ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTHEILUNG
FÜR
ANATOMIE UND ONTOGENIE DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN.

DREIZEHNTER BAND.

MIT 50 TAFELN UND 

15 ABBILD. IM TEXT.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1900.

Inhalt

Heft I

(ausgegeben am 5. December 1899).

Seite

Wheeler, Morton William, The Development of the Urinogenital Organs of the Lamprey. With Plates 1—7 1

Stempell, Walter, ZurAnatomie von Solemya togata Poli. Hierzu Tafel 8—10 89

Petrunkewitsch, Alexander, Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Histologische und physiologische Studien. Hierzu Tafel 11 171

Nickerson, Margaret Lewis, Intracellular canals in the Skin of Phascolosoma. With Plate 12 191

Heft II

(ausgegeben am 22. Januar 1900).

Schaudinn, Fritz, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Hierzu Tafel 13—16 197

Pfeiffer, Wilhelm, Die Gattung Triboniophorus. Hierzu Tafel 17—20 293

Heft III

(ausgegeben am 10. April 1900).

Tower, Wm. L., The Nervous System in the Cestode Moniezia expansa. With Plates 21—26 359

Montgomery jr., Thomas H., On Nucleolar Structures of the Hypodermal Cells of the Larva of Carpocapsa. With Plate 27 . 385

Hill, Charles, Developmental History of Primary Segments of the Vertebrate Head. With Plates 28—30 and 4 Figures in text 393

Curtis, Winterton C., On the Reproductive System of Planaria simplissima, a new species. With Plates 31—32 447

Goldschmidt, Richard, Zur Entwicklungsgeschichte der Echinococcusköpfchen. Hierzu Tafel 33 und 1 Textfigur 467

Heft IV

(ausgegeben am 20. August 1900).

Seite

METCALF, MAYNARD M., Notes on the Morphology of the Tunicata. With Plates 34—40 and 10 Figures in text 495

VON WAGNER, FRANZ, Beiträge zur Kenntniss der Reparationsprocesse bei Lumbriculus variegatus Gr. Hierzu Tafel 41—44 603

GREGORY, EMILY RAY, Observations on the Development of the Excretory System in Turtles. With Plates 45—50 . . . 683

The Development of the Urinogenital Organs of the Lamprey.

By

William Morton Wheeler.

(From the Zoological Institute of the University of Würzburg.)

With Plates 1—7.

Long before the Selachians and Amphibians had become favorite paradigms of development, morphologists turned to the Cyclostomes for a revelation of the fundamental structure of the Vertebrate urinogenital system. These older researches on lampreys and hag-fishes have been of no little importance in shaping existing theories. Thus Johannes Müller's study of the mesonephros of Myxinoids (1845) furnished the foundation of our present conception of the metamerism of the Vertebrate kidneys, and Wilhelm Müller's careful study of the very typical pronephros of the lamprey (1875) was the key to our understanding of that organ in other Craniotes. It was, moreover, Max Schultze's observations on the ciliated pronephric funnels of the lamprey (1856) that suggested to Gegenbaur (1870) the theory of the homology of Vermian and Vertebrate nephridia.

Since the failure of recent elaborate studies on the pro- and mesonephroi of Selachians, Amphibians and Teleosts to furnish a solution of many important problems, investigators are again turning their attention to the lowest Craniota, especially to the long-neglected Myxinoids. Less attention is bestowed on the Petromyzontia, although they are, with the single exception of the Myxinoids, the most primitive of all existing Craniotes.

The following study of the urinogenital organs of the lamprey by means of modern methods and in the light of recent theories, was suggested to me by my friend and teacher, Professor THEODOR BOVERI. The work was completed under his kind supervision in the laboratory of the Zoological-zootomical Institute at Würzburg during the summer and autumn of 1893. Illness and pressure of other work have unduly delayed publication, and have prevented what I deem of equal importance, the expression of my gratitude to the brillant discoverer of the excretory organs of Amphioxus for the time and ample knowledge which he devoted to my work.

The material studied consisted of the following stages:

I. A lot of embryos of *Petromyzon planeri* from Naples. These had been hardened in corrosive sublimate. They represent twelve stages, in part shown in GOETTE's figures (1891, figs. 7—12, tab. 1), and may be designated thus:

Stage 1. (GOETTE's 4th period.)

Stage 2. (GOETTE's 5th period.)

Stage 3. (GOETTE's 6th period.)

Stage 4. (Beginning of GOETTE's 7th period.)

Stage 5. (GOETTE's fig. 11, tab. 1; 4 mm long.)

Stages 6—10. (Between GOETTE's figs. 11 and 12; 5—6,5 mm long.)

Stage 11. (GOETTE's fig. 12; 7 mm; spiral valve forming.)

Stage 12. (Somewhat older than the embryo represented in GOETTE's fig. 12; about 7,25 mm long, with no yolk in the entoderm cells. These larvæ had begun to take food.)

II. A lot consisting of four young Ammocœtes of *Petromyzon marinus dorsatus* WILDER [1]). These were given me by my friend, Dr. H. P. JOHNSON, who received them from Prof. GAGE of Ithaca, N. Y. They were taken in Cayuga Lake. The labels bear the following legends:

Stage 13. Length 8 mm. "Picric alcohol. June 25th. Taken from the nest."

Stage 14. Length 9 mm. "Picric alcohol."

Stage 15. Length 12 mm. "Killed in PERENYI's fluid. No longer in the nest but in the bank along the stream, Cayuga Lake Inlet."

---

1) See GAGE & MEEK (1886) and GAGE (1893, p. 430). This is regarded by JORDAN & EVERMANN (1896, p. 10) as a synonym of *P. marinus unicolor* DE KAY.

Stage 16. Length 15 mm. "Killed in chromic acid."

III. A lot (stage 17) of specimens of Ammocœtes of *Petromyzon fluviatilis* 21—26 mm long, obtained from Prof. VEJDOVSKÝ of Prag. These had been fixed in FLEMMING's fluid.

IV. A specimen of Ammocœtes (stage 18) 47 mm long, fixed in chromic acid. This is also probably a larva of *P. marinus dorsatus* WILDER, and was taken by Prof. GAGE in New York State.

V. Three specimens of Ammocœtes (presumably of *P. fluviatilis*) from the collection of the Zoological-zootomical Institute at Würzburg. They were fixed in chromic acid and represented three different stages:

Stage 19. Length 7 cm.

Stage 20. Length 9,5 cm.

Stage 21. Length 17 cm.

VI. One transforming Ammocœtes (*P. marinus dorsatus* WILDER?) obtained from Dr. H. P. JOHNSON (stage 22). It was 16 cm long. The label bore the legend: "Susquehanna River. Sept. 19th 1893. $^1/_4$ $^0/_0$ chromic acid."

VII. Stage 23. Adult specimens of *Petromyzon marinus* from Naples and from Massachusetts [1]).

In studying this material the usual embryological methods of cutting and staining sections were employed except in stages 1—12. In these it was necessary to overcome two special difficulties, the obscurity caused by the accumulation of yolk granules in the cells and the curvature of the longitudinal axis of the embryo. The former difficulty was overcome by mounting the sections in styrax dissolved in chloroform instead of in balsam. In this highly refractive medium sections of embryos that have been stained *in toto* in borax carmine for 24 hours, show the cell-boundaries and nuclei very distinctly, while the disturbing outlines of the yolk granules are scarcely apparent. After five years these preparations are still unimpaired.

The curvature of the dorsal surface of the young embryo is very pronounced so that ordinary cross-sections give varying and often deceptive pictures of the pronephros and its duct. This difficulty was overcome by procuring from YUNG in Heidelberg a microtome

1) This arrangement of different stages of some 3 or 4 species or varieties of *Petromyzon* in a series for the purpose of illustrating the continuous development of a set of organs might be objectionable, were it not that the various "species" of lamprey are so very closely related (conf. SCHNEIDER's remarks on the different European forms [1879, p. 35—37] and GAGE [1893] on the American species).

carrier that enabled me to cut wedge-shaped sections. This method, which is rather slow, is not necessary after stage 3, as the longitudinal axis of the embryos and larvæ is thenceforth perfectly straight.

Part I. Historical.

For a general account of the extensive literature on the excretory organs of Vertebrates the reader is referred to the admirable summaries and bibliographies of FIELD (1891) and RÜCKERT (1891). In this place I shall consider only the literature relating to the urinogenital organs of *Petromyzon*.

1. The Pronephros.

RATHKE (1827, p. 99) seems to have been the first to describe the excretory organs of Ammocœtes, so far as they could be studied under a low magnification. He saw the pigmented pronephros on either side just above the heart, and noted the fold that runs back and connects it with the mesonephros of the same side. On the surfaces of the pronephroi he detected "einige (ungefähr 10—12) drüsenartige, kleine, weissgefärbte, und mit einem kurzen Stiele versehene Körperchen, welche bei 2 der von mir untersuchten Exemplare an ihrem dickern Ende becherförmig, jedoch nur wenig, ausgehöhlt, bei den übrigen aber abgerundet waren". These structures, which RATHKE at first took to be hydatids are evidently the pronephric funnels. The number, ten to twelve, refers to both pronephroi as shown in his fig. 8, tab. 2. He seems also to have seen the convolutions of the pronephric tubules through their pigmented epithelial covering, but to have mistaken them for spherical bodies.

MAX SCHULTZE (1856, p. 30) saw the pronephros in the embryo lamprey viewed as a transparent object. He detected the movements of cilia in a region which he interpreted as a groove, but which was evidently the openings of the pronephric funnels. He also remarked that the pronephros corresponded in position to the Wolffian body of fishes but failed to make out its connection with the kidneys.

WILHELM MÜLLER (1875) was the first to give a good account of the structure and development of the urinogenital organs of *Petromyzon*. The earliest stage of the pronephros observed was in an embryo of *P. fluviatilis* with four gill clefts. Just behind the heart he found "in der seitlichen Wand der längs des Pharynx nach vorn sich erstreckenden Peritonealhöhle beiderseits eine runde Oeffnung,

welche in einen schmalen, längs der Chorda eine Strecke weit nach rückwärts verfolgbaren Gang führte". In an older embryo (4,25 mm long) with the definitive number of gill-sacs, there were two of these tubular projections opening into the body-cavity above the heart. The projections were found to communicate with coiled tubules that could be traced between the chorda and peritoneum from the hindermost gill-septum to the level of the anterior surface of the liver. All of these structures had a distinct lumen and consisted of a single layer of cuboidal cells and a thin layer of connective tissue. The coiled tubules were connected on either side with a duct, which ran along the ventral surface of the chorda to within a short distance from the cloacal orifice.

