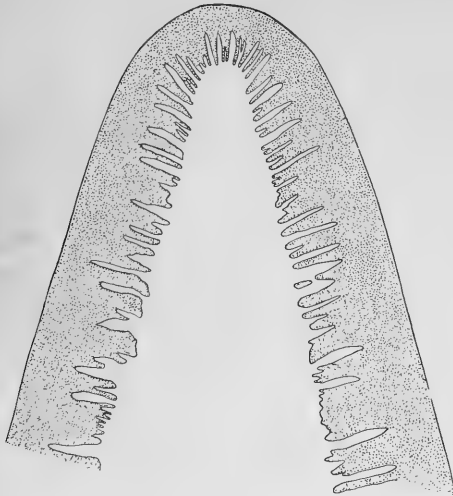


Fig. 10.

Fig. 9.

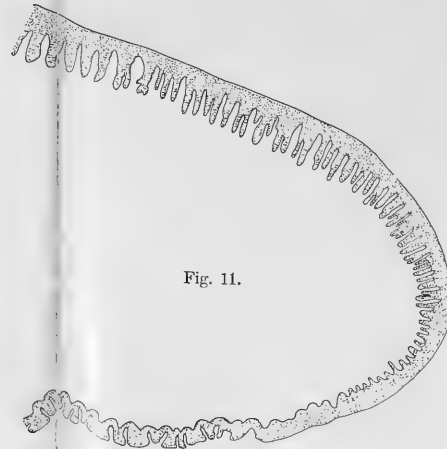


Fig. 11.

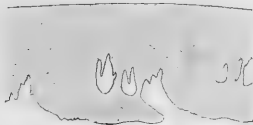


Fig. 3.

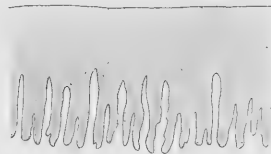


Fig. 4.

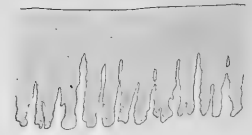


Fig. 5.

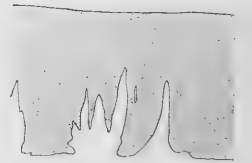
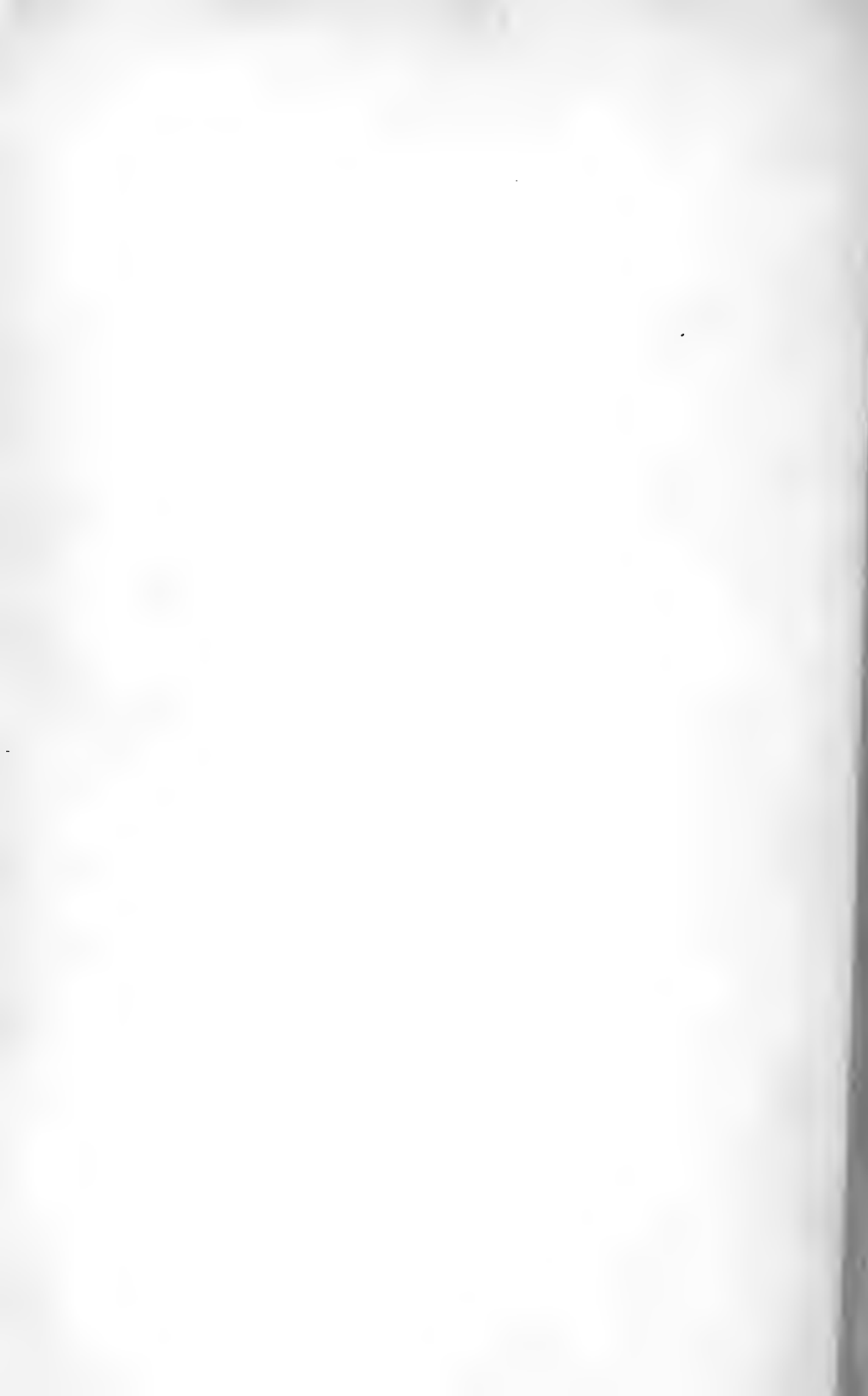


Fig. 6.







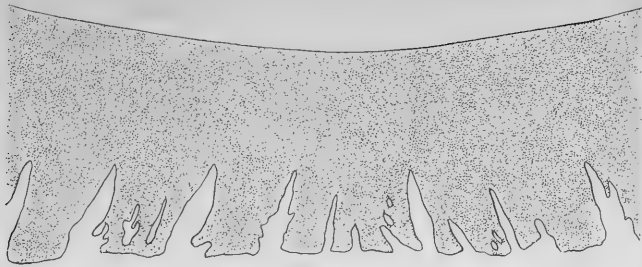


Fig. 12.

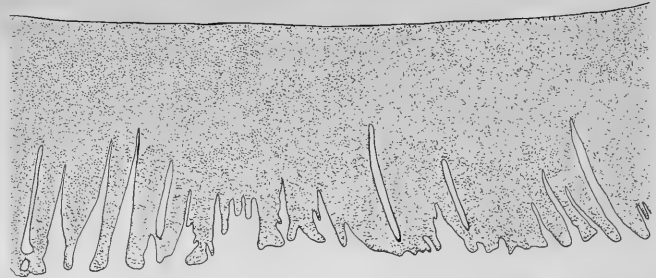


Fig. 20.

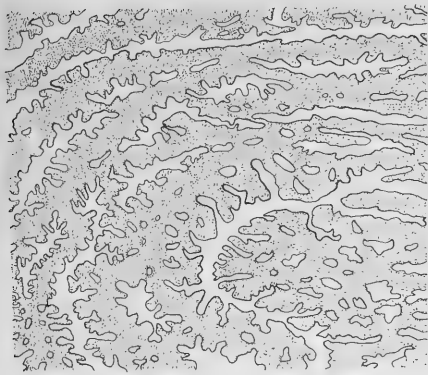


Fig. 13.

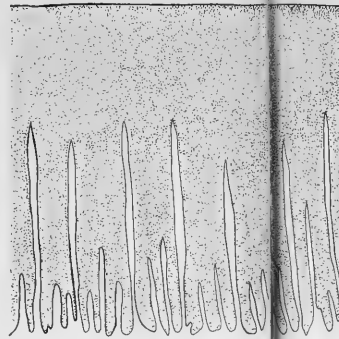


Fig. 14.

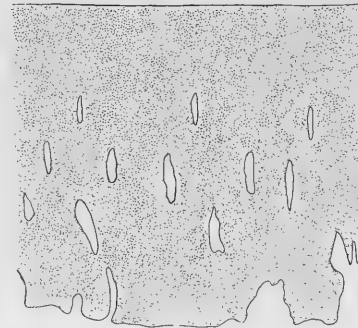


Fig. 15.

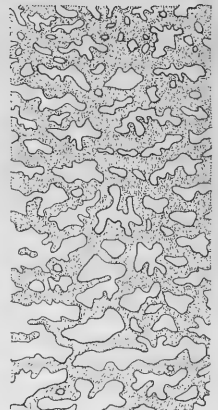


Fig. 19.

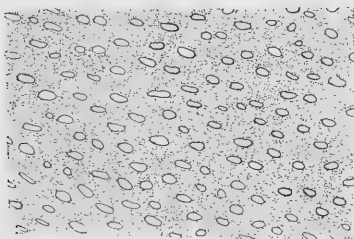


Fig. 16.

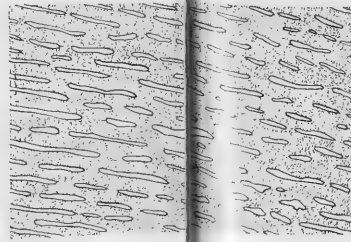


Fig. 17.

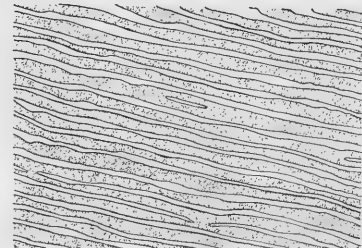


Fig. 18.









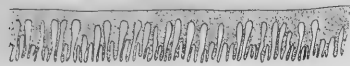


Fig. 21.

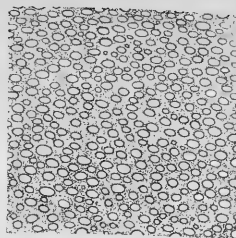


Fig. 22.

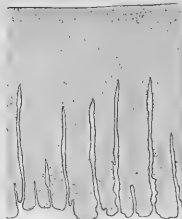


Fig. 28.

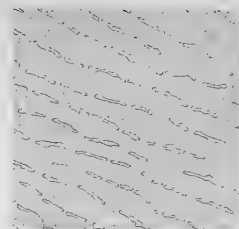


Fig. 29.

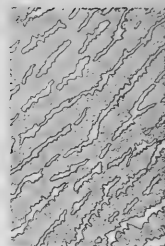


Fig. 31.

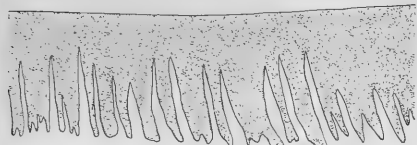


Fig. 24.

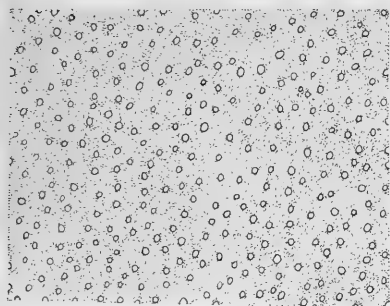


Fig. 25.

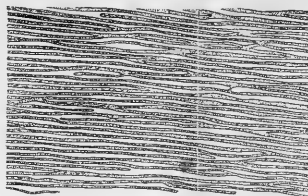


Fig. 23.

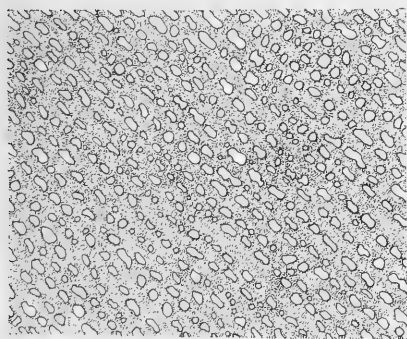


Fig. 26.

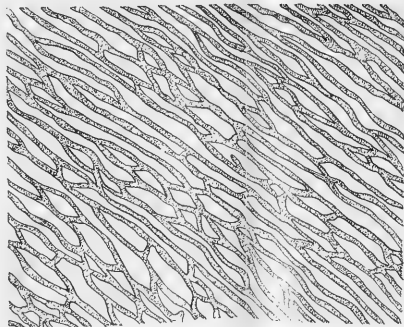


Fig. 27.



Fig. 30.









Fig. 1

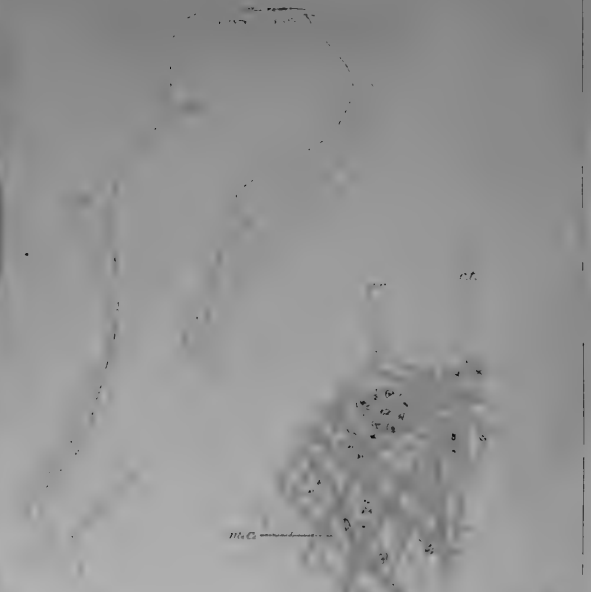


Fig. 2

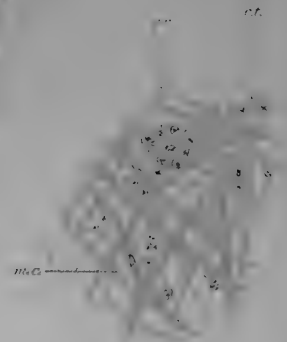


Fig. 3

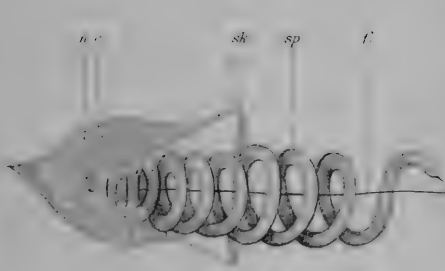


Fig. 4

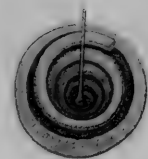
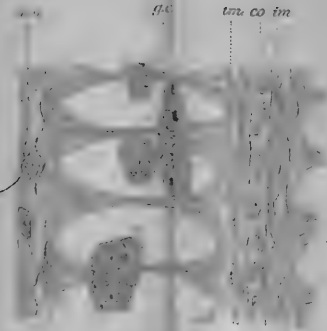


Fig. 5

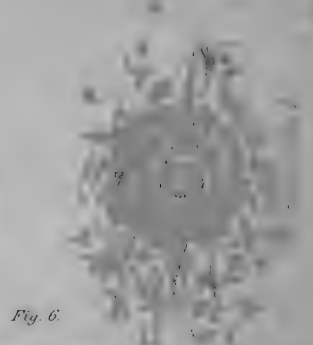


Fig. 6









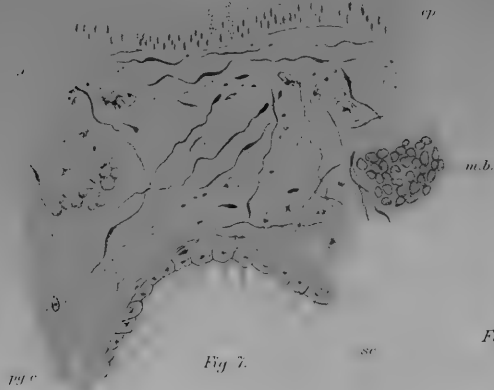


Fig. 7.

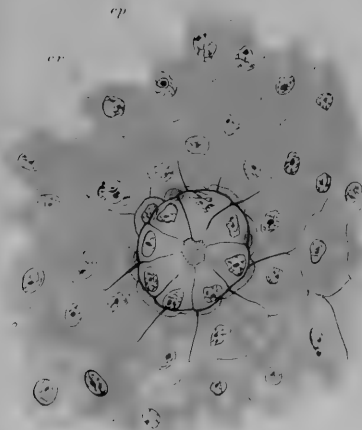


Fig. 8.