In an Ammocœtes 7 mm long Wilhelm Müller found four protrusions and describes these as each opening with a "trichterförmig von zwei Seiten comprimirte Oeffnung in die Peritonealhöhle". He observed the cilia in these openings and other details in the histological structure of the tubules. On the mesial side of each pronephros Müller saw the glomus covered with peritoneal epithelium. The coiled pronephric tubules were traced to their union with the duct and this was followed back along the lateral and ventral surface of the "Vena cava" (Vena cardinalis posterior) to its opening into the cloaca. In larvæ of *P. planeri* 25 mm and 43 mm long the number of funnels was found to be the same and apart from an increase in size there was little change in the pronephros. In the latter stage the organ is described as "von ziemlich weiten Gefässräumen durchsetzt". In a larva 6,5 cm long the organ is said to be "in voller Rückbildung begriffen". This process was accompanied by the appearance of great cavities communicating with the cardinal vein. These cavities cause the pronephric tubules to spread apart. The cells of the tubules are filled with "braunen kryptokrystallinischen Körnchen". In the adult *Petromyzon* during the spawning period "hat die Vorniere eine nahezu complete Involution erfahren". Only the funnels and the glomus are unaffected by this change, the former still retaining their cilia and compressed shape, the latter remaining attached to the peritoneum by means of a narrow peduncle. The tubules, however, have disappeared together with the anterior end of the pronephric duct.

Fürbringer (1878) studied Calberla's sections of *Petromyzon planeri* (embryos and Ammocœtes 4,5—180 mm long). The pronephros was already formed in the youngest stage examined. Both Calberla and Fürbringer found five funnels, and the glomus as

described by W. Müller. The pronephric duct opens into the cloaca in embryos 5,5 mm long. The reduction of the pronephros takes place as described by W. Müller except that in larvæ 18 cm long remnants of the tubules could still be detected.

Schneider (1879) corroborated the observations of W. Müller on the pronephros of Ammocœtes and emphasized the fact that the pronephric funnels open into the pericardial cavity, a condition probably observed but not expressly mentioned by W. Müller.

Scott (1880) in his preliminary paper on the development of *Petromyzon* was the first to describe the origin of the pronephros. The pronephric duct arises as a solid strand in the parietal plate of the mesoderm, and soon acquires a lumen and an opening anteriorly into the body-cavity. At the anterior end of the duct, near the heart, a series of ciliated funnels is developed. These open on the one hand into the body-cavity, on the other into the duct. A glomus arises as in the Amphibia. Scott believes that the funnels are differentiated from the duct. The two ducts open by means of separate orifices into the cloaca.

Scott (1881) in a second paper claims that the Anlage of the pronephros appears in embryos fourteen days old. The idea of the preceding paper, i. e. the origin of the pronephric tubules from the anterior end of the duct, takes on a more difinite form: "Die beiden Gänge zeigen (fig. 33, tab. 10) eine Anzahl symmetrisch vertheilter Erweiterungen, welche später in die Leibeshöhle einmünden und zu wimpernden Trichtern werden. Die Trichter entstehen also aus den Gängen, und nicht durch Einstülpungen der peritonealen Schicht, wie die Tubuli der Urnieren." The pronephric duct, according to Scott, does not grow backward independently, but is split off *in situ* in a craniocaudal direction. The funnels of the pronephros are metameric. Their number at the time of hatching is not constant; usually there are three or four; at no time were more than five observed.

Scott (1887), in a third paper, referring to his preceding publications says: "my account of the formation of the mesoblast by splitting from the yolk hypoblast, of the development of the pronephros from diverticula of the segmental duct, of the formation of the anus and neurenteric canal, are incorrect."

v. Kupffer (1888) sums up the results of his study of the pronephros in *P. planeri* in the following sentence: "Der Vornierengang ist exodermaler Herkunft, die drei Vornierencanäle entstehen successive als kegelförmige Erhebungen des Parietalblattes gegen das

Exoderm und vereinen sich mit der hohl werdenden Anlage des Ganges."

SHIPLEY (1888), like SCOTT, derives the pronephros and its duct from the mesoderm, but in a different manner: "The lumen of the segmental duct becomes continuous with a groove in the parietal peritoneum, lying near the angle where the somatopleure and splanchnopleure diverge. When this groove closes it leaves four or five openings, which persist as the openings of the ciliated funnels." The tubules are continuous at their bases "with a duct which soon becomes elongated and coiled and ultimately joins the segmental duct". The pronephros ultimately comes to lie inside the cardinal vein. "There is only one glomerulus on each side, stretching each side of the alimentary canal and extending through about the same space as the glandular part of the kidney; it receives its blood by a single vessel on each side directly from the aorta." SHIPLEY found five ciliated funnels in the majority of specimens. "The whole gland did not extend over a greater space than that occupied by three myomeres, although in some cases the ciliated funnels, which were of some length, overlapped into the fourth myomere." SHIPLEY concluded from these observations that the lamprey pronephros does not have a metameric origin.

SEMON (1890) published on the pronephros of Ammocœtes a brief note in which he attempted to show that this form has inner and outer funnels comparable with those which he found in *Ichthyophis*. He also attempted to show that there exists in Ammocœtes a pronephric chamber like that of Amphibians.

GOETTE's account (1890) of the development of the lamprey pronephros is the most complete that has been published. The earliest indication of the organ appears soon after the heart is laid down in the embryo and consists of a groove-shaped evagination of the somatopleure just ventral to the mesenteric fold. This evagination which grows forward till it reaches the branchial region and backward, but more slowly, is the rudiment of the pronephros anteriorly and posteriorly that of the pronephric duct. "Die Kopfniere selbst entsteht also früher als der übrige Gang, dieser aber als eine unmittelbare und gleichzeitige Fortsetzung des ersteren." The rudiment of the pronephros is soon converted into a deep pocket which grows up close to and just outside of the mesenteric fold, and has at first only a single slit-shaped opening into the body-cavity. During the growth of this pocket the lips of its opening unite at one point, thus forming two

openings, the anterior of which is smaller than the posterior. The larger opening is then converted into two short openings by a fusion of its lips near the middle of its length, so that the pronephric pocket now has three openings into the coelom. The portions of the pocket around the lips of the openings elongate and become the tubules of the pronephros. GOETTE could not make out how the number of tubules is increased to five ("selten 4 oder 6"), but as he finds the groove-like evagination of the somatic mesoderm still open behind the three tubules, he believes that the fourth to fifth funnels are formed in the same manner as the anterior ones. He denies that there is any correspondence between the metamerism of the body and that of the tubules, since he finds: "sowohl 3 als 6 Canäle im Bereich zweier oder dreier Metameren." The collecting duct later becomes coiled and finally forms a convolute with the proximal ends of the tubules. During the formation of the funnels the peritoneal epithelium on the mesial side of the pronephros bulges cut like a sac, certain mesoderm cells and a twig from the aorta push their way into it and thus form a more or less racemose glomerulus. The tubules of the pronephros ultimately become embedded in the anterior cardinal vein. The pronephric duct is completely cut off from the somatopleure. GOETTE observed considerable differences in the appearance of the duct at different points during its formation. In some places it appeared as a hollow diverticulum of the underlying somatopleure, at other points as a solid or nearly solid cord. These appearances, however, he deems of little morphological importance. The extreme posterior end of the duct is said to arise from the mesenteric fold of the mesoderm, and thus the way in which the duct reaches the gut is explained. It should be added that GOETTE also describes a fusion of the splanchnopleure and somatopleure just below the anterior and posterior ends of the pronephros. These constrictions, which are of a transitory nature, are to GOETTE "unzweifelhaft" an imperfect closing off of a pronephric chamber like that of the Amphibia.

BUJOR (1891) studied the pronephros of the Ammocœtes during its transformation into the *Petromyzon* and found it to consist of three or four ciliated funnels and a glomus, the tubules having disappeared. In the adult *Petromyzon* the pronephros "s'atrophie davantage, mais toujours on en rencontre des traces".

2. The Mesonephros.

Rathke (1827, p. 92—93) gave a general description of the mesonephros and its fat-body in the full-grown Ammocœtes. He traced the ureters (pronephric ducts) to their openings in the urinogenital papilla, and evidently saw the glomeruli, the mesonephric tubules and the openings of the latter into the ureters. He compares (p. 101 and 102) the kidneys of *Petromyzon planeri, P. fluviatilis* and Ammocœtes.

Wilhelm Müller (1875) gave the first careful description of the mesonephros, beginning with a larva 25 mm long. He observed that the duct of the mesonephros is a continuation of the pronephric duct, the various details in the structure of the tubules with their ciliated funnels and the glomeruli. These details were traced through larvæ 43 mm and 65 mm long to the sexually mature *P. fluviatilis.* He failed, however, to observe that the mesonephros continually lengthens at its posterior end through the formation of new tubules.

Fritz Meyer (1876) recorded some important observations on the glomeruli and blood-vessels of the lamprey mesonephros: "Von der Aorta descendens treten auf die ventrale Seite der ungefähr 9—10 cm langen Niere in unregelmässigen Abständen von 3—6 mm einzelne Gefässe, welche, nachdem sich dieselben entweder nicht oder in 2—4 Aeste getheilt haben, auf der Mitte der ventralen Seite der Niere wieder zu einem Gefäss sich vereinigen. Dieses verläuft vom vordern bis zum hintern Ende der Niere, dieser zwar eingesenkt, aber nicht auf seiner ventralen Seite von Nierenparenchym bedeckt. Dieses auf der ventralen Seite der Niere verlaufende Gefäss sendet nach den Seiten und nach dem Rücken zu zahlreiche kleinere Gefässe, welche ein Wundernetz bilden und ca. 0,25 mm nach den angegebenen Richtungen vordringen. Dieses Wundernetz bildet den Glomerulus. Wir finden auf jeder Niere also nur einen 9 cm langen und 0,25 mm breiten und tiefen Glomerulus, dessen Kapsel nur auf beiden Seiten und dorsalwärts vom Nierenparenchym begrenzt, auf der ventralen Seite dagegen nur vom Bauchfell bedeckt wird. Den Gefässen des Glomerulus ist eine Endothelschicht aufgelagert, auch die Kapsel ist innen mit einer solchen ausgekleidet."

Fürbringer (1878) was the first to study the early development of the mesonephric tubules. The first appearance of these structures was detected in larvæ 9 mm long. "Sie besteht aus einzelnen, metameren Urnierensträngen, die von dem (hier cylindrisch erhöhten) Peritonealepithel ausgehen und sich an den Urnierengang anlegen.

Sehr schnell schnüren sie sich von ersterm ab, wandeln sich in Bläschen und Canälchen um und münden zugleich in den Gang ein, der dadurch zum primären Urnierengang wird. Die vordern Anlagen liegen dem Gange lateral, die mittlern ventral, die hintern medial an; davon hängt auch der Ort ihrer Einmündung ab, die bei den letzten sogar medial-dorsal stattfindet. Weiterhin entwickeln sich die Urnierencanälchen einerseits unter Ausbildung je eines MALPIGHI'schen Körperchens an ihren ventralen blinden Enden, andrerseits unter beträchtlicher Verlängerung dorsal über das Niveau des Urnierenganges vordringen und hier, ganz wie MÜLLER angiebt, dünner und mehr von einander getrennt sind als die ventralen Abschnitte." FÜRBRINGER does not confirm MEYER's statement that the adult *Petromyzon* has only a single much elongated glomerulus in each mesonephros, but says: "ich finde, wie MÜLLER, auch bei Erwachsenen eine reichliche Anzahl von getrennten Glomerulis."

SCHNEIDER (1879, p. 100 et seq.), too, fails to find a single long glomerulus in the mesonephros of *Petromyzon*: "Es ist nicht eine einzige lange Kapsel vorhanden, sondern jedes Harncanälchen mündet mit seinem wimpernden, trichterförmigen Ende in eine eigene abgeschlossene Kapsel. Die Kapseln liegen allerdings in einer Säule angeordnet." . . . . "Die Glomeruli von *Petromyzon* sind nicht wie die anderer Thiere Knäuel von Capillarschlingen, sondern die Gefässschlingen liegen über die ganze Oberfläche der Kapsel zerstreut. Auch ist die Kapsel nicht wie sonst kugelförmig. Sämmtliche Kapseln der einen Urniere bilden eine cylindrische Säule, in deren äusserer Kante die Arterie verläuft. Von der Arterie strahlen fächerförmig etwa 8 Längsscheidewände aus, welche durch Querscheidewände in die einzelnen Kapseln getheilt werden" (tab. 4, fig. 7 u. 8). This structure, SCHNEIDER maintains, occurs both in *P. marinus* and *P. fluviatilis* and in the Ammocœtes of the latter species. SCHNEIDER also makes a few observations on the development of the mesonephros during the larval stages. Behind the mesonephric region in Ammocœtes 15,6 cm long he finds a region in which the mesonephric tubules are still developing. "Längs des WOLFF'schen Ganges liegen vor dem letzten Harncanälchen kugelförmige Anhäufungen von Zellen. Die Kugeln umschliessen nach vorn zu einen Hohlraum, nach hinten sind sie kleiner und ohne Hohlraum. Es sind die Anlagen von Harncanälchen." The mesonephros remains unchanged, according to SCHNEIDER, during the Ammocœtes stage. He also claims (p. 101) that the organ disappears during metamorphosis "bis auf einzelne Rudimente, während

sich in dem hintern Theile des Streifens [the mesonephric fold], welcher bei Ammocœtes keine Canäle enthält, neue Canäle bilden. Da, wo bei Ammocœtes der Harncanälchen führende Theil liegt, ist bei *Petromyzon* nur eine dünne, den Geschlechtsorganen aufliegende Leiste vorhanden, während der hintere, bei Ammocœtes nur fetthaltende Theil dicht mit Harncanälchen gefüllt ist, welche ohne Zweifel aus den kugelförmigen, bei Ammocœtes beschriebenen Zellenhaufen entstanden sind." He further observes: "Bei Ammocœtes liegen die Harncanälchen nur in dem ventralen Theil des Bandes, während der dorsale Theil wie das gesammte Hinterende nur aus Fett besteht, in welchem Capillaren verlaufen. Beim Uebergang wird das Fett in dem dorsalen Theil der gesammten Urniere resorbirt und der dadurch entstehende Raum in einen grossen venösen Sinus umgewandelt" etc.

Vialleton (1890) has devoted special study to the postembryonic development of the mesonephros. In the Ammocœtes he distinguishes two parts in the organ, first "un lobe antérieur, formé par des tubes contournés débauchant dans des glomérules que l'on trouve soit isolés, soit groupés en petit nombre, mais jamais disposés en série continue. Ces glomérules occupent le bord libre du rein; le canal de Wolff est situé sur la face dorsale, près du bord adhérent. Cette partie du rein s'atrophie chez les Ammocètes de grande taille. 2° Un lobe postérieur, qui constitue la majeure partie de l'organ et qui se distingue du précédent en ce que les glomérules y sont disposés côte à côte, formant une véritable colonne glomérulaire, comme le dit Schneider, et non pas un glomérule unique, comme l'a cru Meyer. Le canal de Wolff occupe ici le bord libre du rein, tandis que les glomérules sont placés à sa face ventrale". Behind the posterior lobe, Vialleton finds in the fat-body running parallel with and very near the pronephric duct "une bande continue formée de petits amas cellulaires arrondis" like the incipient tubules described by Schneider. He goes on to say that sections show that these accumulations "ne sont autre chose que des invaginations cellulaires parties de l'épithélium péritonéal qui recouvre le rein, et qui s'enfonce dans le corps graisseux. Au voisinage du rein ces invaginations forment des cordons pleins, qui diminuent de longueur, à mesure que l'on s'éloigne du rein et que l'on se rapproche de l'anus; bientôt même on ne trouve plus de cordons épithéliaux, mais simplement un epaississement de l'épithélium peritonéal, qui partout ailleurs formé d'une seule couche de cellules plates, est ici cubique et parfois composé de deux couches." Vialleton thus agrees with Fürbringer in deriving the mesonephric

tubules from the peritoneum, but the tubules which he describes lie far behind those detected by FÜRBRINGER in the larva 9 mm long. VIALLETON appears to accept FÜRBRINGER's statement that the mesonephric tubules are metameric but he would limit this statement to the anterior portion of the mesonephros, and is positive in his statement that in larvæ at least 30 mm in length the tubules "ne sont pas segmentaires (leur nombre est plus élevé que celui des segments du corps)". From measurements of some thirty Ammocœtes from 3 to 15 cm in length, VIALLETON concludes that SCHNEIDER was wrong in denying the growth of the mesonephros during the larval stages. He says: "il y a un véritable accroissement du rein, dû à des formations nouvelles, et non pas une simple augmentation de volume, proportionnée à l'accroissement des autres parties du corps." New tubules are continually being added at the posterior end of the mesonephros, at first as little cords of cells evaginated from the peritoneum. These then develops as follows: "Vue de face, les cordons se montrent comme de petits amas cellulaires sphériques, disposés sur deux lignes alternantes, c'est-à-dire les cordons d'une ligne s'emboitant dans les intervalles que laissent entre eux ceux de l'autre rangée. Ces cordons se recourbent en S, s'avancent contre le canal de WOLFF et se soudent à lui; bientôt ils se séparent de l'épithélium péritonéal. Leur extrémité libre, située au dessous du péritoine, se renfle et se transforme en un glomérule. Les cordons étant tres serrés, les glomérules qui en proviennent s'empilent les uns contre les autres, leur parois en contact s'accolent étroitement et forment de minces cloissons, sur les deux faces desquelles se développent les vaisseaux glomerulaires." The kidney of the adult lamprey extends through the whole corpus adiposum and is obviously a new formation, "mais il n'est pas indépendant du rein de l'Ammocète; il n'est, en réalité, que la continuation du lobe postérieure de celui-ci". The development of new tubules which is nearly arrested when the Ammocœtes is only 40 mm long, "acquiert, au moment de la métamorphose, une grande intensité et donne origine au rein de l'animal parfait".

BUJOR (1891) took up the study of the development of the mesonephros at the point where VIALLETON dropped it, and carried it on through the metamorphosis of the Ammocœtes into the *Petromyzon*. "Le lobe du mésonéphros augmente pendant les stades de passage, dans sa partie postérieure, par la formation des nouveaux canalicules urinaires et des nouveaux glomérules." BUJOR derives the tubules and their glomeruli from retroperitoneal cells in the corpus adiposum

near the pronephric duct. He says: "en examinant mes stades de passage, je fais la remarque suivante: s'il est vrai que les cellules du glomérule sont, au moment de la métamorphose, parfaitement semblable avec celles de l'épithélium péritonéal, ce qui me ferait admettre aussi l'invagination de l'épithélium péritonéal, il n'est pas moins vrai aussi que ces cellules sont aussi parfaitement semblables et se confondent aussi avec la grande quantité des jeunes cellules qui nagent dans les spaces compris entre les canalicules urinaires." Bujor claims that the arrangement of the glomeruli in Ammocœtes 18 cm long is still very simple and approaches the condition described by Schneider for the adult *Petromyzon* only during the later stages of transformation. "A cause du faible développement des parois des capsules on ne peut dire ici que chaque canalicule débouche dans une capsule séparée, comme c'est le cas chez l'adulte. Dans les stades plus avancés, et chez le jeune *Petromyzon* les parois de separation des capsules se développent davantage et c'est avec peine, chez le *Petromyzon planeri* adulte, qu'on peut constater les rapports que Schneider figure pour le *Petromyzon marinus*." Bujor describes the pronephric duct as lined with cilia, but he nowhere shows them in his figures.

3. The Reproductive Organs.

Rathke (1826 and 1827) studied the gross structure of the reproductive organs in Ammocœtes and *Petromyzon*. He observed the similarity of the ovary and testis, and their median, unpaired structure. He noted the absence of an oviduct or vas deferens, and discovered the abdominal pores in *Petromyzon* (1826), but failed to find them in Ammocœtes (1827).

Wilhelm Müller (1875) was able to detect the reproductive organs in larvæ 35 mm long as a median, unpaired thickening of the peritoneal epithelium extending through the abdominal cavity between the bases of the mesonephric folds. "Die ursprünglich gleichförmige Anlage hatte sich jetzt dadurch weiter entwickelt, dass dieselbe durch das Eindringen von bindegewebigen Scheidewänden in rings geschlossene solide Follikel gesondert wurde. Die ganze Anlage stellte auf dem Querschnitt einen unvollkommen zweilappigen, der ventralen Fläche der Aorta anliegenden Streifen dar." . . . . "Die Anlage der beiden Geschlechtsdrüsen verhielt sich in diesem Stadium vollkommen gleich. Dies änderte sich bereits bei Larven von 50 mm Länge, indem in den Follikeln des Ovarium das Auftreten von Eiern bemerklich wurde.

Letztere bildeten sich aus je einer central liegenden Anlagezelle hervor und vergrösserten sich rasch auf Kosten der umliegenden, den Follikel erfüllenden Zellen, welche unter bedeutender Abflachung gegen die bindegewebige Wand des Follikels gedrängt wurden." In larvæ 65 mm long the ovary and testis could be readily distinguished from each other, although the latter contained as yet no spermatozoa.

Fürbringer (1878) has little to say concerning the reproductive organs and his statement on the posterior openings of the pronephric ducts (ureters) is peculiar. He says (p. 43): "Später münden die primären Urnierengänge gemeinschaftlich in den Abdominalporus aus." Obviously he means the urinogenital papilla, into which both the abdominal pores and the pronephric ducts, or ureters, open.