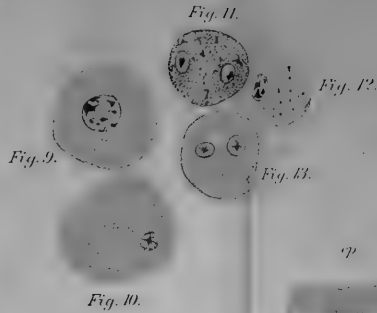


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 17.

Fig. 19.

Fig. 18.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 14.

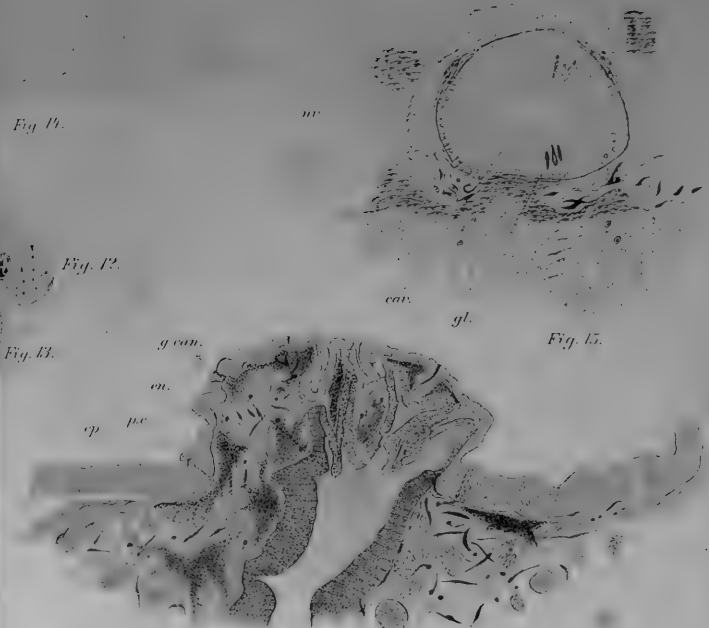


Fig. 15.

Fig. 16.



Fig. 22.

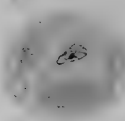


Fig. 23.

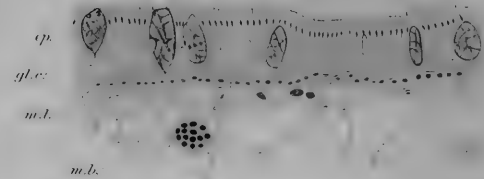


Fig. 24.







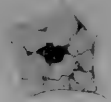


Fig. 25.

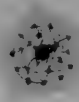


Fig. 26.

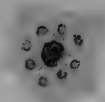


Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.

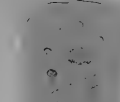


Fig. 30.



Fig. 31.



Fig. 32.

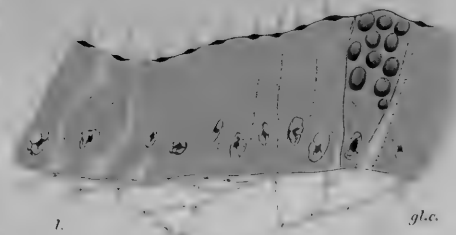


Fig. 33.

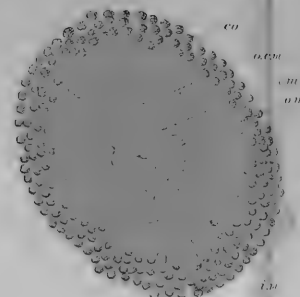


Fig. 34.



Fig. 35.

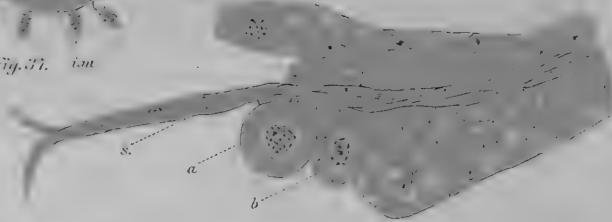


Fig. 36.

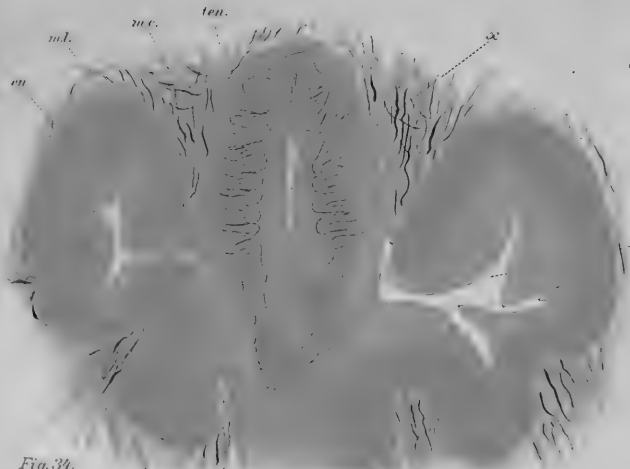


Fig. 37.

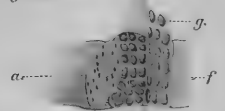


Fig. 38.

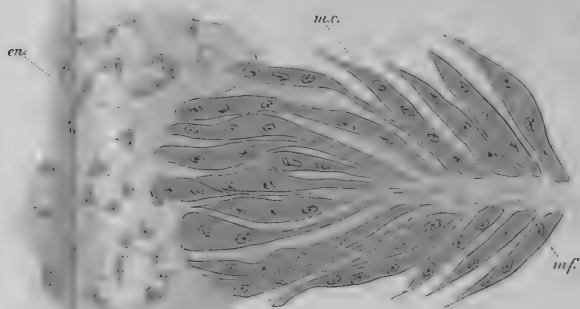


Fig. 39.

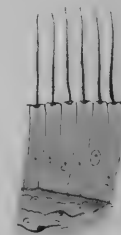


Fig. 40.







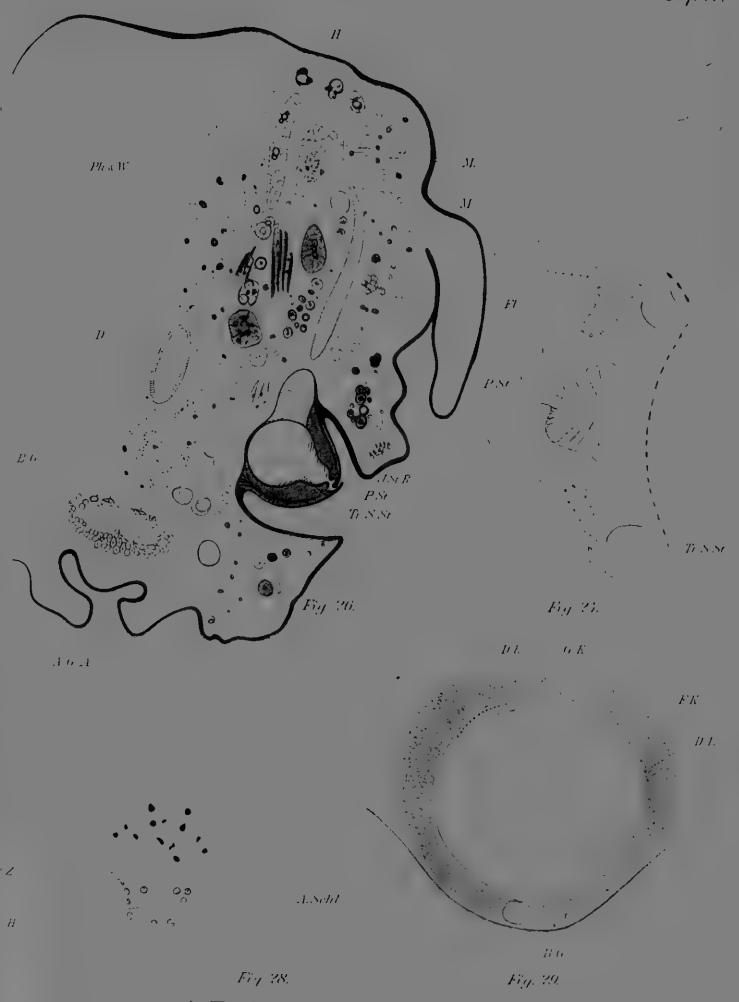
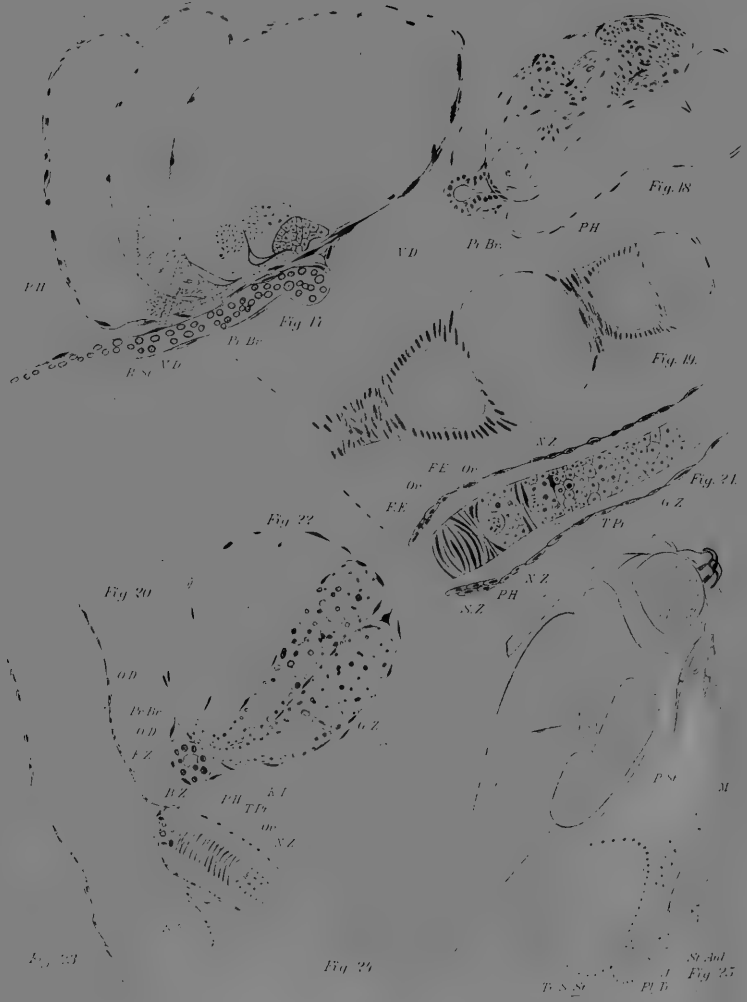


















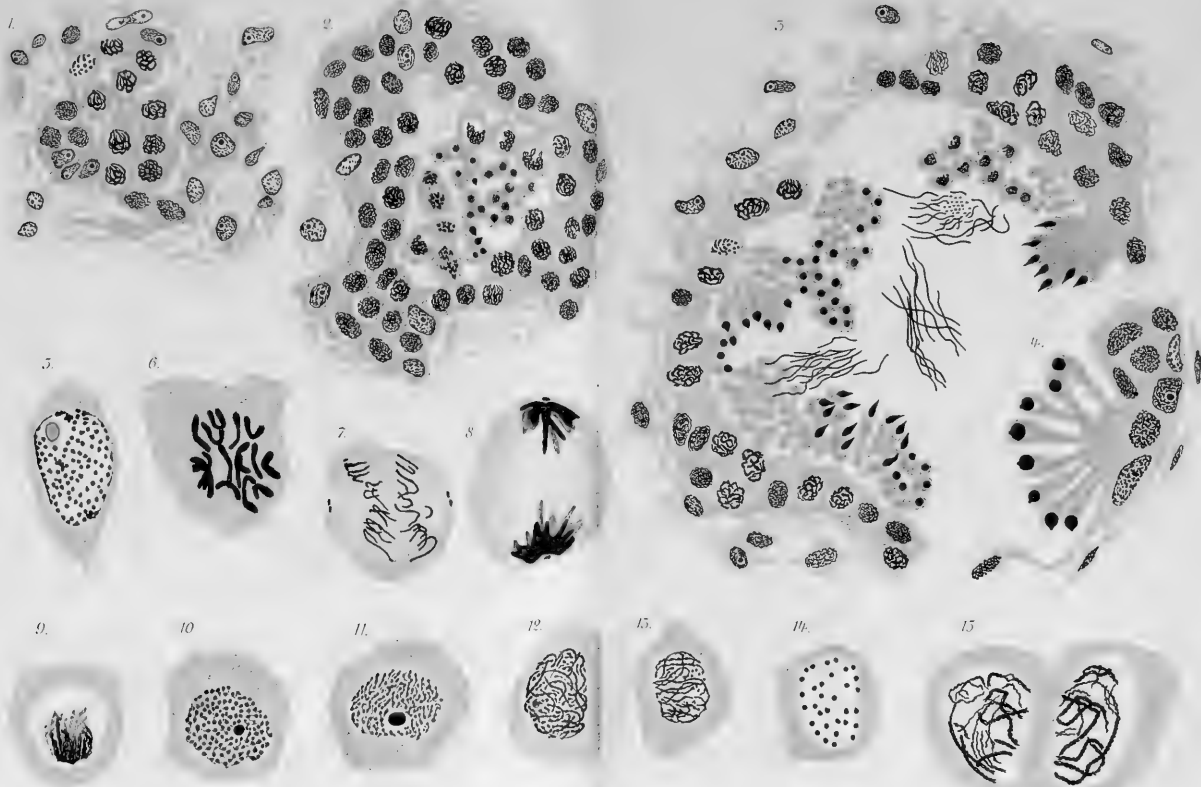




































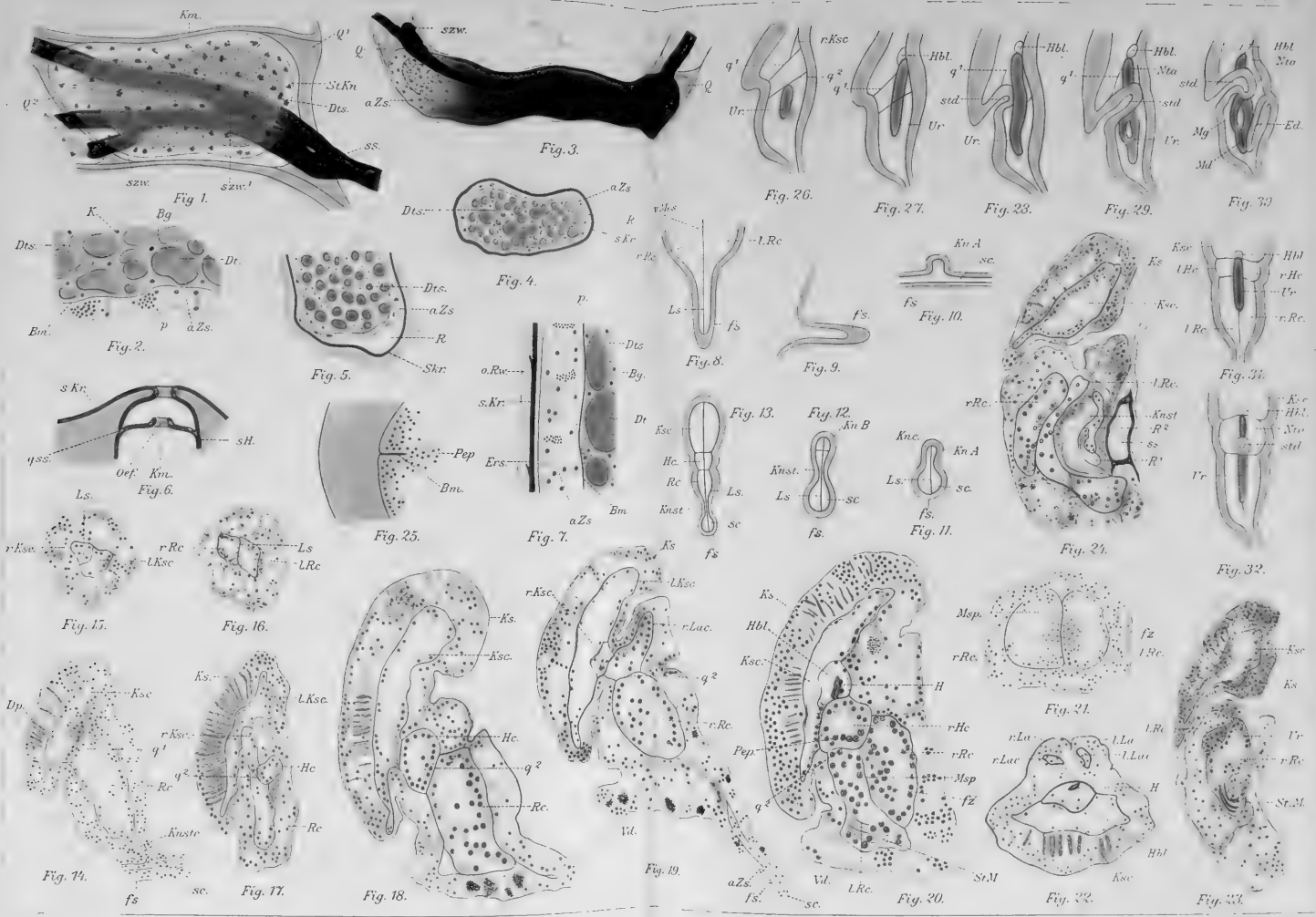










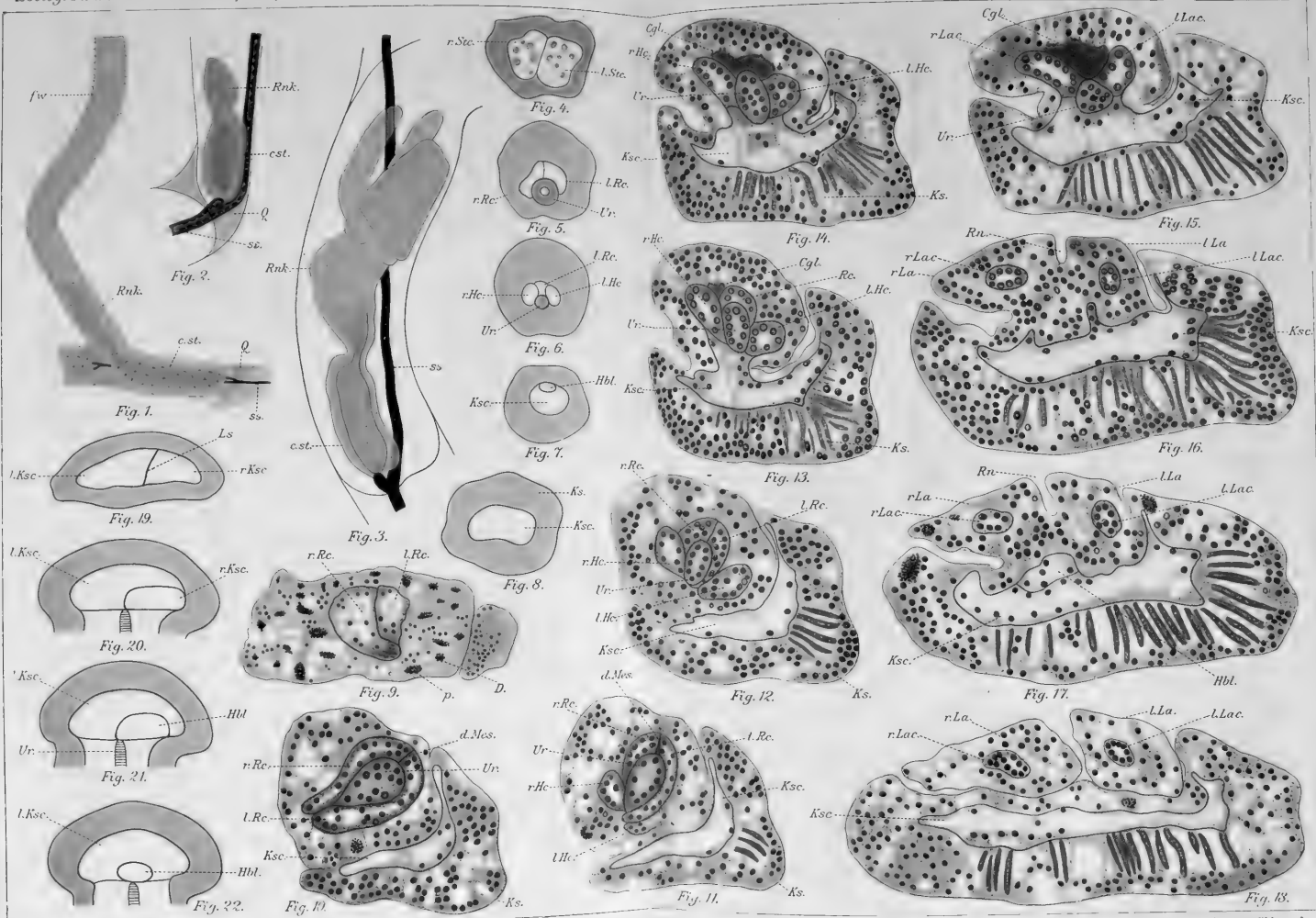










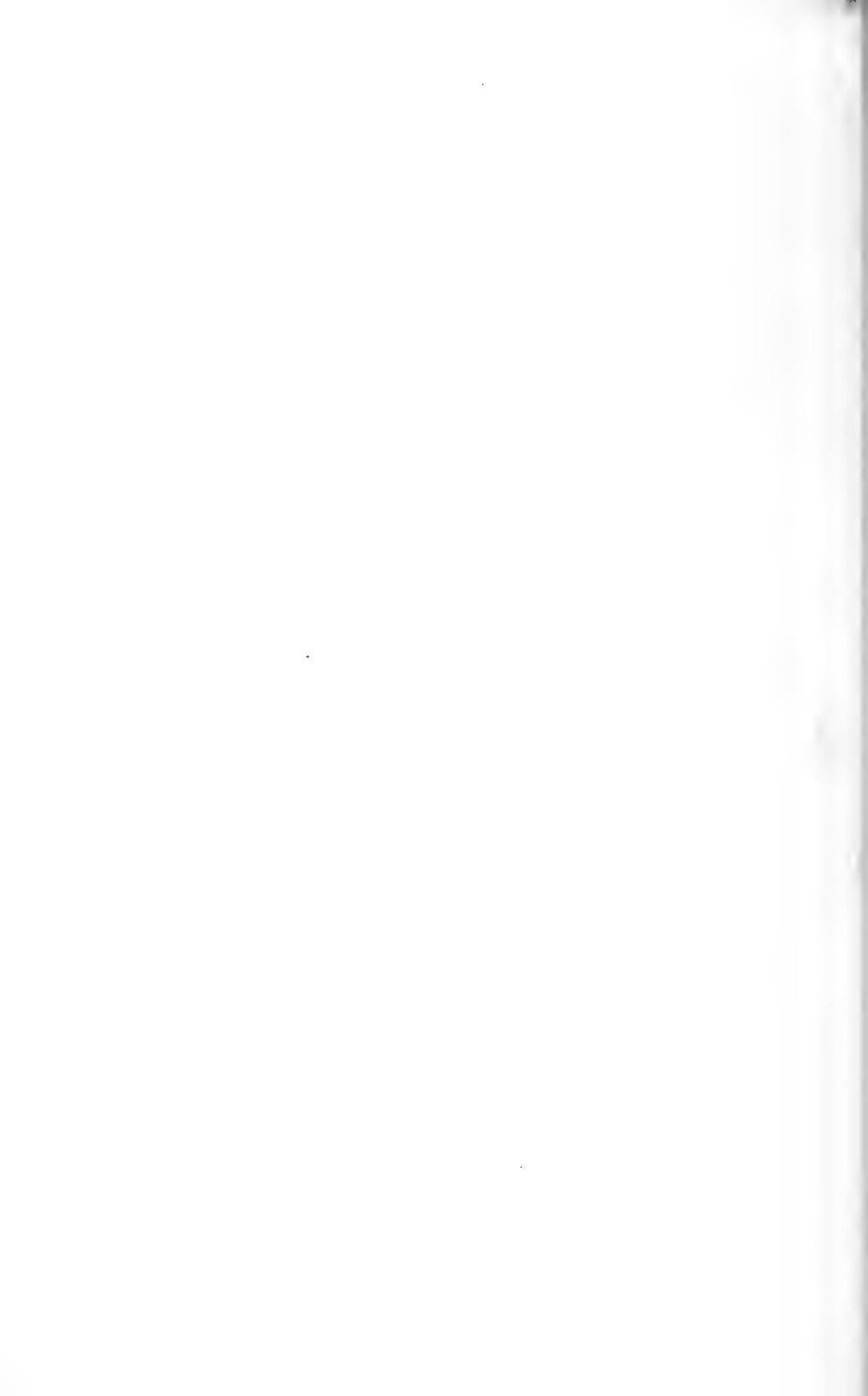


































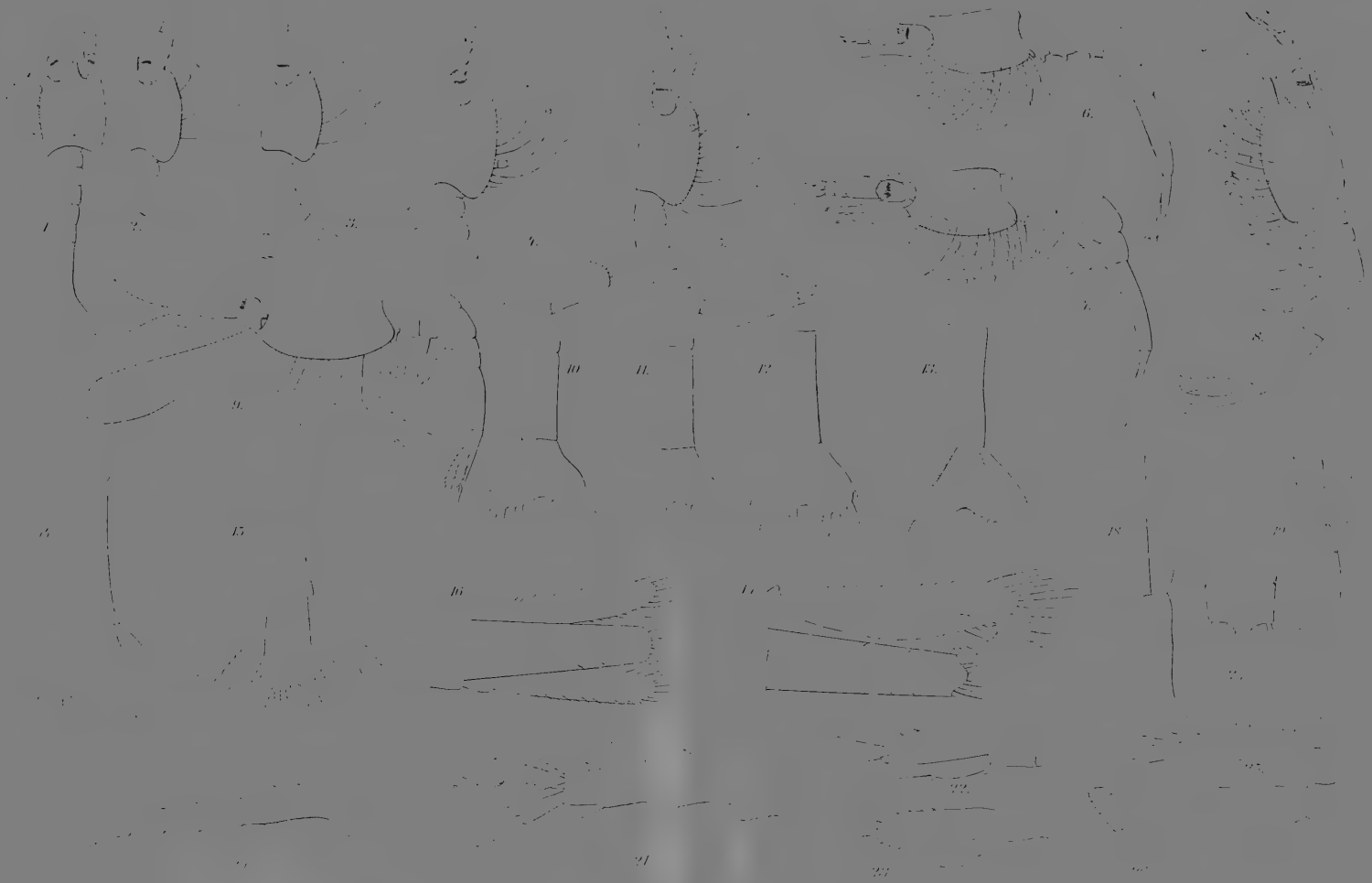


















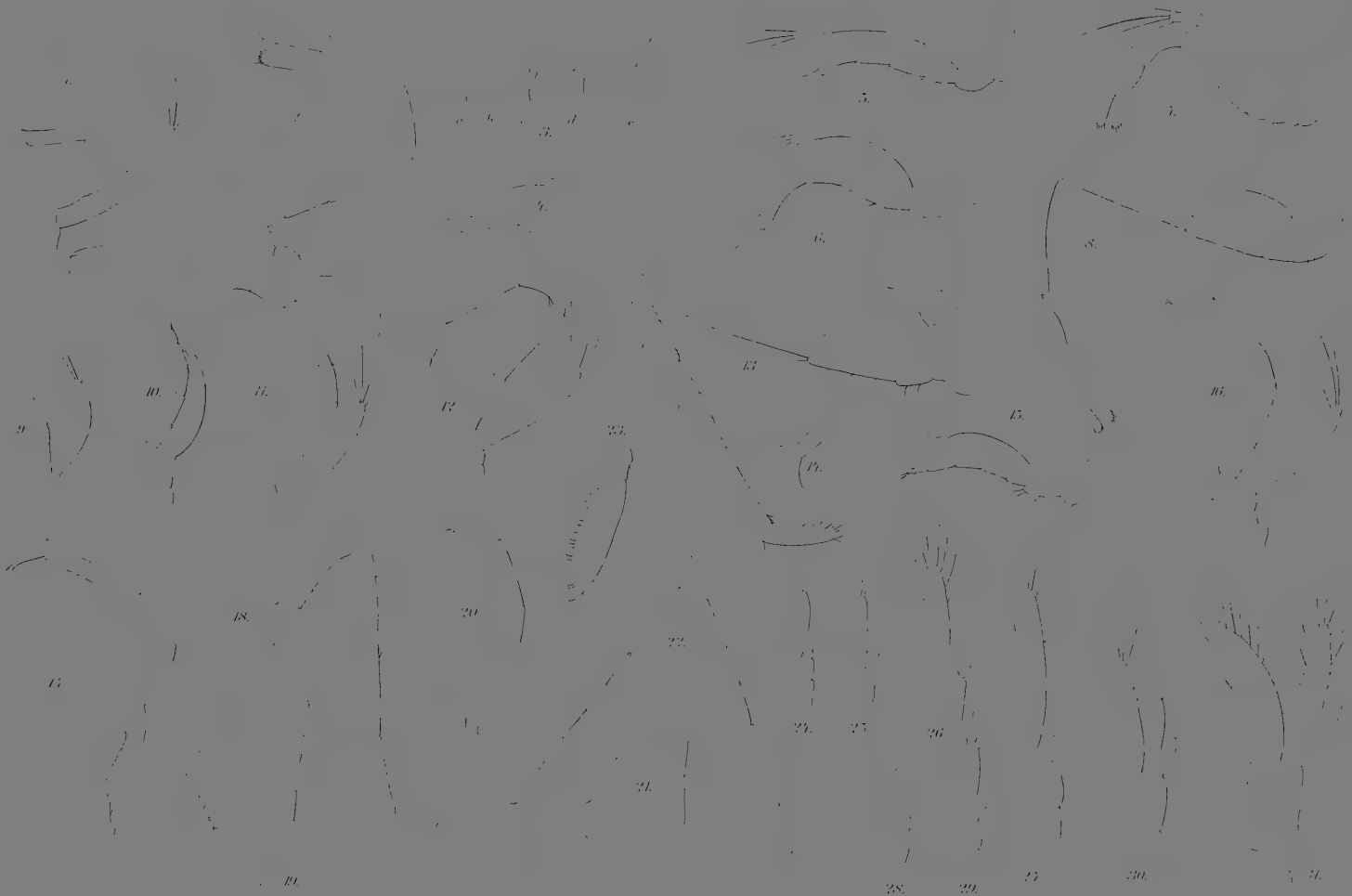










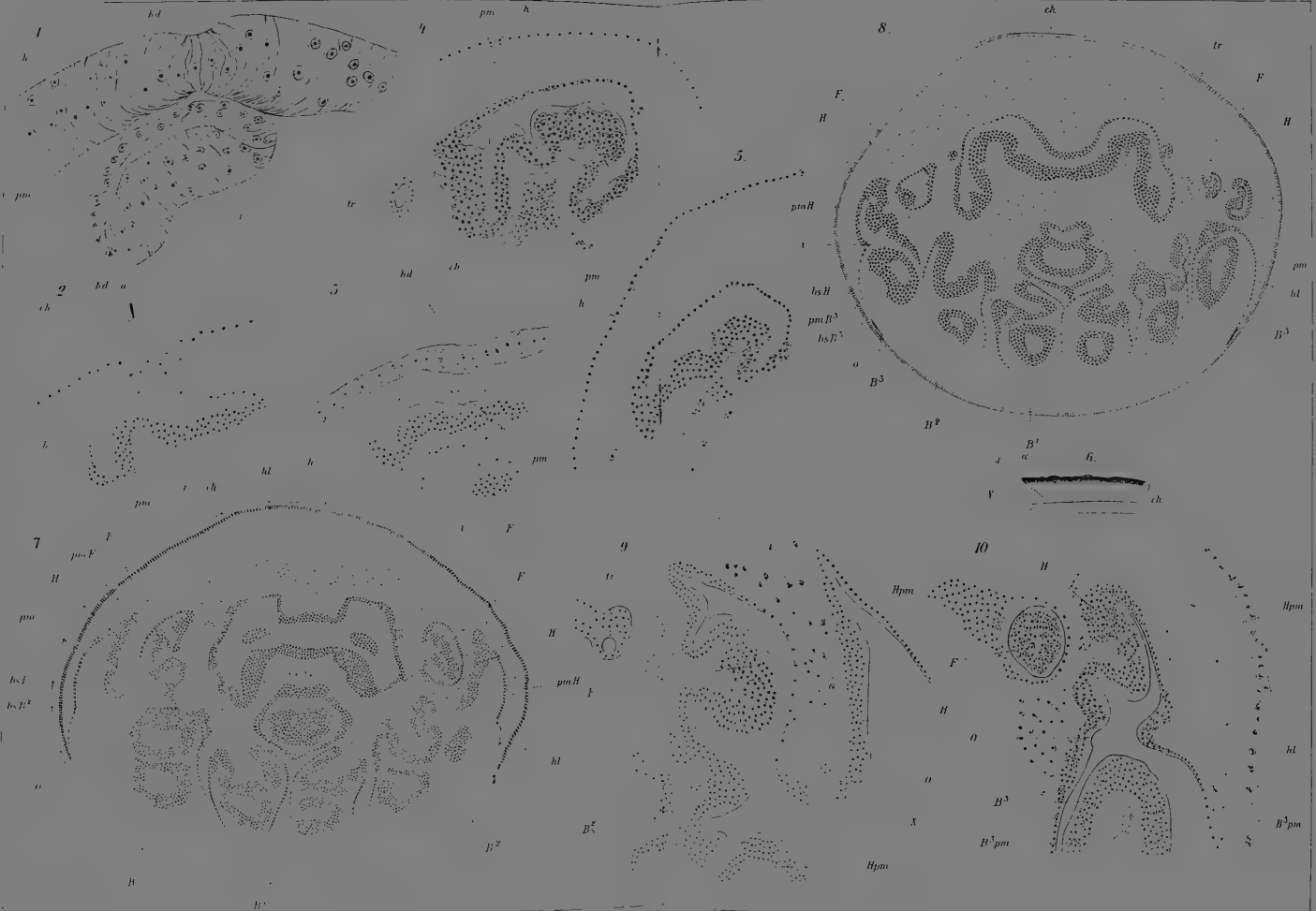








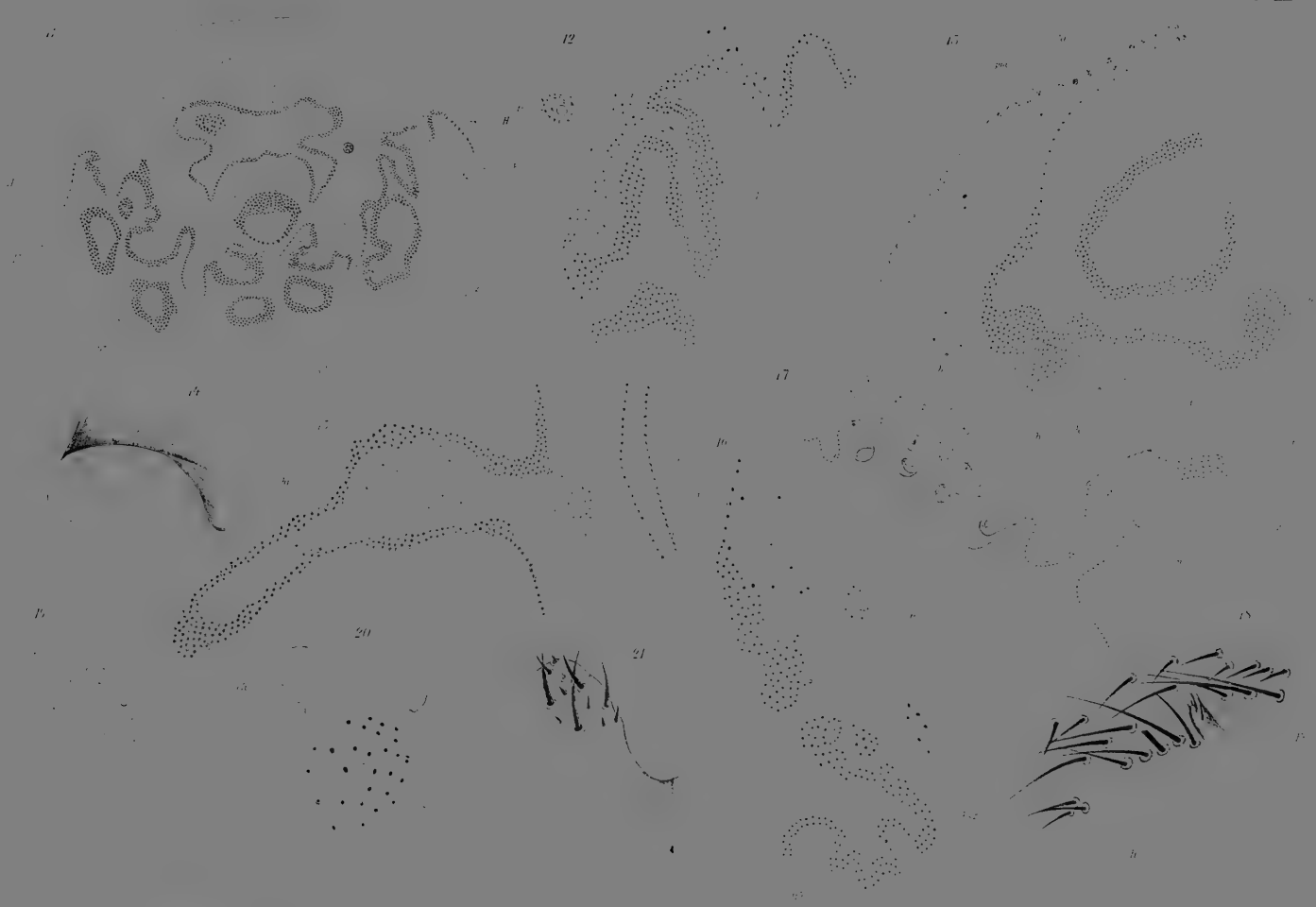










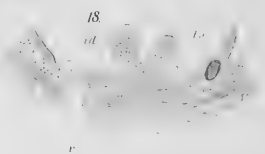
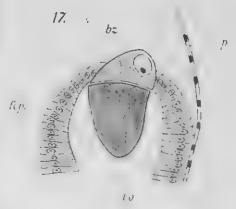
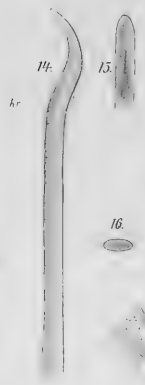
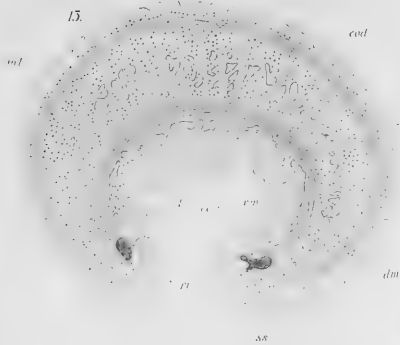
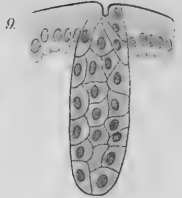