Schneider (1879, p. 102) gives the following description of the termination of the ducts, etc.: "Die Wolff'schen Gänge haben sich an ihrem Hinterende bei *Petromyzon* zu einem unpaaren Gange vereinigt und treten in einen penisartigen, von der Rückenwand des Mastdarmes vorspringenden Zapfen. Der unpaare Gang besitzt jederseits eine Oeffnung, in welche ein enger, von dem Hinterende des Peritoneum gebildeter Gang mündet. Dieser Peritonealgang, die Wolff'schen Gänge und der Mastdarm sind vom Bindegewebe zu einer soliden Platte vereinigt, deren Aussenfläche der Afterflossenmuskel aufsitzt."

Scott (1880) describes the two pronephric ducts as opening at first separately into the cloaca. Just before metamorphosis they unite to form a short common canal. The cloacal orifice lengthens and finally a portion of the cloaca is constricted off to form the sinus urinogenitalis, which acquires an opening of its own to the outside. The wall of the sinus which Scott believes to be entodermal becomes perforated at two points by the abdominal pores, thus establishing communications between the body cavity and the sinus and providing passages for the ova and spermatozoa.

Goette (1891) was the first to trace the origin of the reproductive organs in the embryo of *Petromyzon*. He recognized them at a very early stage (before his stage 7, corresponding to my stage 4). At this time the mesoderm lateral to the myotomes consists of a number of cells of varying size and filled with yolk granules. Most of these cells multiply, but a few remain as conspicuously large elements surrounded by smaller cells and embedded in the parietal mesoderm just lateral to the region which subsequently becomes the pronephric duct. At this stage the mesoderm has not yet separated at its outer

edge from the entoderm, so that it is not always easy to distinguish the large yolk-laden sex-cells from the similar cells in the entoderm. GOETTE maintains, however, "dass es ursprünglich Mesodermelemente und nicht etwa vom Darmblatt her eingewanderte Zellen sind". Sagittal sections of embryos in stage 7 show the reproductive organs in the form of a moniliform cord of cells on either side of the posterior trunk region, "so dass der Eindruck einer durch sie repräsentirten Anlage unabweislich ist". During further development these two rows of sex-cells move towards the median line, together with the parietal mesoderm in which they are embedded and thus come to lie on the mesial sides of the pronephric ducts. Eventually the two rows fuse beneath the aorta to form a single sex-organ in the position of the mesentery of other Craniota. Thus the peculiar unpaired condition of the reproductive organs in Ammocœtes and *Petromyzon* is a secondary condition brought about during embryonic development and thereafter permanently retained. GOETTE also describes of development of the sexual and renal orifices in young Ammocœtes. The two lips of the cloacal orifice are formed by the halves of the anal fin-fold, which splits just behind and reunites in front of the orifice. I quote the account *in extenso*: "An denselben jungen Ammocöten, deren ventrale Flossen ich eben beschrieb, sind die Mündungen der Kopfnierengänge bereits bis zur halben Höhe des Afterdarms von demselben abgeschnürt; unter ihnen verlaufen die beiden getrennten Leibeshöhlenhälften noch etwas weiter rückwärts am schräg absteigenden Afterdarm. Auf dieser letzten Strecke ziehen sie sich zu engen cylindrischen Blindsäcken zusammen, welche über der äussern Afteröffnung dem Darmepithel eng angeschmiegt endigen (Holzschn. 4). Obgleich ich den Durchbruch dieser Leibeshöhlenzipfel in den hintersten Afterdarm ebenso wenig wie die Abschnürung des ganzen Sinus urogenitalis beobachten konnte — beides geschieht bekanntlich erst in der Metamorphose der Ammocöten — so bezweifle ich doch nicht, dass jene blinden Zipfel der Leibeshöhle die Anlagen der Pori abdominalis enthalten. Diese entstehen also nicht aus besondern Auswüchsen des Parietalblatts, wie man a priori annehmen möchte, sondern aus den ursprünglichen Enden der zweitheiligen Leibeshöhle."

BUJOR (1891) describes the development of the urinogenital sinus in the transforming Ammocœtes as originally in communication with the dorsal terminal portion of the gut. Eventually, however, it is constricted off from the intestine and opens behind the anus. Before

it is constricted off the abdominal pores are formed at the posterior end of the body-cavity and lead into the sinus. The urinogenital papilla arises as a ventral projection of the sinus and finally becomes hollow. The musculature surrounding the sinus and rectum develops from the circumjacent mesenchyma of the larva.

Part II. Descriptive.

1. The Development of the Pronephros.

a) The Segmentation of the Mesoderm.

The embryo of *Petromyzon planeri* reaches what I shall call stage 1 by the fifth or sixth day of its development (at Naples). The head protrudes distinctly from the surface of the yolk, the neural canal is visible anteriorly and the somites are appearing in the head and anterior portion of the trunk. This stage is represented in sagittal section by v. Kupffer (1890, tab. 27, fig. 16) and by Goette in a similar section of *P. fluviatilis* (1891, tab. 1, fig. 8). A transverse section just behind the segmented portion of the embryo has the appearance of my Fig. 1, Pl. 1. The splanchnic and somatic layers of the mesoderm are very distinct mesially but fused with each other and with the entoderm laterally. Karyokinetic figures, like the one represented in the splanchnic layer, are common, and bear witness to active growth on the part of the mesoderm. The cœlome is distinct next to the median axis of the embryo, but elsewhere the splanchnic and somatic layers are closely applied to each other. In this stage no traces of the pronephros or of its duct are to be seen.

A little later (stages 2 and 3) the head of the embryo protrudes still further from the yolk. The optic lobes are distinct and the segmentation extends further back through the trunk. This stage is reached towards the end of the sixth day in *P. planeri* (at Naples). It is represented by v. Kupffer in his fig. 17, tab. 27, and by Goette in a sagittal section of *P. fluviatilis* (fig. 9, tab. 1). Most of my embryos of this stage are in a slightly younger stage. The pronephros begins to appear where the neck of the embryo leaves the rounded surface of the egg. Seven sections through two successive segments in this region are shown in Figs. 2 to 8. Fig. 2 represents a section passing through the anterior edge of a somite and taking off only the surfaces of the cells, so that neither the nuclei nor the body-cavity separating the somatic and splanchnic layers of the mesoderm are to be seen. In the next section (Fig. 3),

which lies behind the section represented in Fig. 2 and therefore nearer the middle of the somite, the mesoderm is distinctly constricted at the point *z* on the ectodermal side and also at a corresponding point on the entodermal side. These constrictions tend to separate the myomere from the lateral mesoderm. The latter widens somewhat before passing over into the flattened parietal mesoderm which runs down over the sides of the yolk. Several nuclei are seen both in the middle of this widening and in the middle of the myomere. Fig. 4 passes through the middle of the segment and shows the cœlom which has been cut into two cavities by the constriction at *z*, one (the myocœle) lying in the myomere, the other (the nephrocœle) in the mesodermal widening lateral to the constriction. The cells, both in their nuclei and in their shape, show a decided tendency to arrange themselves radially round these two cavities as centers. Fig. 5 represents a section behind the middle of the somite and shows that the cavities have again disappeared. In Fig. 6 which traverses the middle of the next posterior segment we again have essentially the same condition as in Fig. 4, although the mesoderm is not quite so far advanced. A trace of the original connection between the myocœle and nephrocœle is represented by a line. Fig. 8 passes through the extreme posterior edge of the second segment and resembles the section (Fig. 2) through the extreme anterior edge of the first segment. The nuclei are disappearing in two small groups, one belonging to the myomere, the other to the lateral thickening of the mesoderm. The conditions described for these two segments are more vaguely traceable in the more posterior segments, fading away into the undifferentiated mesoderm in the hind portion of the trunk.

A somewhat clearer and more comprehensive view of the early segmentation of the mesoderm may be obtained from Fig. 25, Pl. 2. Only the neural tube (*n*) and the mesoderm in the middle of the trunk are cut in this section. The latter shows both the transverse divisions extending out from the mesial edge to form the successive segments, and the longitudinal constrictions (*z*) which tend to separate the myomeres from the remaining mesoderm. The transverse fissures, however, extend further out than the longitudinal constrictions so that there are two distinct regions in the lateral mesoderm, a mesial segmented region in which the pronephros and its duct will appear, and a more lateral unsegmented region, the parietal mesoderm. In the lamprey it is difficult to locate the middle, or "intermediate" plate of other Vertebrates. It appears to be represented only by the very

short constricted portion indicated at *z* in the transverse and frontal sections.

b) The first Stages in the Development of the Pronephros.

Towards the end of stage 2 and the beginning of stage 3 sections through the middle of a segment just behind the branchial region have the appearance of Fig. 9, Pl. 1. The myotome is more advanced, for its cavity has disappeared, and the cells of the muscle-plate (*mpl*) are flattening out and crowding together. The lateral widening of the mesoderm is now sharply cut off from the myotome and the nephrocœle has enlarged owing to an accumulation of liquid between the somatic and splanchnic layers. In the embryo from which the section is taken I find this condition in three successive segments, each of which will give rise to a pronephric tubule. The next stage is shown in Fig. 38, a section which passes through what I regard as the second or third pronephric tubule. The neck of the embryo is cut in such a way that the foregut appears as a closed, thick-walled tube. The myotome is joined to the lateral mesoderm by means of a very poorly developed "intermediate plate" at *z*. The cells of the muscle-plate (*mpl*) are much flattened and there are no traces of a distinct myocœle except as a line separating the cutis-plate (*cpl*) from the myogenic layer. The nephrocœle, on the other hand, is very large and distinct, and the thickened somatic layer which forms its outer wall projects upwards (*pron*) as a point containing a prominent karyokinetic figure. This section is hardly so typical as the one represented in Fig. 39, which is also from an embryo in stage 3. Here the myotome is distinctly separated from the remaining mesoderm and prolonged at its inner lower corner into a hollow pointed diverticulum, the sclerotome. The pronephric tubule (*pron*), which is the fourth in the series, is of a more cylindrical shape than the tubule in Fig. 38. The myocœle lies in its base. The two layers of the mesoderm ventral to the pronephric tubule are closely applied to each other and not always clearly distinguishable.

The relations of the pronephric tubules to their respective segments are best seen in sagittal (Fig. 27) and frontal sections (Fig. 26). In Fig. 27 the whole pronephros is included in a single section and six distinct tubules ($pron^1$ to $pron^6$) are clearly shown. The most anterior ($pron^1$) has a wide lumen which communicates with the nephrocœle (*cœ*) and is turned slightly forward. The typical condition is

shown in tubules 2, 3 and 4. The nephrocœle contracts suddenly and then extends into the apex of the tubule as a very slender lumen. The blind end of each tubule turns back and exhibits a tendency to fuse with the blind end of the next posterior tubule. This is particularly noticeable in the third (*pron*^{3}) which even in this stage is the longest in the whole pronephros. Posteriorly the organ in continued into the pronephric duct (*d*) which has a well-defined lumen.

It will be observed that the six tubules extend over a space occupied by five and one half myotomes. That these tubules are at first strictly metameric is shown in a frontal section (Fig. 26) where six tubules are closely applied to the myotomes of their respective segments. The first tubule (*pron*^{1}) is directed backwards, the last (*pron*^{6}) forwards. This condition may be explained in the following way. A glance at Fig. 27 shows that the pronephros is wedged into a space between the myotomes on the dorsal and the yolk-laden entoderm on the ventral side. Since the head and dorsal surface grow forward more rapidly than the underlying portions, the tubules are necessarily crowded together. This process is already begun in stage 3 and continues till the whole pronephros extends over a space of only three segments (conf. Fig. 41) or even less.

Fig. 30, Pl. 3, represents a sagittal section through the pronephros in a somewhat more advanced stage than the one just considered. Here only five tubules are seen occupying the space of three and one half myotomes. The tubules vary considerably in length, the most anterior one being the shortest, the third the longest. The former lies at the anterior end of the collecting duct which unites all the tubules and is continued back into the pronephric duct (*d*). The segment in which the first nephrostome lies is the seventh behind the otocyst. In its original metameric condition the organ extends from the seventh to the eleventh, or, in case there are six tubules, to the twelfth segment. As the posterior edge of the otocyst is nearly at the same level as the posterior edge of the second gill-cleft (see v. Kupffer, 1890, p. 524) and just in front of the rudiment of the vagus ganglion, the number of segments may be counted from that of the vagus ganglion. In the stage under consideration the tubules are directed downwards and open by means of distinct nephrostomes into the unsegmented body cavity just behind the branchial region. This unsegmented cavity arises by fusion of the nephrocœles with one another and with the cavity which has arisen between the parietal layers of mesoderm. Karyokinetic figures in the walls of

the tubules (*pron*[1] and *pron*[5]) show that these must be lengthening rapidly. In Figs. 31 and 32 two transverse sections are represented, the former through the long third pronephric tubule (*pron*[3]), the latter through the collecting duct (*cd*) where it unites the third and fourth tubules. In both sections a fold of the splanchnic mesoderm extends up between the pronephros and is apparently continuous with the sclerotome (Fig. 32 *scl*). On the outer side between the pronephros and the ectoderm a smaller but similar fold may be observed. Both folds are obviously formed by a lengthening of the pronephric tubules. These are pushed down into the body cavity but their lips, or nephrostomes, remain firmly attached to the epithelial splanchnopleure on the one hand and to the somatopleure on the other.

c) The Formation of the Pronephric Duct.

With the formation of the pronephric tubules and the collecting duct we may leave the description of these organs for the present and consider the pronephric duct which is forming in the segments immediately behind the pronephros. Beginning with stage 3 we find the mesoderm less and less advanced as we pass backwards. For some distance the myotomes are distinctly recognizable, but in the posterior trunk region the mesoderm is not yet segmented. Just back of the pronephros we find that the mesoderm spreads out over the surface of the yolk horizontally. The dorsal region of the embryo is moulded to the convex spherical surface of the yolk in such a way that ordinary cross-sections fail to give a true idea of the development of the pronephric duct and it becomes necessary to make cuneate, or wedge-shaped sections. In Figs. 10—24, Pl. 1 I, have represented a series of such sections through the mesoderm between the myotomic and parietal regions in three successive segments in the middle of the trunk. Beginning with Fig. 10 from a section passing through the middle of a segment, it is seen that the mesoderm lateral to the myotome contains a small cavity at *cœ*, which is the equivalent of a nephrocœle in a pronephric segment. It does not join the cavity of the myotome, nor does it as yet extend out between the mesoderm cells lying on the yolk (*lm*); so that the somatopleure and splanchnopleure can be recognized as discrete layers only for a very short distance. The somatopleure next to the myotome extends upwards and outwards as a pointed projection (*d*) consisting of a few cells and containing the rudiment of a cavity confluent with the small triangular nephrocœle (*cœ*). In the next section, Fig. 11, the projection of the somato-

pleure is rounded and contains a cavity which does not communicate, except by means of the preceding section with the nephrocœle. Sections 12 to 15 show that the projection *d* has the form of a tubule extending backwards and gradually freeing itself from the underlying mesoderm which no longer contains a trace of the body cavity. In Fig. 16, from a section passing through the middle of the next posterior segment, the nephrocœle (*cœ*) reappears and the tubule *d* is seen lying in close contact with the somatopleure. In Fig. 17 the tubule is fused with the somatopleure and essentially the same condition as in Fig. 10 is repeated. The cavity of the projection again communicates with the nephrocœle at this point. The sections represented in Figs. 18—22 repeat the conditions seen in sections 12—16 and show that the duct again runs back some distance indepedent of the underlying somatopleure. In Figs. 22 and 23 the duct again fuses with the somatopleure. In the latter section its lumen is lost. In Fig. 24, representing a section through the middle of another segment, the nephrocœle reappears between the somato- and splanchnopleure and the tubule-like projection is again repeated. The sections behind this show the duct free again for a short distance. The conditions here described for three successive segments were traced through the next four segments to near the point at which the mesoderm was no longer segmented.

Leaving aside all unessential details of size and time of development, it is obvious that the pronephric duct for at least seven segments behind the pronephros is formed in essentially the same manner as the pronephros. It consists of a number of segmental tubular diverticula of the somatic layer close to the myotome. Turning back to Fig. 25, a frontal section through the corresponding portion of a younger embryo, it is obvious that the duct must arise in the segmented region of the mesoderm (between *y* and *z* in the Fig.). The duct thus arises *in situ* and does not grow back independent of the underlying mesoderm. Nor does it ever exhibit any appearances which might be interpreted either as a connection with the ectoderm or as a derivation from that layer.

In stage 4 the segmentation of the mesoderm has extended back to the tip of the posterior yolk-laden portion of the pistol-shaped embryo. The two pronephric ducts in the anterior two thirds of the body are very distinct. They have freed themselves from the underlying mesoderm and have acquired a continuous lumen. Anteriorly they pass without interruption into the collecting ducts of the pro-

nephroi (Fig. 27 *d*). In older embryos of this stage the pronephric ducts may be easily traced to their terminations in horizontal sections through the posterior end of the embryo. Two successive sections of this nature are shown in Figs. 42 and 43, Pl. 3. In Fig. 42 the pronephric duct (*d*) is distinctly seen lying between the myotome and the rudiment of the reproductive organ (*gon*). In the next section posterior (Fig. 43) the duct opens into the mesenteron. By going over all the sections in this series it is easy to convince oneself that the duct has everywhere emancipated itself from the mesoderm and is beginning to take up fluid at this time from the body-cavity through the funnels of the pronephros. This may be inferred from the fact that frequently in this and the next succeeding stage the collecting and pronephric duct for some distance behind the pronephros may be enormously distended with fluid on one side of the body. A case of this kind is seen in Fig. 41 where the collecting duct *cd* is much distended. A similar condition is also shown in a slightly older embryo (Fig. 28 *cd*). The distention here is so great that the originally columnar or cuboidal epithelium of the right collecting duct has become a pavement epithelium. In one embryo in stage 3 the distention extended to the posterior end of the pronephric duct. I believe this condition to result from an occlusion of the cloaca after the nephrostomes of the pronephros have begun to take up liquid from the body cavity. The distention is temporary; it disappears probably as soon as the communication of the cloaca with the outside is established.

After tracing the development of the pronephros and its duct through the trunk of the embryo one naturally turns to consider the conditions in the branchial region in front of the pronephros in the hope of finding serial homologues of the tubules. Such homologues actually exist in *Petromyzon*, but I have been unable to trace them beyond their inception. In stage 3 there are only two pairs of gill-clefts and a third pair developing, and there is a considerable region between this third pair and the anterior end of the pronephros. In this region the primitive condition of the mesoderm is still undisturbed by invaginations of the ectoderm and evaginations of the entoderm. In Fig. 37 I have represented the seventeenth section in front of the first pronephric tubule. It shows the myomere distinctly separated from the lateral mesoderm. At the lower inner corner of the former there is a hollow diverticulum (*scl*), the sclerotome, which is giving rise to the primitive connective tissue cells. Some of these are already moving up between the chorda and the myotome. This diverti-

culum obviously corresponds with those which form the sclerotomes in the pronephric region (see Fig. 39 *scl*) in a somewhat younger stage. The lateral mesoderm in Fig. 37 is clearly separable into somatic and splanchnic layers (*som* and *spl*). The former layer has a small, pointed diverticulum in the region serially homologous with the pronephric diverticulum of Fig. 38 (*pron*). In some embryos, I have seen at this point a diverticulum even more closely resembling an incipient tubule than that represented in Fig. 37. This figure was drawn to show the unusually clear development of the sclerotome from a diverticulum of the myotome.

d) The further Development of the Pronephros.

The last stage of the pronephros considered was represented in sagittal section in Fig. 41. Fig. 40 represents a similar section from a somewhat older embryo, in which the collecting duct (*cd*) is not distended with fluid as in Fig. 41. The five tubules, too, are longer and more slender and the coelom (pericardial cavity) has increased in size. The section necessarily passes to one side of the median plane, so that the tubular heart, lying in the pericardial cavity, is not cut. The liver diverticulum (*int*), however, is seen just under the most posterior tubule of the pronephros. Between the pronephric duct and the chorda the sclerotome cells are increasing rapidly by division, while the peritoneum continuous with the orifices of the nephrostomes is spreading. Between the funnels, too, are seen a few trabecular cells with long protoplasmic processes passing from tubule to tubule thus dividing the intertubular spaces, which do not communicate with the body cavity, into still smaller spaces.

Figs. 28 and 29 are from cross-cections through the pronephros of two embryos in stage 4. Fig. 28 has already been described in connection with the temporary distention of the collecting duct. On the right side of Fig. 29, a pronephric tubule has been cut through its entire length. The section shows in the development of the sclerotome several interesting features not seen in the younger embryo represented in Fig. 28. The sclerotome cells have migrated up in single file on either side between the chorda and neural tube on the one hand and the myotome on the other. The intestine with its envelope of splanchnic mesoderm has moved away from the chorda leaving a space which will become the aorta. Along the roof of this space runs the hypochorda [1]).