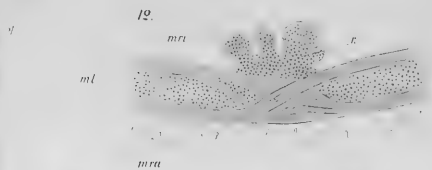
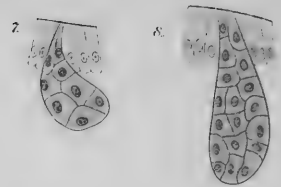
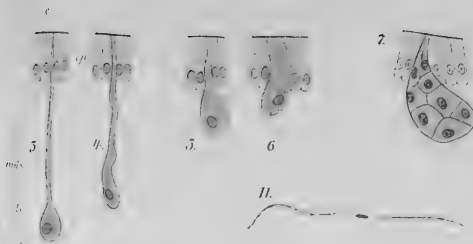
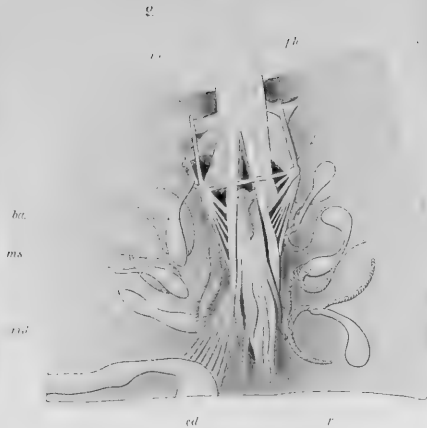
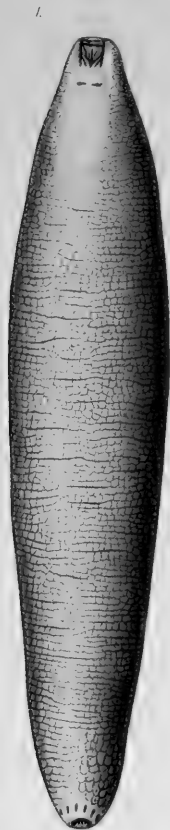








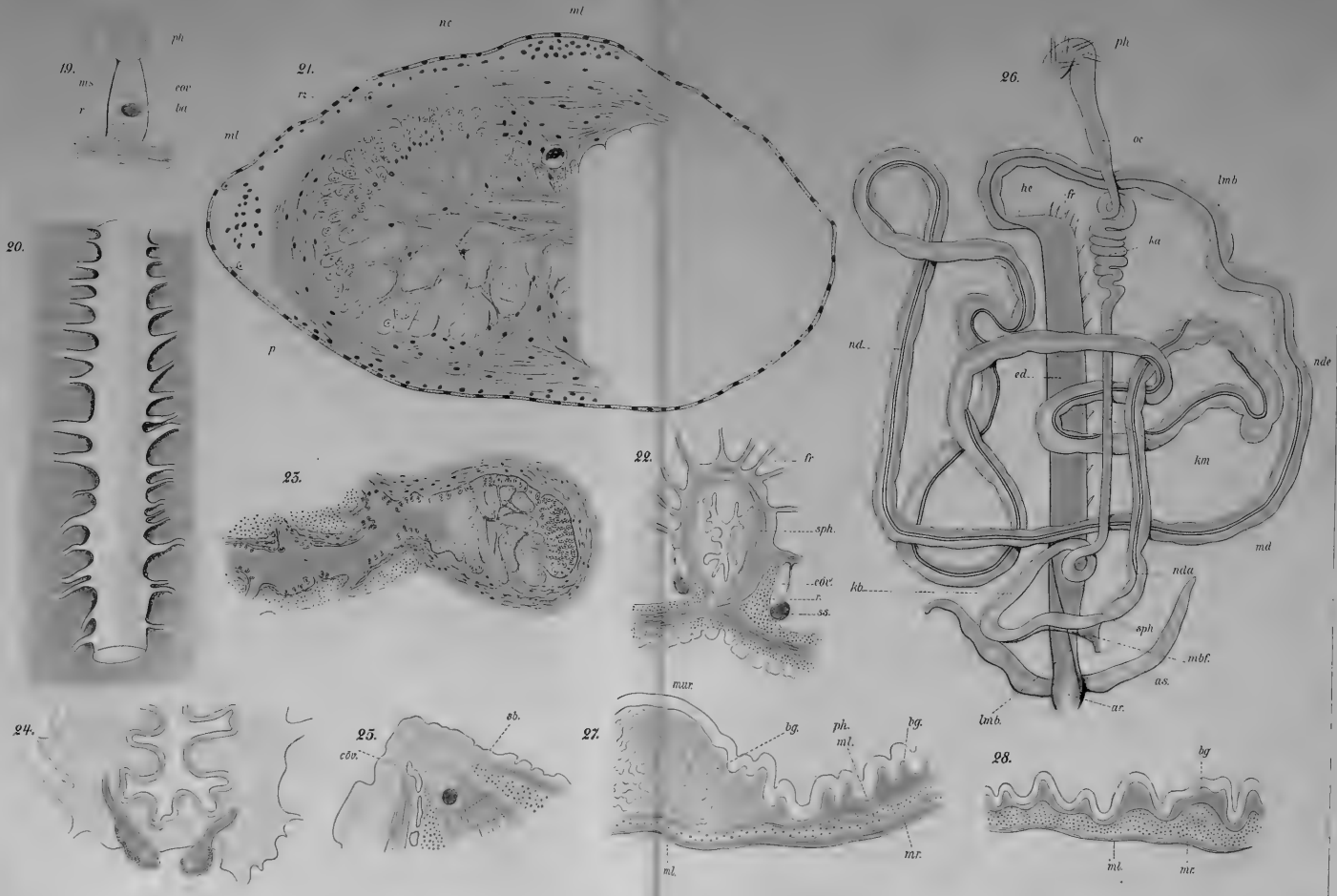










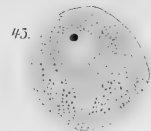
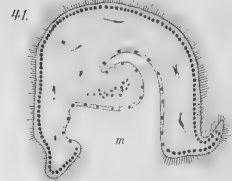
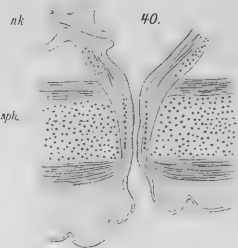
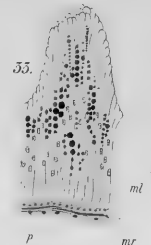
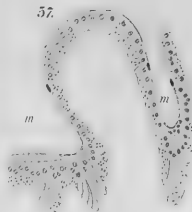
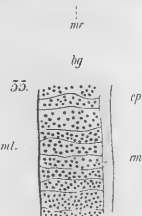
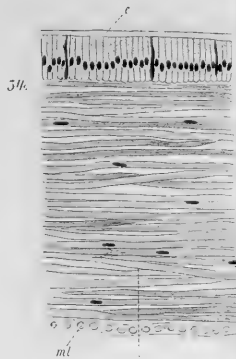
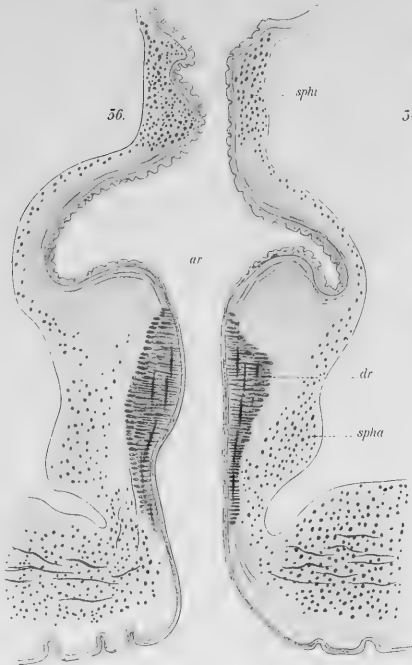
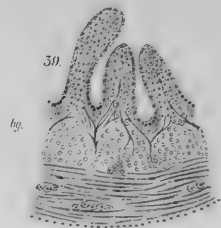