1) The hypochorda, a well-known structure in the embryos of the Ichthyopsida, has recently been made the subject of special investi-

The aortic cavity leads on the right, and for a short distance on the left into a space between the pronephric tubules and the

---

gation by Stöhr (1896), Bergfeldt (1896), Franz (1897) and Klaatsch (1897). The last author attempts to show that it is the homologue of the epipharyngeal groove of Amphioxus, an ingenious and, at first sight, plausible hypothesis. It seems to me, however, that certain conditions in Cyclostomes cast some doubt on Klaatsch's view. *Petromyzon* has a well-developed hypochorda, as may be seen from a cursory glance at the figures of v. Kupffer (1890) and Goette (1890), and from those accompanying the present paper. This structure soon disappears (in my stage 5) and I am quite certain that it neither gives rise to a ligament, nor to any portion of the aortic wall, nor, indeed, to any specific structure; on the contrary, the cells of which it is composed become indistinguishable from the sclerotome cells in the vicinity. In the Ammocœtes the mid-dorsal wall of the pharynx is pushed down into the branchial cavity in such a way as to suggest a comparison with the dorsal lamina of Tunicates. The structure of this region of the pharynx has been described by Schneider (1879) and more recently and more accurately by Schaffer (1895). This dorsal lamina consists of a fold of the branchial entoderm enclosing a solid, ridge-like projection of the periaortic mesoderm. In the young Ammocœtes there is thus obviously nothing that can be homologized with the epibranchial groove of Amphioxus and Klaatsch's hypothesis is so far safe, but during metamorphosis the definitive oesophagus, which arises as Nestler has shown (1890a and 1890b), from a solid ridge of cells growing up from the mid-dorsal entoderm of the pharynx into the periaortic tissue, is very suggestive of the epipharyngeal groove of Amphioxus (conf. Nestler's figures: 90b, figs. 22, 23 and 31, tab. 7). The solid ridge is finally separated from the pharynx, acquires a lumen of its own and becomes connected with the intestine, thus leaving the pharynx with a blind posterior end. I would regard the oesophagus of *Petromyzon* as an epipharyngeal groove greatly retarded in its development, and if this views should proove to be correct, Klaatsch's hypothesis would have to be abandoned, since the groove and the hypochorda could not coexist in the same animal on his assumption.

Prenant (1898) has recently described an outgrowth from the entodermal wall of the pharynx in certain snakes and lizards and he regards it as the homologue of the hypochorda of the Ichthyopsida. From an inspection of his figures this does not seem probable, for the structure he represents is much more voluminous and persists much later than the Ichthyopsid hypochorda, which is itself only an evanescent and unstable vestigial organ. Moreover the structure in Reptiles long retains its connection with the entoderm of the pharynx and does not from the first adhere to the lower surface of the chorda as in Ichthyopsida. Finally, the structure described by Prenant comes to lie below, whereas the true hypochorda lies above the aorta. It is, of

splanchnic peritoneum. This space which will later contain the arteries to the glomus, is subdivided by a strand of cells. On the left side of the section this subdivision is even more pronounced. The heart is formed in the mid-ventral line below the gut. It is connected with the gut by means of the posterior, and with the ventral body-wall by means of the anterior mesocardium. The anterior cardinal veins had not yet appeared in the embryo from which Fig. 29 was drawn, but in the somewhat younger embryo of Fig. 28, one is shown on the right side at *cv*, but that of the left is obliterated by the undue distention of the pronephric duct. In embryos of stage 5 the anterior cardinals, which arise somewhat later than the posterior cardinals, are very distinct on the outer sides of the pronephric ducts.

The formation of the first blood-corpuscles may be readily traced in embryo of stages 4 and 5. In regard to their origin I am in complete accord with Goette (1891, p. 66—67) whose account I may quote: "Das erste Blut entsteht an der Unterseite des Mitteldarms, unmittelbar hinter der Leberanlage und weiter rückwärts. Dort berührt das Darmblatt noch im Anfang der 7. Periode die Oberhaut, während die dünnen Ränder der Seitenplatten die Bauchseite zum Theil noch nicht erreichen. Dieses zwischen ihnen nach unten vortretende Stück des Darmblatts ist die Anlage der Blutzellen. Seine oberflächlichen Zellen zerfallen durch rasche Theilungen in kleine, aber grosskernige kugelige Zellen, welche ebenso schnell durch die Auflösung ihrer Dotterkörner protoplasmatisch werden und durch Auseinanderrücken unregelmässige Lücken zwischen sich frei lassen." . . . "Die geschilderte Blutzellenmasse löst sich, wie bemerkt, weder plötzlich noch gleichzeitig in ihrer ganzen Länge vom übrigen Darmblatt ab, sondern beginnt damit in der Mitte und setzt alsdann die Ablösung nach vorn und besonders weit nach hinten fort. Nachdem eine scharfe Grenze zwischen beiden Theilen entstanden ist, zeigt die Blutzellenmasse einen biconvexen, linsenförmigen Durchschnitt und das Darmblatt folglich eine muldenförmige Vertiefung ihrer Unterseite, welche sich erst in späterer Zeit verliert.

Diese Blutbildung nimmt ihren Anfang, nachdem das Herz be-

---

course, quite possible that the structure in Reptiles may be the homologue of the epipharyngeal groove of Amphioxus without being the homologue of the hypochorda. I may add that one of my pupils, Miss Emily Ray Gregory, has recently in embryo turtles, found the structure described by Prenant thus demonstrating its wide occurrence in Reptiles.

reits angelegt ist; und erst nachdem das Blut in das letztere eingetreten ist, erscheinen die Blutkörperchen in den übrigen hohl angelegten Gefässen. Ich muss daher eine Entstehung von Blutzellen im Innern der dorsalen Stammgefässe, in der Form von soliden Anlagen der letztern, für die Neunaugen ganz bestimmt in Abrede stellen. Dagegen ist ihre Blutbildung durchaus nicht auf die Bauchseite des Darmblatts beschränkt, sondern erstreckt sich hinter der Leber auch auf seine Seiten. Dort hebt sich das Visceralblatt etwas von ihm ab, worauf die aus dem Darmblatt sich einzeln herauslösenden, zur Blutbildung bestimmten Zellen ihm ein völlig corrodirtes Ansehen verleihen. Dasselbe fand ich im hintersten Abschnitt des Urdarms, und zudem sah ich dort einmal einen mit embryonalen Blutzellen gefüllten unregelmässigen Kanal das Darmblatt quer durchsetzen, so dass ich nicht zweifle, dass das Blut der Neunaugen, genau so wie ich es für die Amphibien beschrieb, nicht nur an der Aussenseite des Darmblatts, sondern stellenweise auch in seinem Innern entsteht."

As Goette has shown (p. 77 and 78), the seat of blood formation on the lower side of the entoderm corresponds to the subintestinal vein and the ramifications of this vessel correspond to the other paths of blood formation which give the entoderm a "corroded" appearance in sections. Anteriorly the subintestinal vein divides just behind the liver, but reunites in front of that organ to open into the sinus venosus of the heart.

In stage 5 blood corpuscles are seen in the cavity of the heart and in the subsequent stages they may also be found in the aorta, ducts of Cuvier, and in the anterior and posterior cardinals, showing that the circulation is established. The tubules of the pronephros in stage 4 are straight, and with the exception of the first, directed downwards as represented in Fig. 49, which was reconstructed from a series of sections. The first tubule is much shorter than the second, third or fourth. During stage 5 (Fig. 50) the tubules begin to undulate more or less, and the first funnel tends to atrophy. In embryos of stage 7 (Fig. 51) the contortions, particularly in the second and third tubules are more pronounced, and not in one plane as represented in the reconstruction. In this embryo there was no trace of the first tubule, the second persisting tubule passing over into the collecting duct with a rounded angle. In stage 8, both tubules and collecting duct increase in length as shown by the number of karyokinetic figures in their cells. Both also become more contorted, especially the collecting duct, which undulates in a plane parallel with the

sagittal plane of the embryo so that it may be easily traced in a few consecutive sections. In stage 9, which corresponds with GOETTE's Fig. 12, a stage in which the lumen of the intestine temporarily disappears, the contortion of the collecting duct immediately behind the pronephros and dorsal to the liver becomes more excessive.

In this stage, also, the glomus is somewhat lobular. In sagittal sections four or five lobes may be distinguished. It is possible to trace the same conditions in some specimens as early as stage 4. The number of vessels that supply the glomus is not, however, so easily determined. In one embryo in stage 6 I can detect distinct indications of four diverticula from the aorta on either side extending down into the glomus. In stage 9, where the conditions are very clear in well preserved embryos, I find only three such vessels on either side, or two on one side and three on the other. The section represented in Fig. 44 passes through one of these arteries (*gla*) filled with blood corpuscles which have entered it from the aorta (*ao*). This segment also shows that pigment is being deposited in the walls of the arteries and cardinal veins and between the loops of the pronephros. There is also some similar pigment between the neural tube and the myotomes. In the pronephric funnel cut at *pron.f* the cilia are already formed and directed up into the lumen of the tubule. The origin of these cilia may be dimly traced in this and the preceding stage (8). They are at first very short, hyaline prolongations, one from the free surface of each cell in the wall of the nephrostome.

Stages 10 and 11 are characterized by the appearance of the spiral valve of the intestine. This is before the yolk has completely disappeared from the entoderm cells, which are about one third the diameter of the intestine including the breadth of its lumen. In stage 10 the spiral valve is only feebly indicated in the mid-dorsal line of the intestine; in stage 11 it is more distinct and has moved a little to one side owing to the peculiar intestinal rotation described by GOETTE (1890). In these stages each glomus is supplied by only a single artery. The mesenteric artery to the spiral valve leaves the aorta a short distance behind the vessels to the glomi. Each cardinal vein sends hollow and anastomosing branches into the spaces between the loops of the pronephros of its side, so that later the pronephros is really embedded in the cardinal vein. The vein and pronephros thus acquire the same relations to each other that the vitelline veins bear to the liver in the higher Vertebrates. The small vascular sinuses at the termination of the artery in the glomus obviously communicate with

the intertubular ramifications of the cardinal vein, thus permitting a flow of blood from the aorta through the glomus to the cardinal vein. There can be little doubt that the pronephros is at this time actually functioning. This is indicated by the increased accumulation of pigment in the organ and in the adjacent peritoneum of the body wall.

The pronephros of the *Petromyzon* embryo is so near the branchial region that its relations to the vascular system differ from those of other Craniota. In these the pronephros lies behind the heart and the ducts of Cuvier, and therefore in the region of the posterior cardinal vein. In *Petromyzon*, on the contrary, the pronephros develops in front of the ducts of Cuvier and is therefore associated with the anterior cardinal vein. Goette justly emphasizes this peculiarity, although it has been noticed by previous investigators. By the time the yolk is exhausted in the cells of the mesenteron and the little Ammocœtes 7 to 7,25 mm long (stage 12) begins to feed on diatoms, etc., the pronephros, especially its convoluted collecting duct, extends some distance back into the lumen of the Cuvierian duct of the same side.

e) The Pronephros of the Ammocœtes.