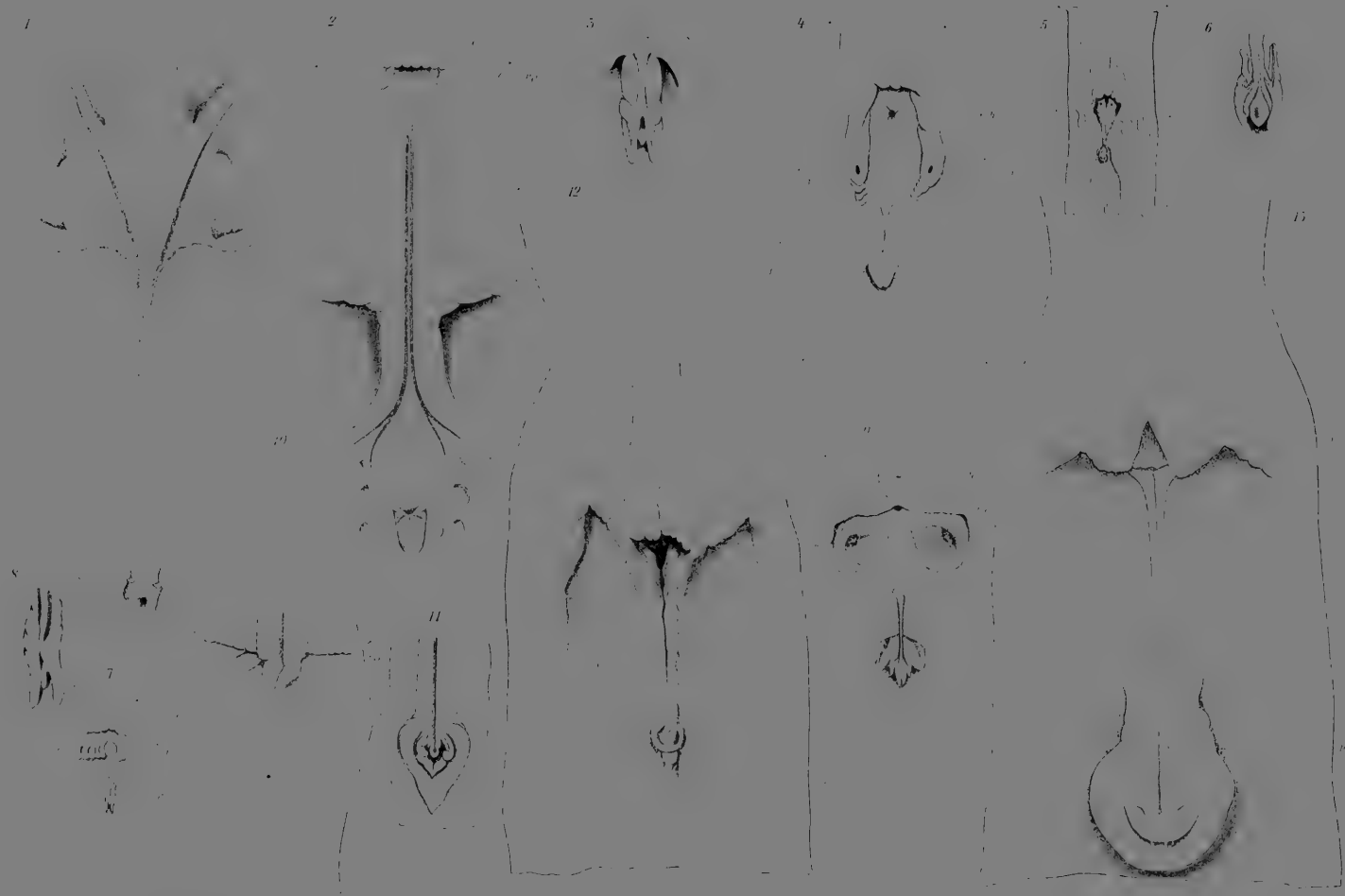






100











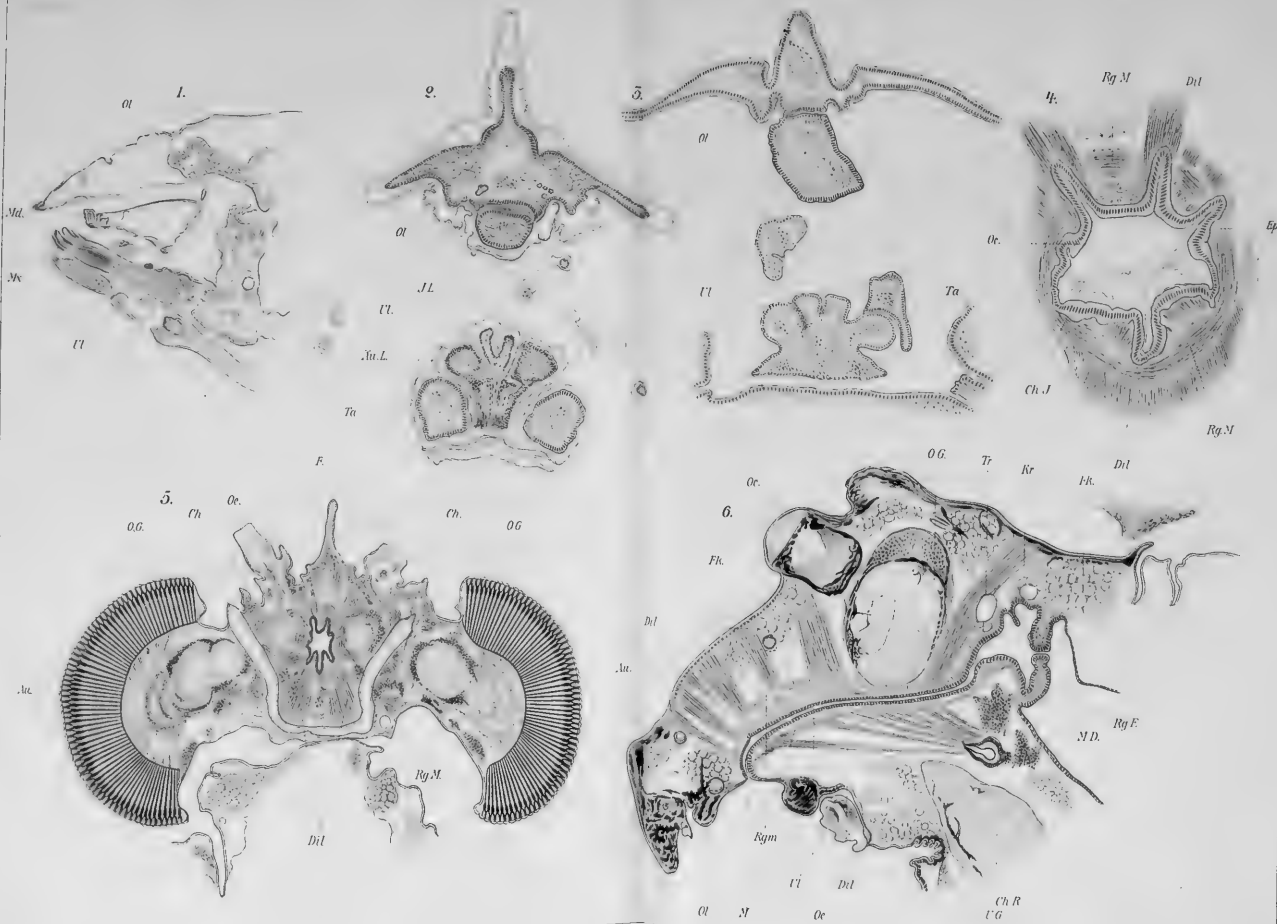










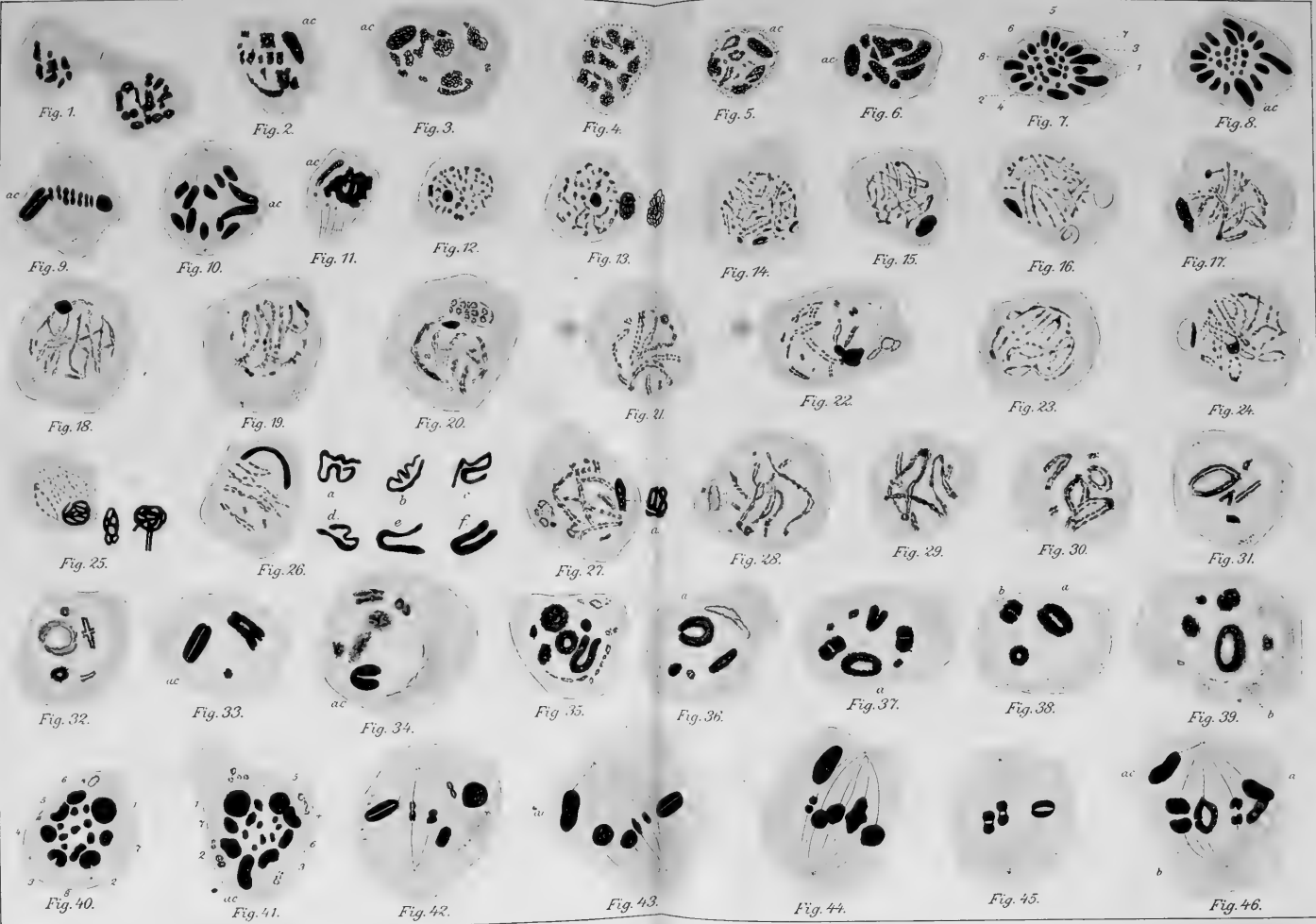


























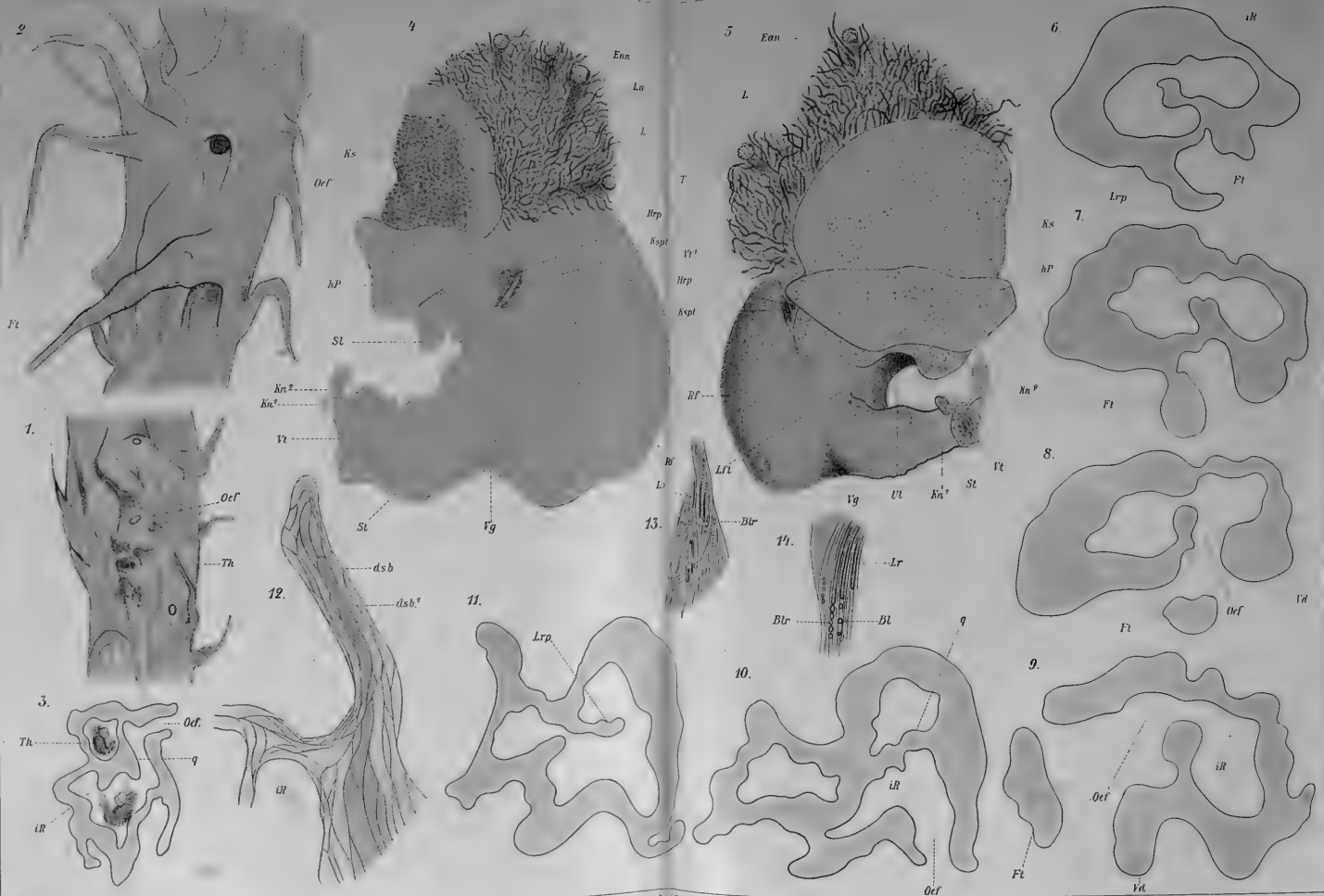














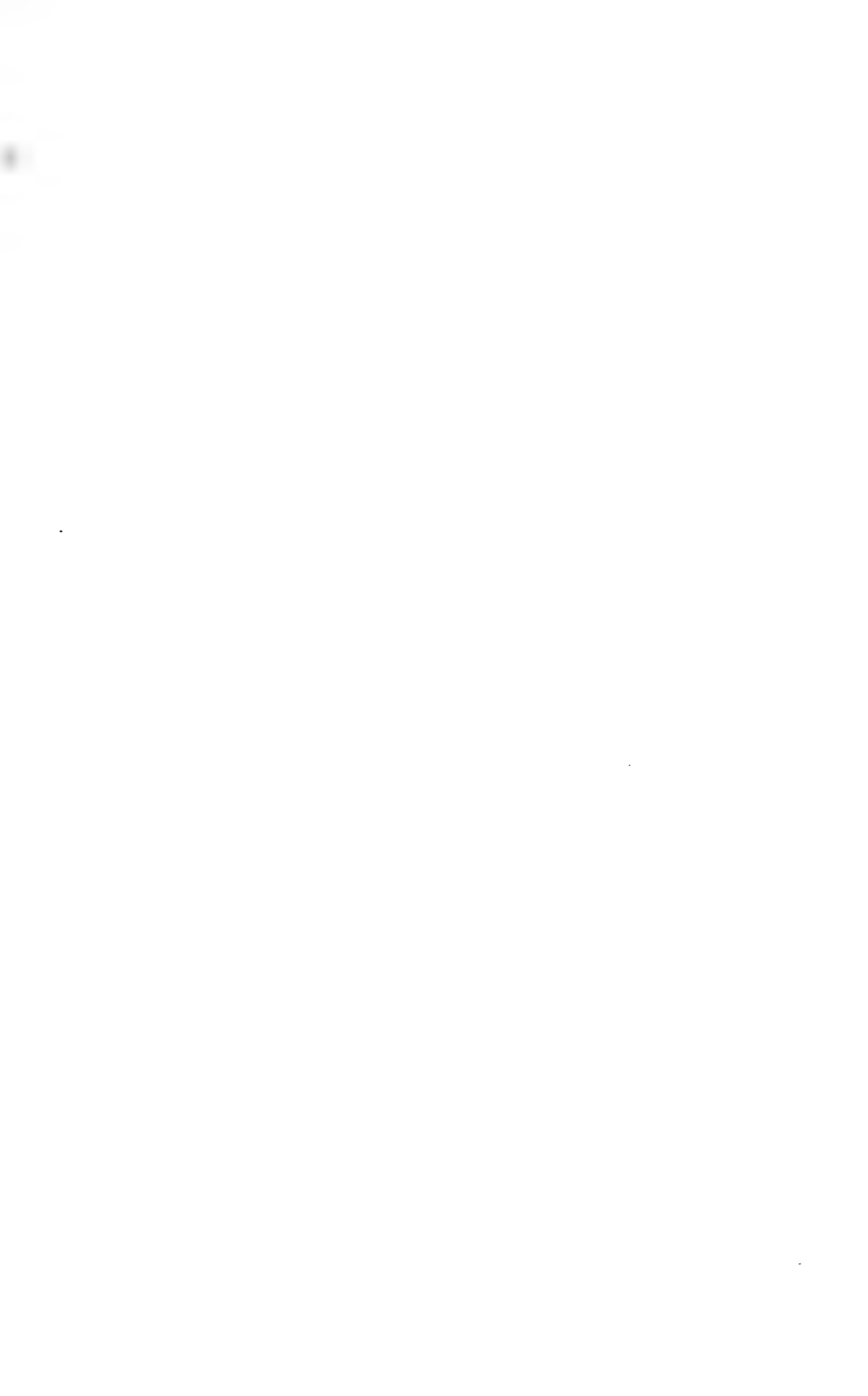














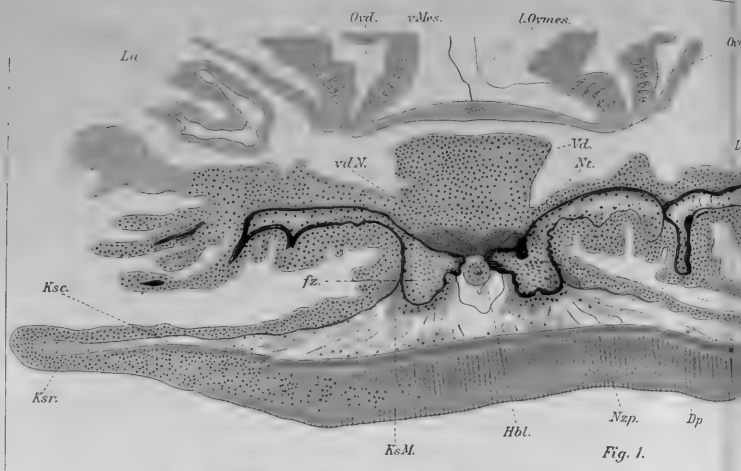


Fig. 1.

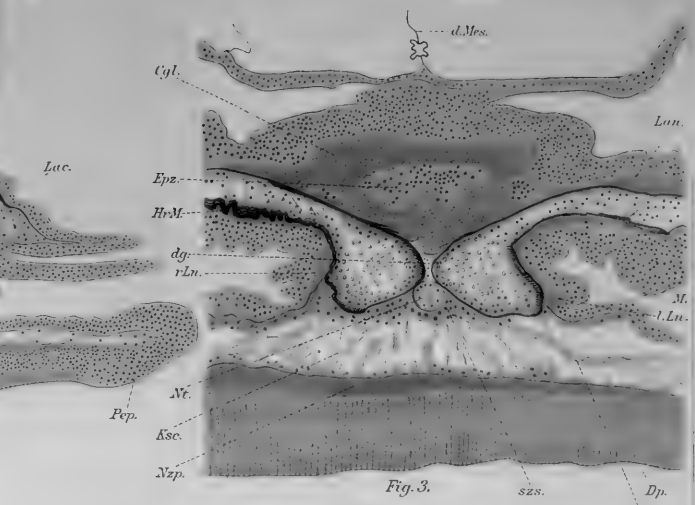


Fig. 3.

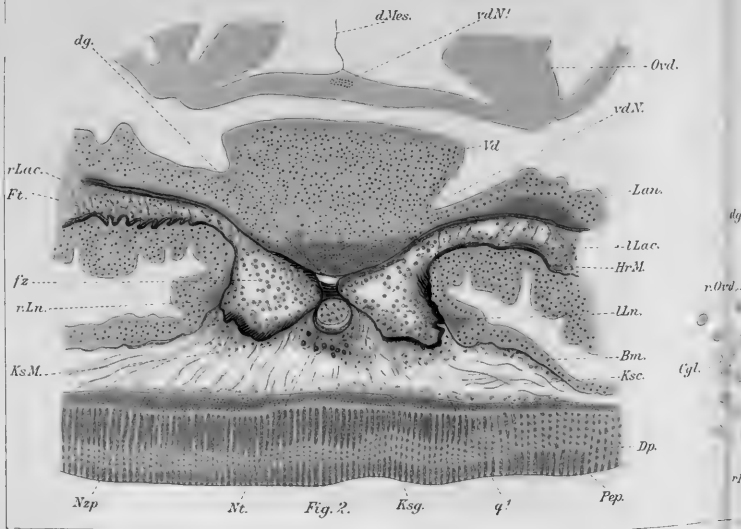


Fig. 2.



Fig. 4.









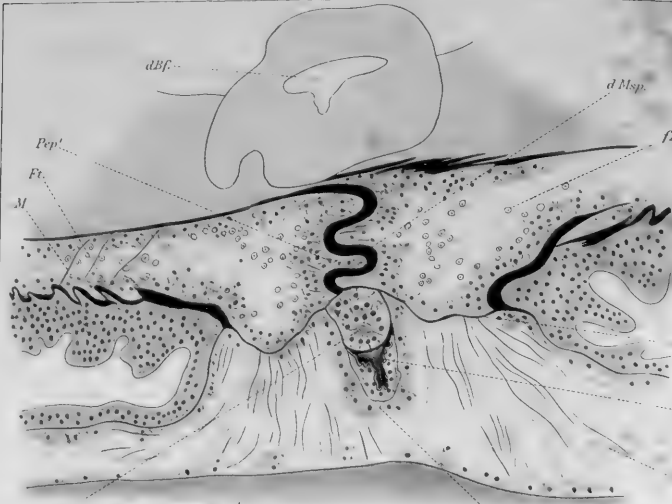


Fig. 1.

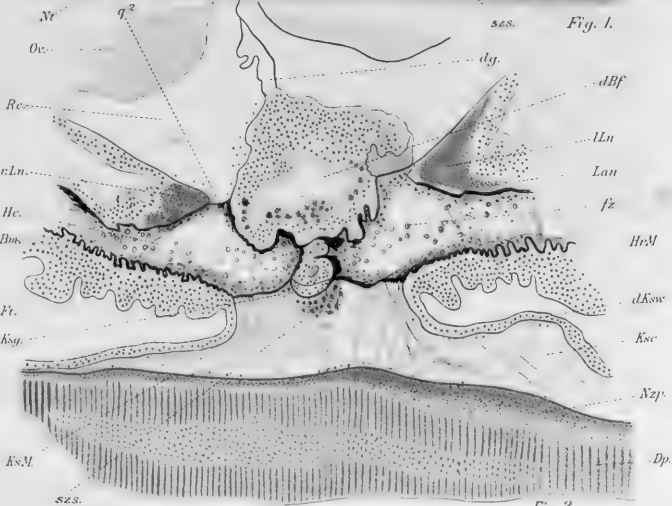


Fig. 2.

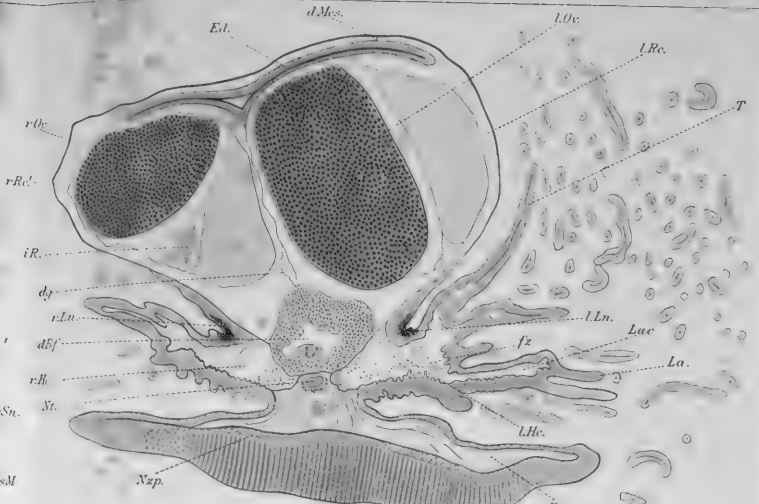


Fig. 3.

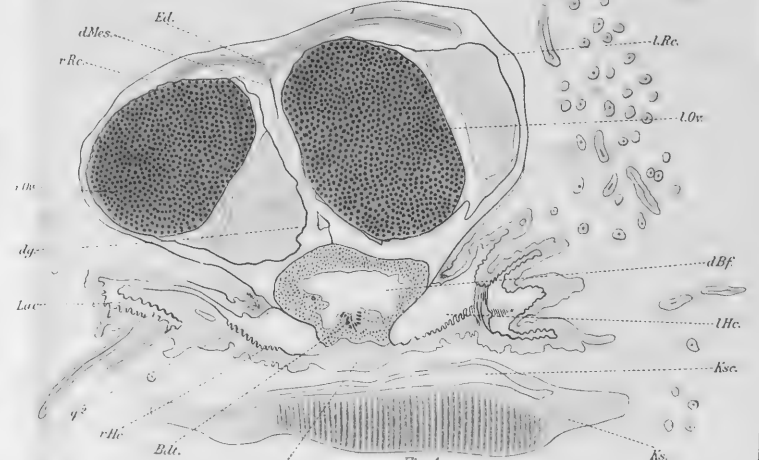
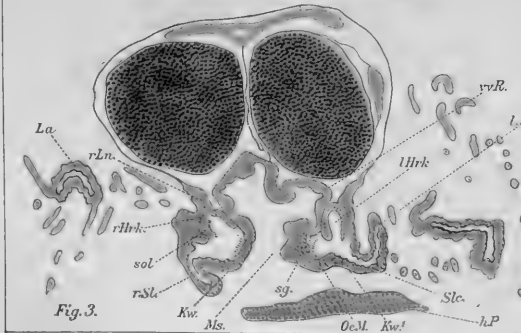
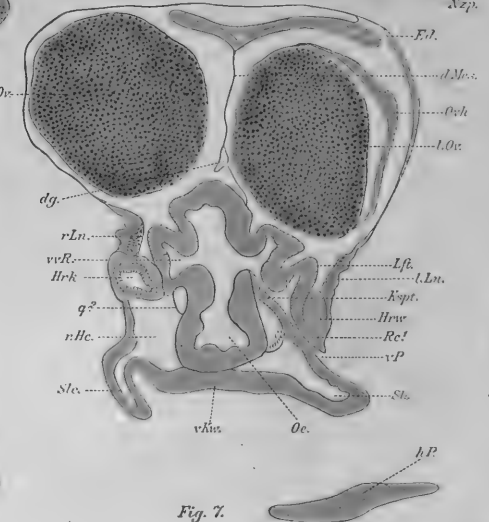
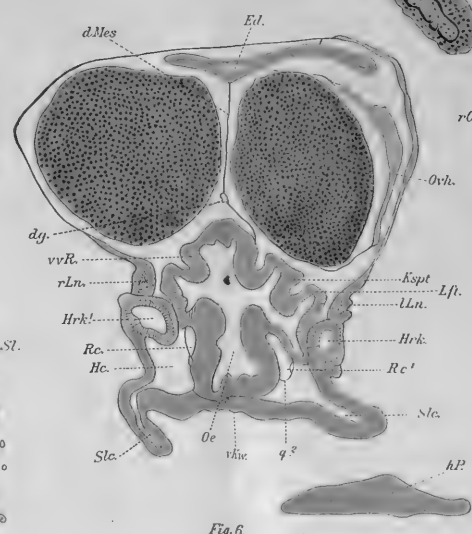
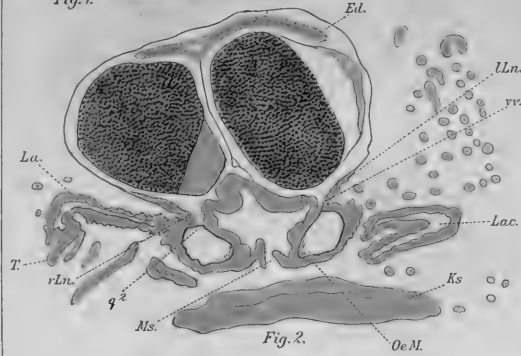
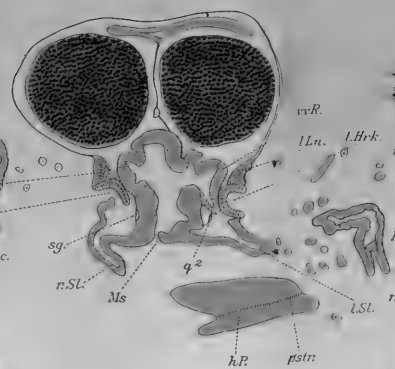
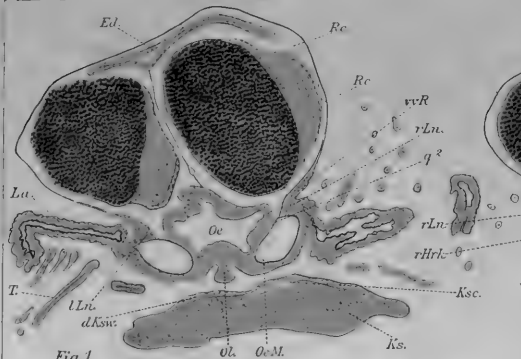


Fig. 4.

