Of the development of the pronephros in the Ammocœtes I have studied two sets of stages; the earliest comprising larvæ 8—26 mm long (stages 13 to 17). In these the mesonephros is not yet well-developed. In the second set I have sectioned the pronephros of an Ammocœtes 9,5 cm long (stage 20) and that of one 17 cm long (stage 21), ready to undergo metamorphosis. The mesonephros in these two specimens was well-developed and functional, whereas the pronephros, especially in the older Ammocœtes, showed unmistakable signs of atrophy.

Stages 13 to 17, which may be considered first, show little advance in the development of the pronephros beyond stage 12, except that the organ has grown somewhat in size with the larva. In the older specimens 22—26 mm long the pigment is more abundant and the convolutions of the tubules are more distinctly embedded in the cardinal veins, so that only the nephrostomes protrude into the body-cavity. The glomus is somewhat more constricted at its base, although it still preserves an elongated pyriform or subtriangular outline in cross-sections, and is attached near the base of the pronephric lobe. From this stage I shall pass directly to the Ammocœtes 9,5 cm long, a stage in which the pronephros reaches the hight of its functional

activity. The changes which the organ has undergone are considerable but they are readily traceable to earlier conditions already described. In Fig. 48 I have combined two sections separated by a considerable space, the one comprising only the glomus (*pron. gl*) and its artery (*gl. a*), the other the remaining details shown in the figure. It will be seen that the pronephric lobe has increased considerably in size, mainly through a distention of the cardinal vein, which is filled with blood (*bl*) and envelops the pronephric tubules. These tubules, which are cut at various points, are, of course, everywhere invested with the flattened endothelium of the blood-vessel, so that they are, morphologically speaking, really outside of the vessel, although they seem to lie within its lumen. One of the funnels (*pron. f*), cut longitudinally, is seen projecting horizontally into the pericardial cavity, with its nephrostome directed away from the glomus. The glomus itself is more globular than in preceding stages and the pedicel through which it receives the artery from the aorta is much narrower and farther from the base of the pronephros. Comparison with Fig. 44 shows that the capillaries in the glomus have grown smaller and more numerous.

Two matters connected with the pronephros require special consideration, first, the orientation of the funnels which project and open into the pericardial cavity, and second, the minute structure of the pronephric tubules, funnels and duct. In the embryo there is a definite and regular arrangement of the funnels, for with the exception of the first, which atrophies, they all point directly downwards. In the Ammocœtes from 8 mm in length on, this arrangement no longer obtains; the funnels turn so that they lie in a horizontal position. The direction of the nephrostomes varies, not only in the two pronephroi of the same animal but also in the same pronephros. Thus in the Ammocœtes 9,5 cm long, the left pronephros had its first and second funnels directed laterally, the third was directed dorsally on the inner side of the pronephric lobe, so that it opened into the space between the glomus and the intestine, and the fourth was directed backwards. On the right side the first funnel was directed mesially, whereas the second, third and fourth were all directed forward and formed a regular overlapping series so that they were all included in a single sagittal section. I have seen similar variations in the orientation of the funnels in other larvæ, so that I believe them to be normal and to be, perhaps, an adaptation to favor a rather uniform absorption of the pericardial fluid by the embryonic kidney. The funnels are so

rarely turned towards the glomus, which secretes this fluid, that one is led to believe that they bear no relation to it. Nor is it at all necessary that they should, since the pericardial cavity functions as a pronephric chamber, or as a large glomerular cavity, closed on all sides except at the nephrostomes.

Apart from the abundant blood-supply, the minute structure of the different parts of the pronephros shows unmistakably that the organ is functioning actively. In Fig. 35 I have represented the cross-sections of two of the pronephric tubules from the same slide as Fig. 48 but under a higher magnification. The wall of the tubule is seen to be made of somewhat cuboidal cells which stain very faintly. The cytoplasm is finely granular except next to the lumen, where it is delicately striated after the manner of secreting cells. Occasionally one finds next to the endothelium of the cardinal vein (*end*) which closely invests the tubule, small triangular cells (*ec*) differing from the adjacent secreting cells in having still paler cytoplasm and smaller, more deeply staining nuclei. These I take to be young cells which will eventually grow out and replace the exhausted secreting cells. They are probably true "Ersatzzellen". Sometimes they contain more than one nucleus, as in the upper portion of Fig. 35 where appearances suggest that these cells may divide by amitosis, especially as I have been unable to find mitotic figures even after long search with a high magnification. The lumen of the tubules in these sections is frequently crossed by a plasmatic web, which simulates cilia, but it is in reality only the residue of the secretion from which the water has been withdrawn during the hardening of the tissue [1]).

The structure of the funnels differs in several particulars from that of the tubules just described (Figs. 36a and 36b). In cross-section the funnels, instead of being circular like the tubules, are elliptical (36b) and bilateral, and this structure extends their full-length to the nephrostome which is distinctly bilabiate as Wilhelm Müller observed. This peculiarity may be seen in Ammocœtes only 21 mm long if the pronephros be dissected out and mounted *in toto.* The projecting funnels look like so many little snakes' heads with gaping mouths. The cells which compose the flattened walls of the funnels are very regularly arranged and deeply columnar with flattened nuclei. Each cell bears a long flagellum which projects into the lumen

1) Authors have repeatedly mistaken these plasmatic webs for cilia, e. g. Semon in his paper on *Ichthyophis* (1891).

or into the body-cavity if it arises from a cell in the very orifice of the nephrostome. This flagellum is rather rigid near its base but becomes more flexuous towards its tip as shown on the figures. "Ersatzzellen" also occur in the walls of the funnels (*ec*) quite as frequently as in the walls of the tubules, and indicate that these cells, too, are destined to be replaced.

When we examine the collecting and pronephric ducts of this same Ammocœtes 9,5 cm long, we find the latter extending back without interruption through the mesonephros to the cloaca. Its diameter is very small, to be sure, just behind the pronephros as compared with its calibre in the region of the mesonephros, but still its lumen is large enough to carry off the secretion which is passed over to it by the collecting duct. Histologically it closely resembles throughout its length the pronephric tubules. It stains very faintly, its cells consist of granular protoplasm with striated free surface, and the rounded nuclei and "Ersatzzellen" occur throughout its length as well as in the collecting duct. It is surrounded more or less completely throughout its length by a capillary net-work. Sometimes it seems to lie within a venous sinus, so that in this respect, too, it resembles the pronephros.

The Ammocœtes 17 cm long shows the concluding stages in the atrophy of the pronephros. The organ is still large, at least the pronephric lobes have preserved their outline, but sections demonstrate that their internal structure has undergone great changes. The cardinal veins have become very voluminous and are packed full of blood-corpuscles. Crossing the lumen of the vessel are seen strands of tissue containing pigment. These are the remains of the vascular walls which covered the tubules when they had come to lie within the vein. In one of the pronephroi there are no traces of tubules or funnels. Only a few small accumulations of deeply staining cells among the paler blood-corpuscles, may perhaps represent the tubule-cells in process of dissolution. The glomus is scarcely recognizable as a somewhat homogeneous plasmatic mass containing a few nuclei. The other pronephros is not so completely atrophied. One funnel and a piece of its tubule are still distinctly recognizable, though their component cells are much distorted. The glomus, too, still retains much of the structure seen in younger Ammocœtes. On both sides, however, the pronephric duct has been severed from the pronephros and ends blindly a short distance in front of the mesonephros as a much attenuated tube.

The formation of the pronephros of the embryo and larval *Petromyzon* as described in the foregoing paragraphs, differs, in certain important particulars, from the accounts of nearly all previous investigators. The older writers may be passed over and only those recent writers need be considered, who have undertaken to describe the embryonic formation of the pronephros. These are SCOTT (1880, 1881 and 1887), v. KUPFFER (1888), SHIPLEY (1888), GOETTE (1890) and SEMON (1890).

SCOTT in his third paper (1887) declared his previous view that the pronephric funnels are differentiated from the duct, to be erroneous. I infer, therefore, that at his latest writing, he believed that the pronephric tubules are formed first and the duct somewhat later, as I have shown. SCOTT's contentions that the duct is split off *in situ* from the somatic mesoderm and does not grow backward independently, and that the pronephric tubules are originally metameric, are also in accord with my observations.

I have seen nothing to support v. KUPFFER's statement that the pronephric duct arises from the ectoderm. Probably v. KUPFFER has long since abandoned this view, which must have taken form at a period when several investigators of other Vertebrates fancied they could derive the pronephric duct from the outer germ-layer. v. KUPFFER's description of the pronephric tubules originating as successive conical projections from the somatic mesoderm is based on sound observation. He erred only in not finding the definitive number of tubules.

I find, on the other hand, nothing to support SHIPLEY's view that the whole pronephros arises as a fold of the somatopleure, the orifice of which closes in such a way as to leave four or five openings persisting as the nephrostomes. Such an interpretation could only have arisen from a rather careless perusal of sections. The remainder of SHIPLEY's description shows plainly, that he did not see the earlier and more important stages in the development of the pronephros.

SHIPLEY's erroneous view is repeated and illustrated by GOETTE. He not only derives the pronephros from a continuous fold of the somatopleure, but the pronephric duct as well. The observation that the duct is found at certain points arising from hollow diverticula of the somatopleure, at others as a solid cord, was regarded by GOETTE as unimportant. It becomes important, however, in connection with my own observations on the origin of the duct from a fused series of abortive pronephric tubules. GOETTE, like SHIPLEY, did not study the

earliest stages in the development of the pronephros or he would not have denied the metameric origin of the tubules.

To SEMON's erroneous conception of the pronephros of *Petromyzon*, I shall return in the sequel.

2. The Development of the Mesonephros.

a) The First Appearance of the Organ and its General Characteristics.

After its complete establishment, the pronephros functions for some time as the only excretory organ of the Ammocœtes. In stage 12 (embryos 7 mm long) sections behind the pronephros, like the section represented in Fig. 46, show no indications of a mesonephros in process of formation. Under the chorda, which in this specimen is distorted, are found the two pronephric ducts (*d*) each abutting on a large posterior cardinal vein. The aorta lies in the median line below the chorda, and a short distance below this vessel and also in the median line lie the huge reproductive cells (*gon*) which still contain yolk granules. On either side between the aorta and the cardinal vein there are some spaces crossed by bands of cells representing a lymphoid structure, the corpus adiposum. Pigment is deposited in these cells, in the walls of the blood-vessels and in the thin peritoneum which invests the lower surface of the genital organs and the walls of the body cavity. The various structures here described are seen under a higher magnification in Fig. 47, which is taken from a somewhat younger embryo.