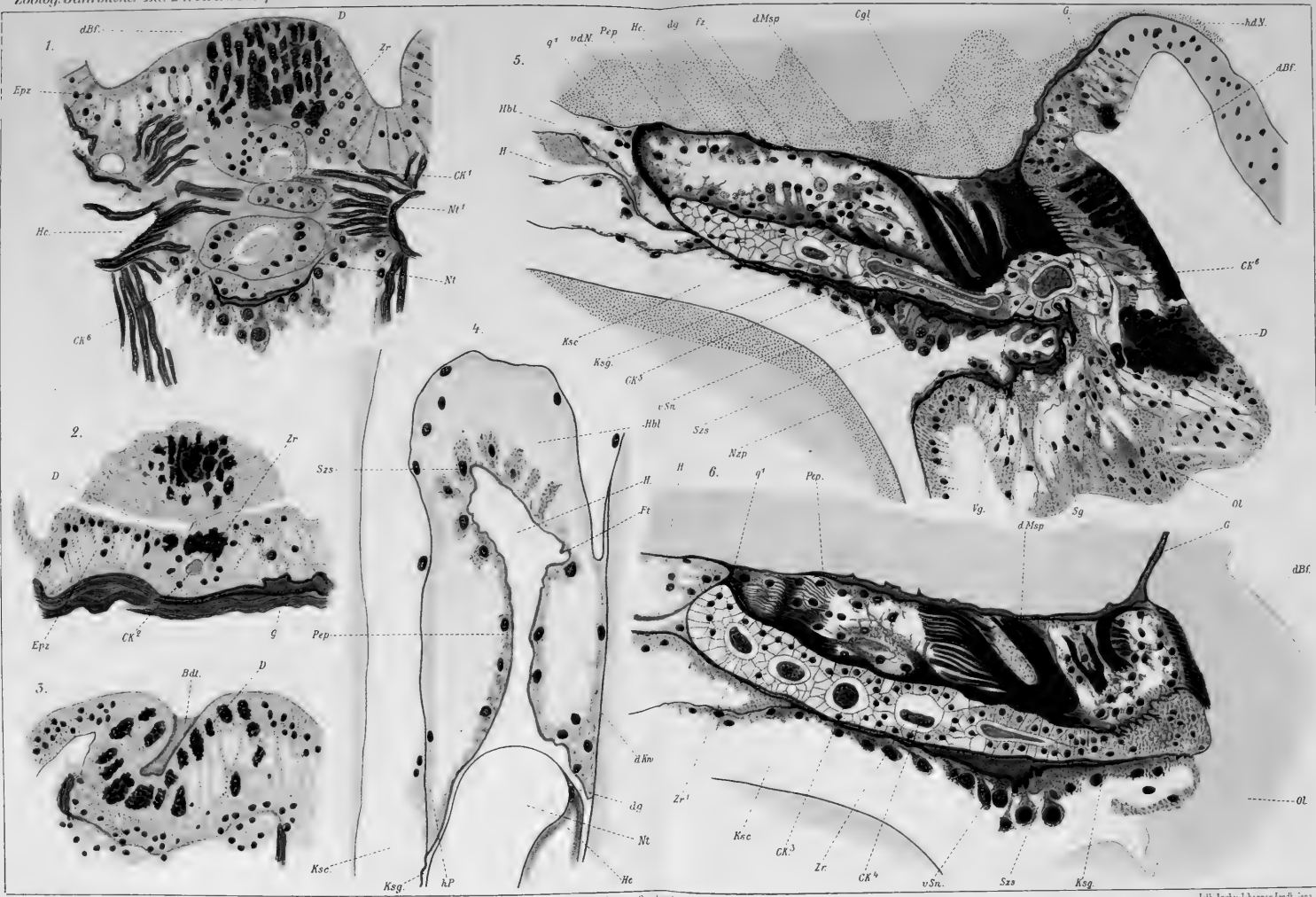


















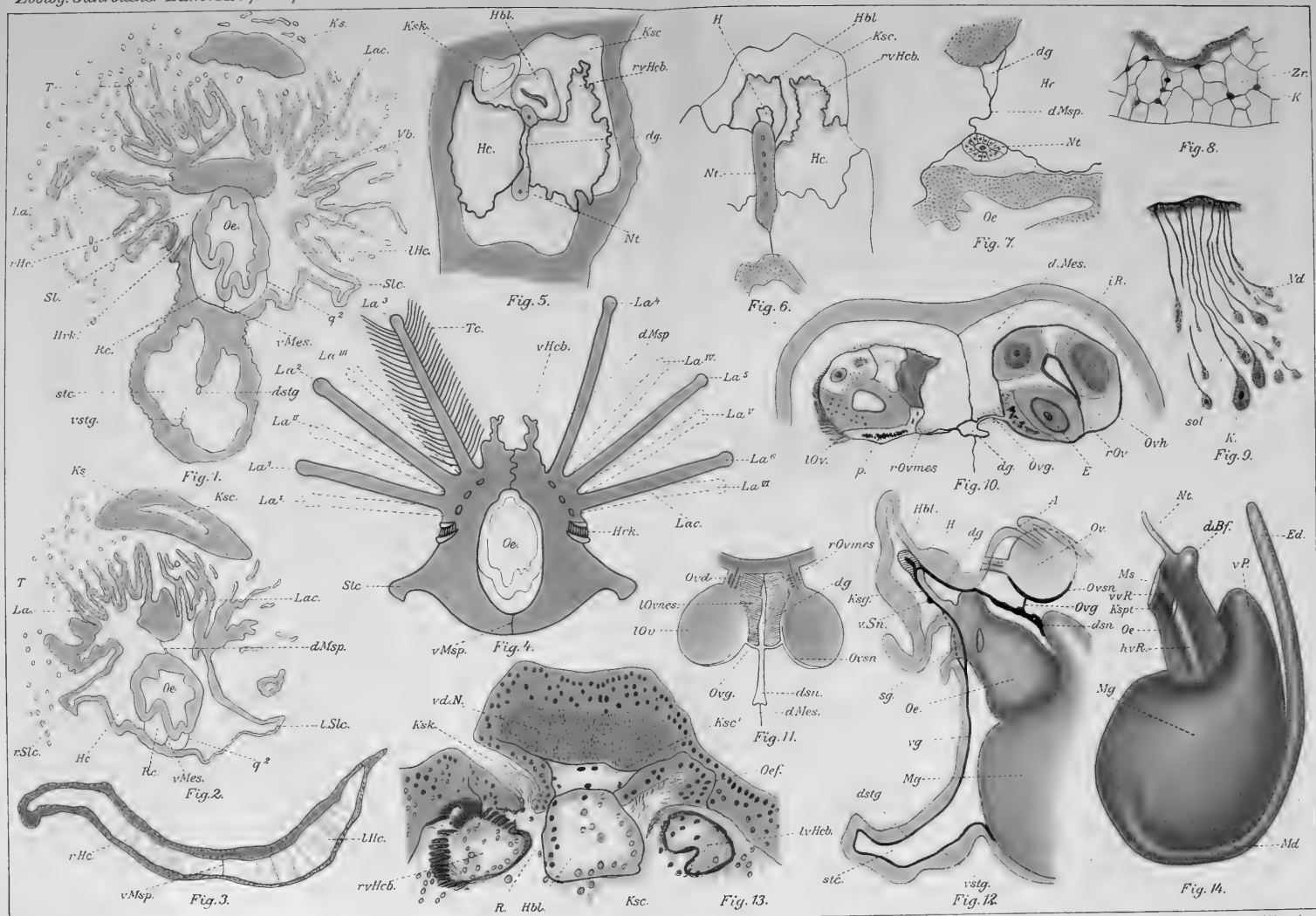








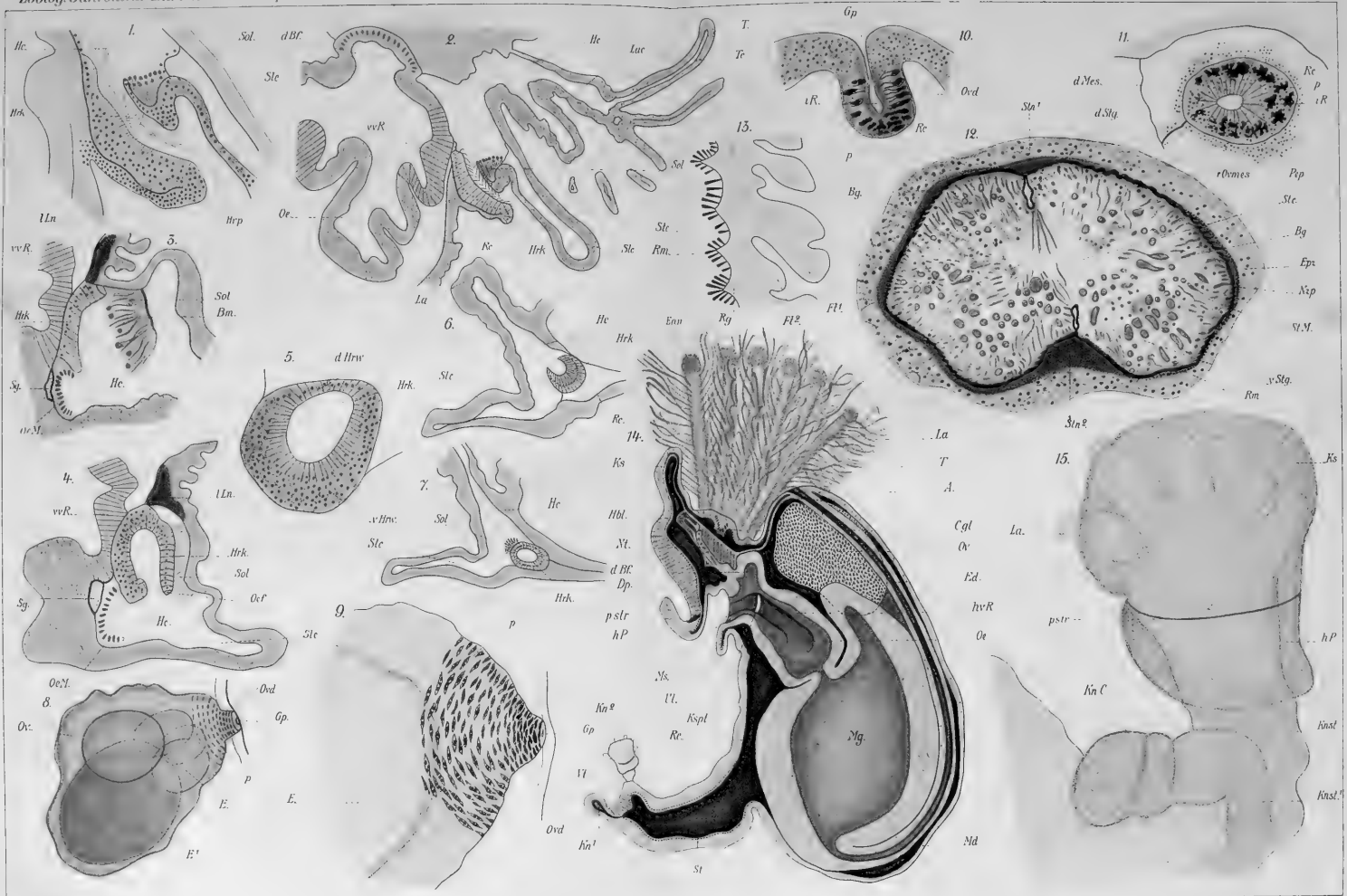










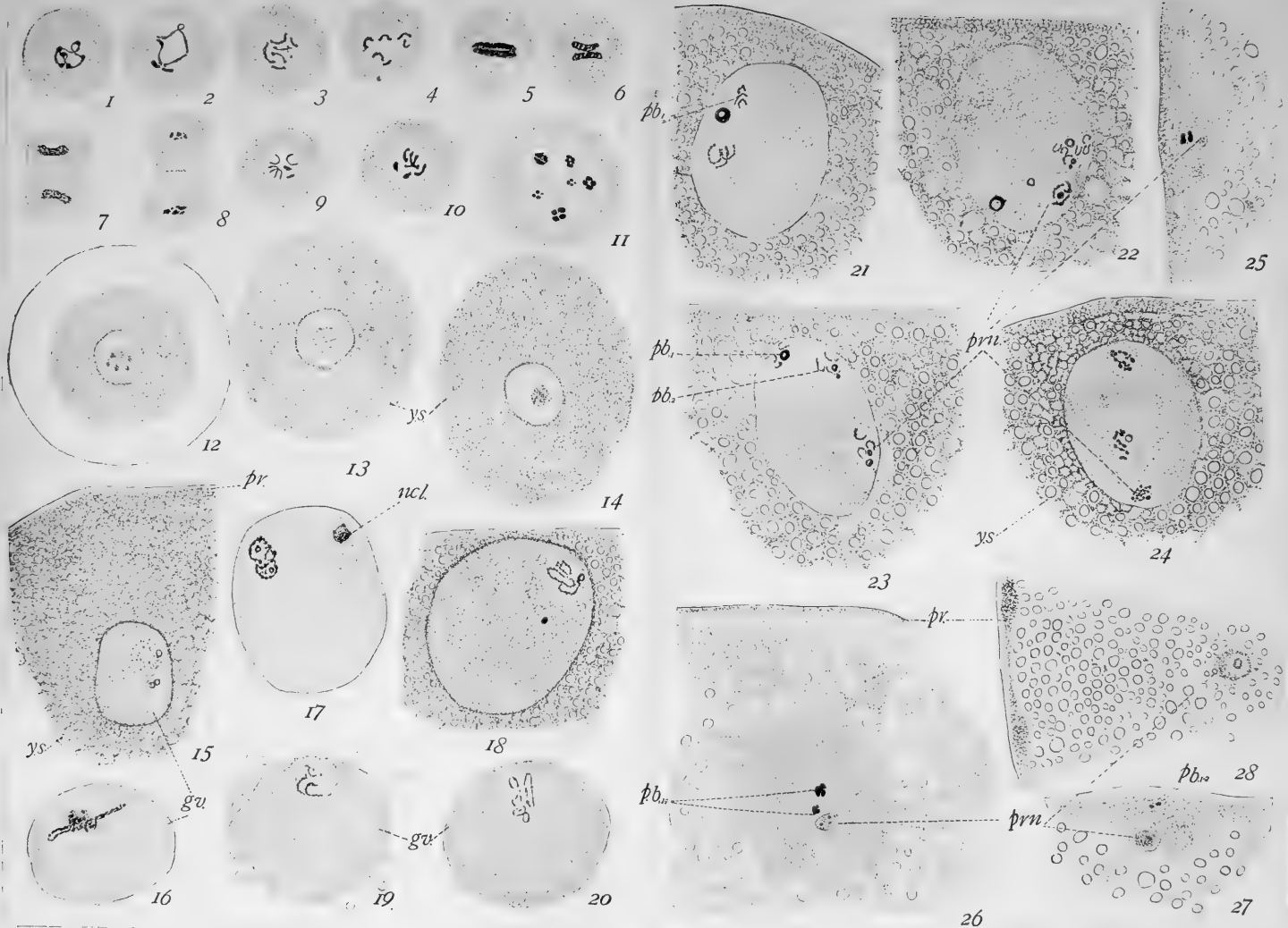


















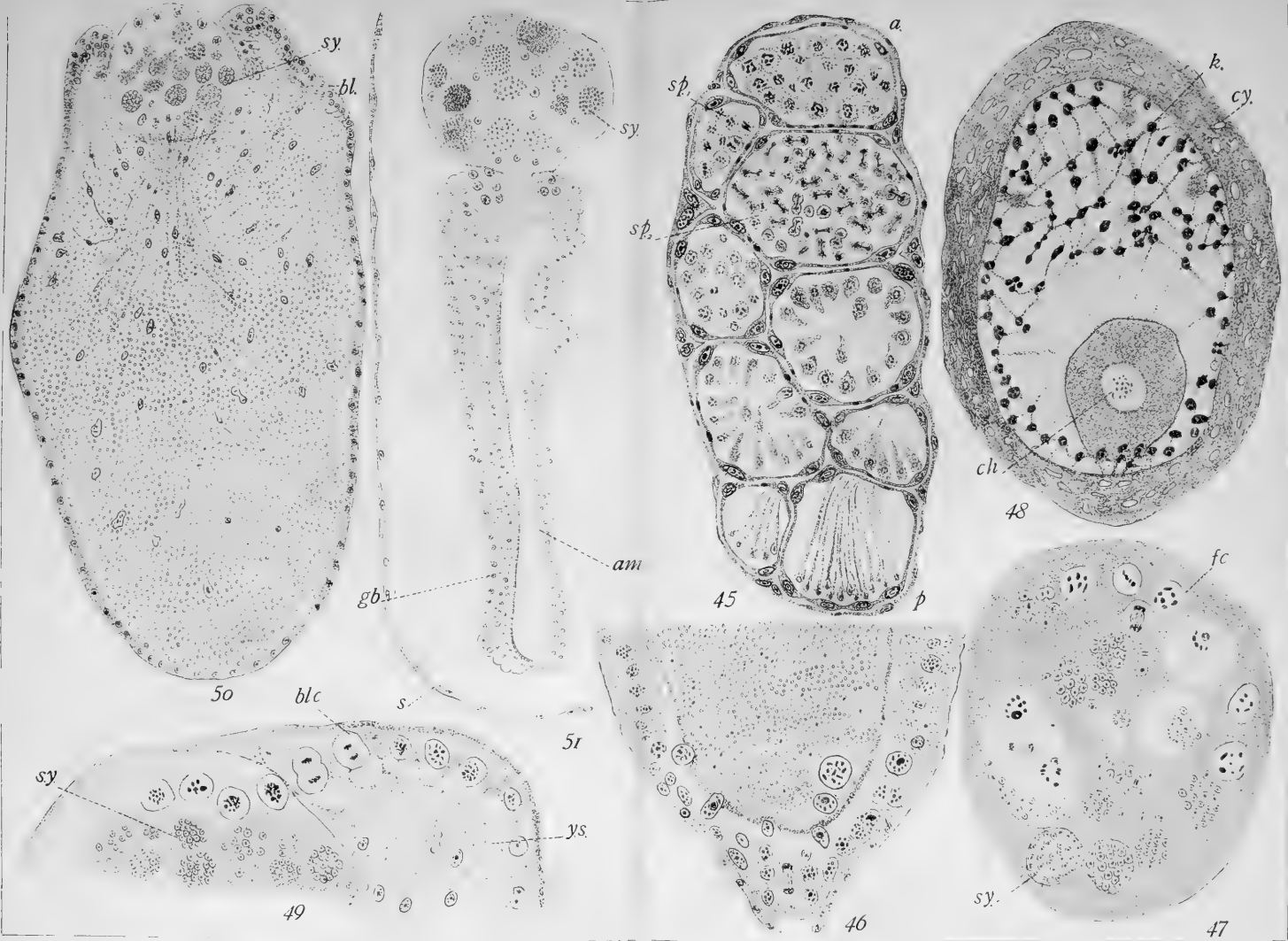








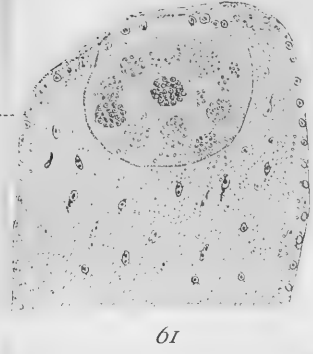
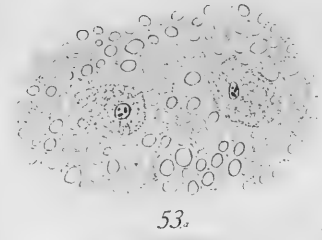
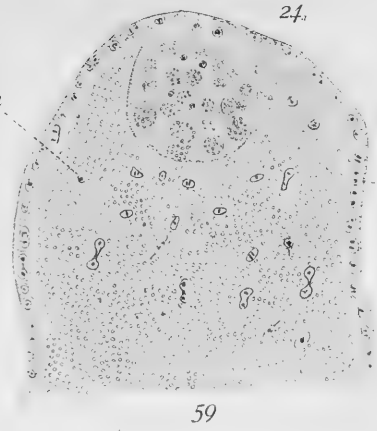
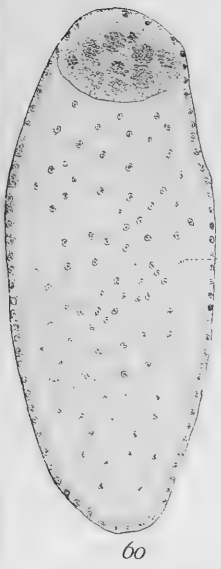
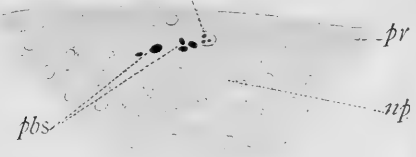
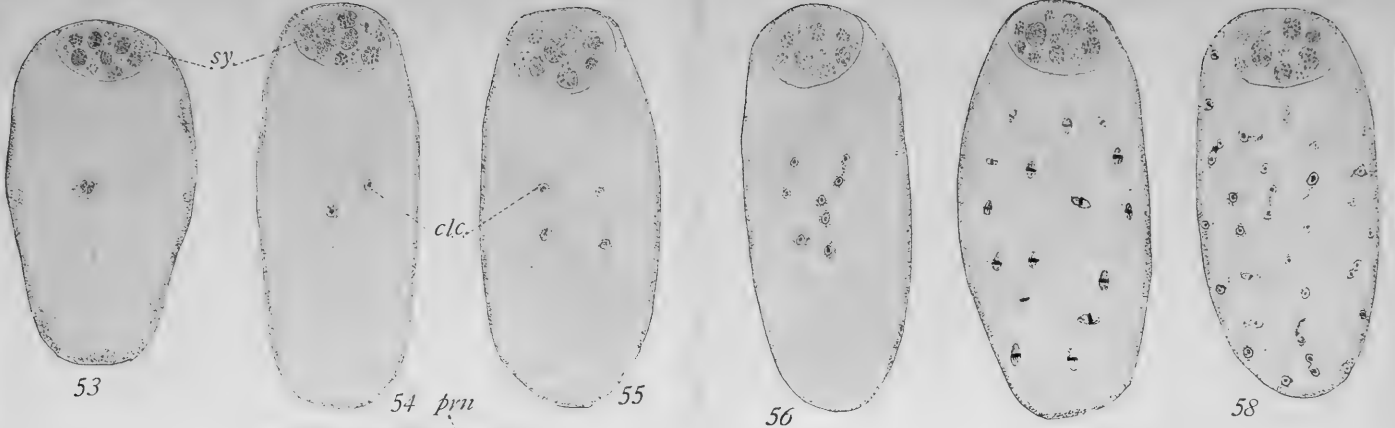










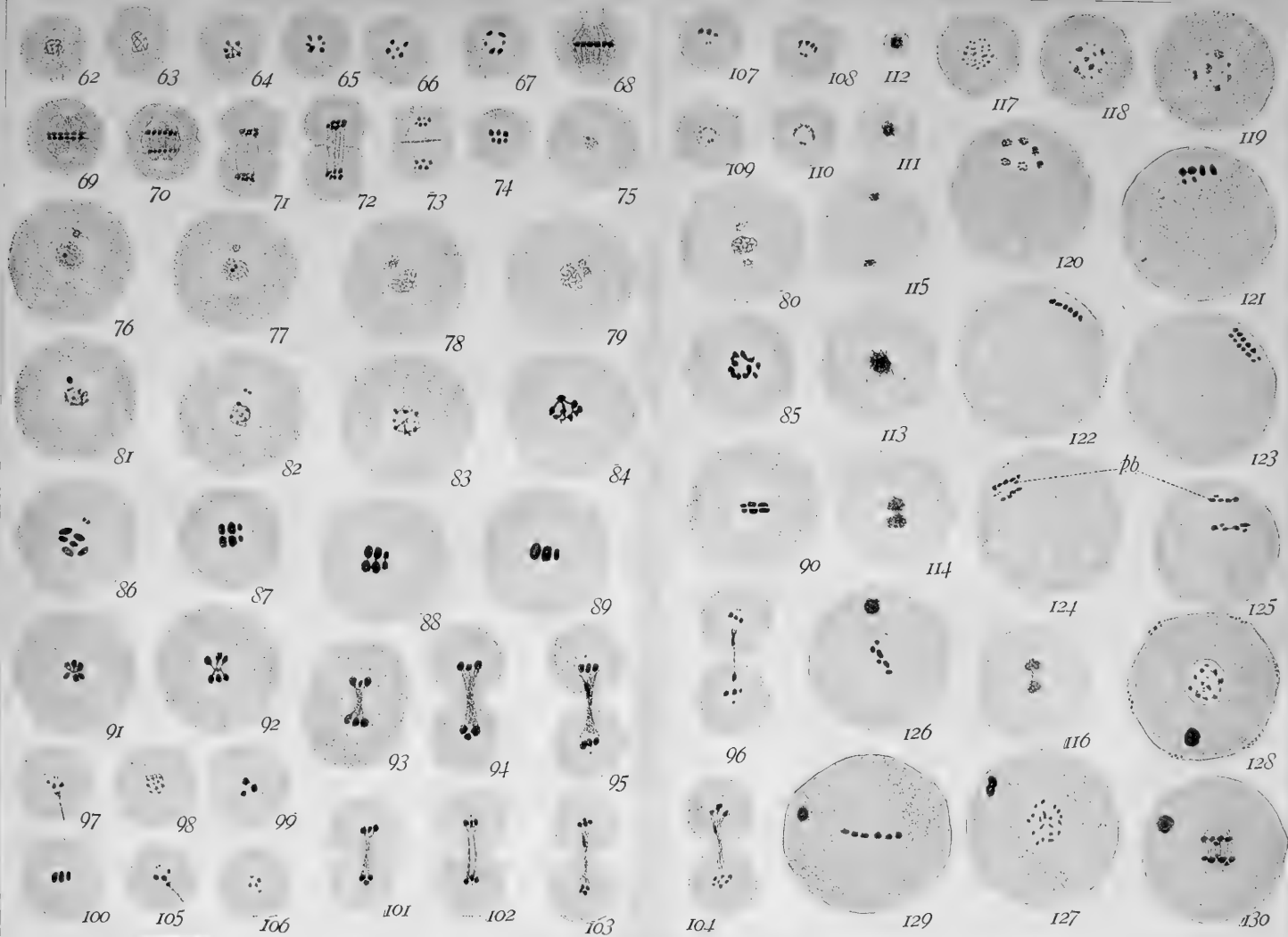








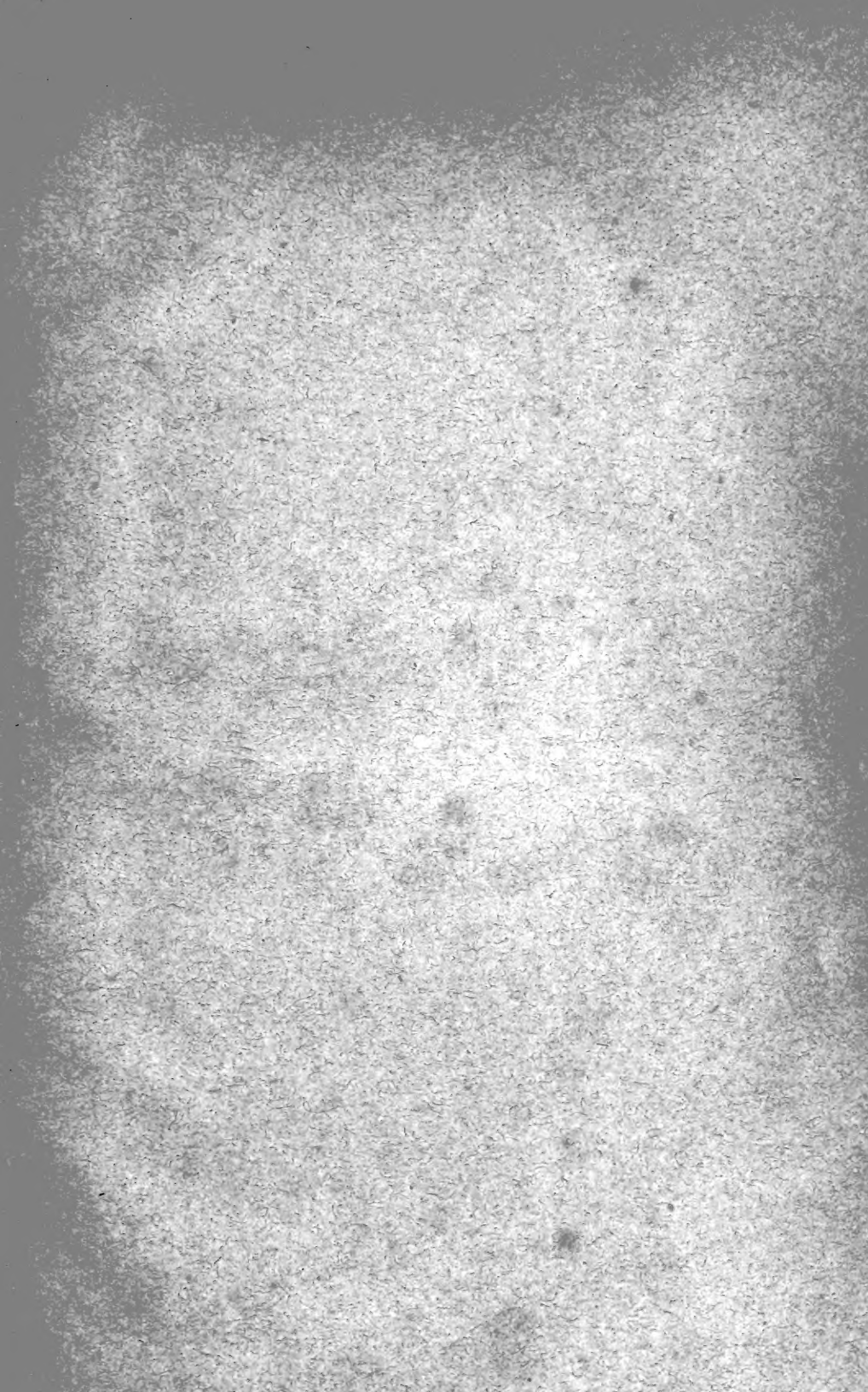


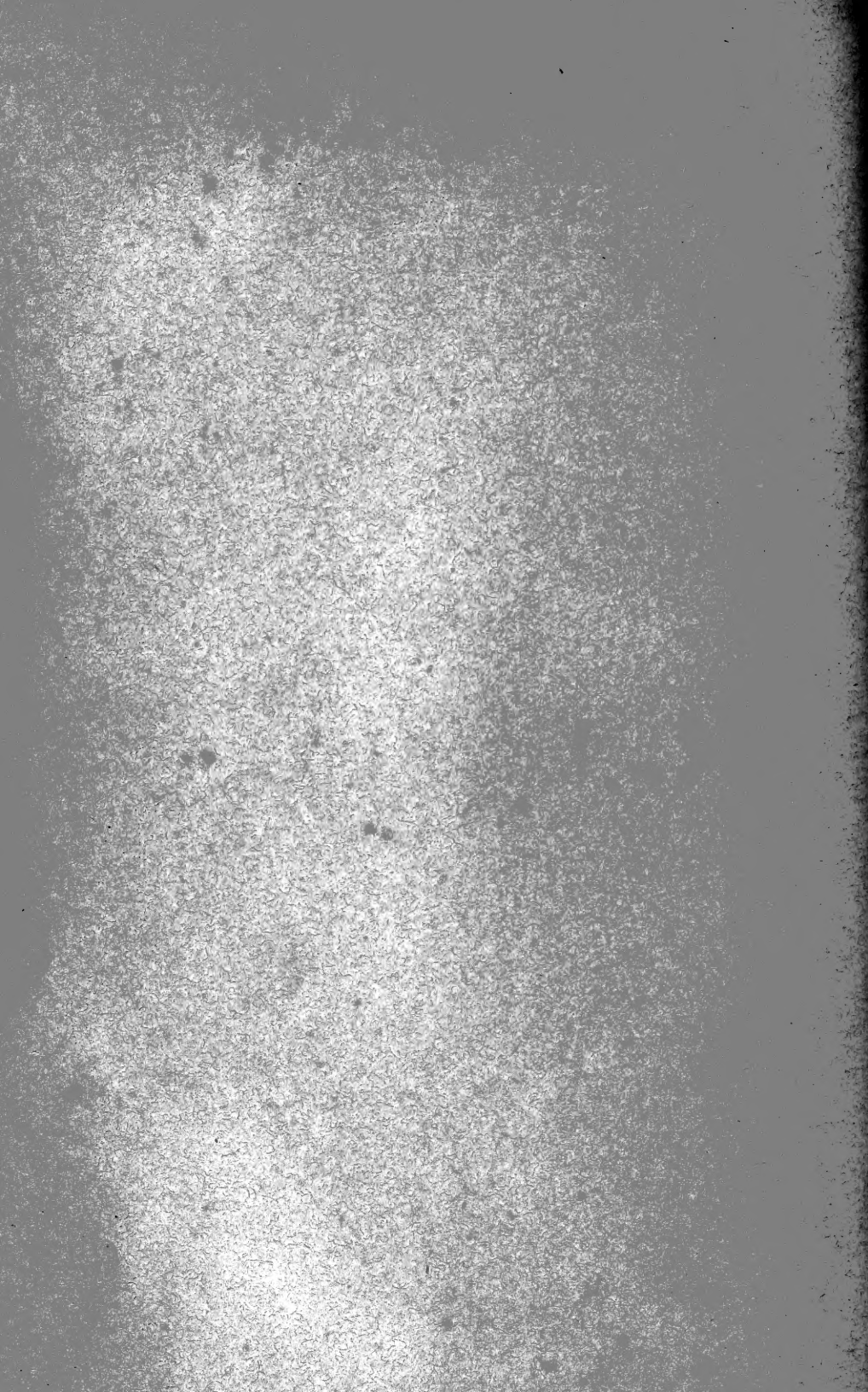












MBL WHOI Library Serials



5 WHSE 04631

1611