No changes leading to the formation of a mesonephros are perceptible even in larvæ 8 and 9 mm long (stages 13 and 14), i. e. as long as the larvæ remain in the nest, but as soon as they have left the nest and have entered the earth, the mesonephros begins to make its appearance (larvæ 12 mm long, stage 15). In the specimen sectioned mesonephric tubules are found from the seventh and ninth segments back of the pronephros on the two sides respectively as far as the twelfth segment on both sides. For a short distance behind the twelfth segment new tubules are forming. This increase in the size of the mesonephros by the addition of new tubules at the posterior end continues from this stage till the animal undergoes metamorphosis (17 cm long). But while the mesonephros is thus increasing at its posterior end it is decreasing at its anterior end. This is shown by

a comparison of Ammocœtes of different stages and the adult *Petromyzon*. Thus in the adult *P. marinus* there is a distance of at least 32 instead of 7 segments from the region of the pronephros to the beginning of the mesonephros, the latter extending through 39 segments and terminating only a short distance in front of the anus. Hence the mesonephros must have atrophied over a space of 25 segments, since there is no evidence that the anterior portion of the organ has been crowded back. The study of stages between the larva of 12 mm and the larva of 17 cm shows that this atrophy has gone on *pari passu* with the addition of new tubules to the posterior ends of the mesonephros. This is readily determined, because the mesonephric tubules, as soon as they are fully developed, cause the originally very small nephric lobes (cf. Figs. 46 and 47) to increase greatly in size and to assume the appearance of Fig. 65, so that they are distinctly marked off in lateral view from the portions which enclose only the pronephric duct and the undeveloped tubules. We are, therefore, justified in maintaining that the mesonephros of the young Ammocœtes is not the same organ as the mesonephros of the old Ammocœtes or the *Petromyzon*, the mesonephros in the former being as truly a larval structure as the pronephros since its existence and function are confined to larval life.

Another fact also should be borne in mind throughout the following account, viz that there are no observable traces of metamerism in the organ. Both glomeruli and tubules are more numerous than the myotomes and spinal ganglia. The nephric arterioles from the aorta are, on the contrary, less numerous than the segments and often quite irregular.

b) The Development of the Mesonephric Tubules.

The formation of the very first tubules I have not seen. This must occur in larvæ about 10 mm long. But by the time the larva is 12 to 15 mm long, so few tubules are presenty that it is possible from studying the posterior end of the organ to form an adequate idea of the way in which the anterior end must have developed. Figs. 63 and 64 represent cross-sections through the mesonephros of a larva 12 mm long; the former passes through a region where the tubules though still young are nevertheless long and somewhat contorted, the latter passes through a region a little further back, where the tubules are still in *statu nascendi*. Confining our attention to this

latter section first and comparing it with the condition in Fig. 46, we observe that the renal organ consists of two dependent lobes, one on either side of the mid-dorsal line. Each lobe contains in its base the much enlarged posterior cardinal vein, full of blood-corpuscles, and in its apex the pronephric duct. The adipose tissue, poorly developed in the younger stages, has increased considerably and is traversed by blood vessels, some of which run from the cardinal veins as far as the pronephric ducts. Indeed, these small vessels already envelop the ducts. It is certain that the principal agent in causing an enlargement of the renal folds is an increase in the fatty, lymphoid tissue and that this enlargement precedes to some extent the development of the mesonephros. Two successive stages in the formation of a tubule are seen in the two mesonephric lobes in Fig. 63. On the left side below and mesial to the pronephric duct the deeply staining cells of the peritoneum are aggregated to form a small swelling which juts out slightly into the body cavity. A sharply defined membrana limitans separates these cells from the retroperitoneal trabecular tissue, especially in this larva which was hardened in Perenyi's fluid. The next stage in the development of the tubule is shown on the right side of the same figure as a peg-shaped mass of deeply-staining cells extending from a thickening in the peritoneum to the outer surface of the pronephric duct.

For the purpose of elucidating the origin of the mesonephric tubule, I have represented in Figs. 52 to 57 a series of tubules in different stages of growth taken from a larva 15 mm long (stage 16). To these Fig. 58 may be added, taken from the same larva as Figs. 63 and 64. Fig. 52 represents the first recognizable trace of a tubule in the form of a thickening of the peritoneal epithelium (*mes*) even less pronounced than that represented in the left mesonephric lobe of Fig. 64. Below this thickening are seen a number of cells with pale rounded nuclei, occasionally, as in this particular instance, dividing by mitosis. The next stage (Fig. 53) shows that the peritoneum has increased greatly in thickness and that there is a conical mass of similar cells extending from this point to the wall of the pronephric duct. In a slightly older stage (Fig. 54) the cord of cells has grown thicker, especially at the end which is applied to the wall of the duct. The karyokinetic figure bears witness to the method whereby this growth is accomplished. In this and the previous sections there is a line of demarkation between the cells of the cord proper and the peritoneum, but this is not visible in all cases at so early a stage.

It becomes more pronounced as development progresses as shown in the next stage (Fig. 55). Here the whole structure is very much larger, and the portion (*mes.f*) marked off from the thickened peritoneum is somewhat globose. The opposite end of the cell-cord appears to be wedging itself in between the cells of the pronephric duct. A great advance is made in the next stage (Fig. 56). The two ends of the cell-cord, the one next to the peritoneum and the other which has pierced the wall of the pronephric duct, have remained fixed while the whole tubule has been lengthening. This has caused it to become U-shaped. The greatest growth in length takes place at the end next to the duct, where the cell-strand retains essentially the characters which it had in the earlier stage of Fig. 54. The other limb of the U, however, has acquired a lumen by the moving apart of its component cells. This lumen is closed by a plate of cells which is applied to, although sharply marked off from the thickened peritoneum. A still older stage is shown in Fig. 58. Here the connection of the tubule with the duct is not shown because the greater convolutions of the former do not fall within the plane of the section. Between the truncated, closed end of the tubule and the peritoneum the glomerulus is forming (*mes.gl*). The end of the tubule is moved away from the peritoneum in which it originated, and cavities, in this section two, each containing a blood-corpuscle, are the fore-runners of the glomerular capillaries. Finally, in stage 57, the definitive parts of the mesonephric tubule are all distinctly recognizable. It has increased greatly in length and has become much contorted so that it is cut in several places. The lumen of the blind terminal end next to the peritoneum becomes very large and the cells of its wall differentiate in two directions. Those forming the truncated closed portion of an earlier stage are flattening out to form an investment (Bowman's capsule) for the glomerulus, while the other cells arrange themselves very regularly to make the funnel and each cell acquires a flagellum. The glomerulus arises from the large pale retroperitoneal cells which form an ingrowth containing cavities, the primitive lumina of the glomerular capillaries. Blood corpuscles and plasma enter these cavities and the circulation is soon established. The thickened peritoneum which gave rise to the tubule in a much younger stage, resumes its original character, flattening out so that it no longer differs from the general peritoneum investing the nephric lobe. By this time pigment has begun to be deposited. The appearance of the meso-

nephric lobes in this stage is that of Fig. 63, which will be understood without further comment.

Such is the origin of a mesonephric tubule in *Petromyzon*, as I conceive it, from a solid ingrowth of the peritoneal epithelium. In reality the conditions are not easy to interpret, and occasionally one meets with sections like Fig. 52, in which the retroperitoneal cells accumulating and dividing in the space between the peritoneum and the duct, might be conceived to give rise to the tubule; but these cells are so very different in character and, moreover, so many cases are seen in which the young tubule is perfectly continuous with the peritoneum, that I cannot accept this interpretation. Even in old Ammocœtes, at the extreme posterior end of the pronephric duct, one finds appearances like that represented in Fig. 68, which seem to admit of only one view, the derivation of the tubule from the peritoneum. This view becomes still more probable when we examine surface views of the peritoneum and sagittal and frontal sections through the very young tubules, e. g. Fig. 66 taken from a larva 22 mm long, corresponding to the region marked *mes. b* in Fig. 65, i. e. just behind the last fully formed mesonephric tubule. Here I have represented under a high magnification the edge of the mesonephric fold, containing the pronephric duct (*d*) seen in optical section through the peritoneum. All the nuclei, but not the cell-boundaries, are represented. At the anterior end of the preparation (to the left) a band of nuclei is seen (*mes. b*) running parallel with and a little above the duct. This band, which is rather sharply marked off from the remaining peritoneum by the character of its nuclei, is thickened at intervals, and from these thickenings tapering strands of nuclei are seen passing through the retroperitoneal tissue to the duct. Sometimes these strands reach the duct singly, more often two or more of them unite to form a single cord of cells extending to the duct. Further back the band of peritoneal nuclei — the mesonephric band, as I shall call it — turns down and runs obliquely across, and is continued in the preparation, beyond the portion figured, parallel with the lower edge of the duct. Sections show that the left hand portion of the band in the figure is really seen in profile as it lies in a groove, while the right hand portion gives the actual surface view. In this portion the thickenings from which the tubules start are very distinctly seen. They consist of large nuclei around which the smaller, narrower peritoneal nuclei have a somewhat concentric arrangement. The surface

connections between the thickenings, or nodes consist of nuclei regularly arranged with their long axes at right angles to the long axis of the band. The mesonephric band may be traced in larvæ 22 mm long and older from the posterior end of the mesonephros, however slightly this may be developed, to within a short distance of the posterior termination of the pronephric duct, and it is from this band that all the mesonephric tubules arise in succession.

The transition from the developed to the undeveloped portion of the mesonephros is often quite abrupt, a fact which would indicate that the addition of new tubules to the posterior end of the organ is periodic. This is seen in Fig. 61, taken from a sagittal section through the posterior end of the developed portion of the mesonephros of an Ammocœtes 9,5 cm long. The pronephric duct (*d*) is cut lengthwise in the lower portion of the figure, and above it the fatty tissue on the right has been invaded by the convoluted mesonephric tubules (*mes*). These are well-developed and open by means of deeply staining, ciliated funnels (*mes.f*) opposite the glomeruli (*mes.gl*). In the right hand portion of the figure the fatty tissue has retained its primitive trabecular character and below are seen the rudiments of several mesonephric tubules growing into the walls of the pronephric duct. In one case two, in another three tubules unite to form a common cord of cells which force their way between the paler cells of the duct. In front of the single deeply staining tubule of this figure is seen a more robust tubule (*mes*) which alone forms the transition from the completed tubules on the left to the very young rudiments on the right of the figure. Fig. 60 taken from a sagittal section through the same kidney a little further back than Fig. 61, shows how from three to five tubule rudiments, all starting in the mesonephric band, may unite to form a common tubule perforating the wall of the pronephric duct. The actual openings of the fully formed tubules into the duct in tufts by means of common openings is not shown in any of the figures.

It was stated above that there is no definite relation between the mesonephric tubules and the metameres of the body. In the youngest Ammocœtes (12 mm), in which I find a small portion of the mesonephros established, I can count 12 funnels in the space of three segments in the right mesonephros, and in the left 11 funnels in the space of two segments. In older specimens the number of funnels per segment must be even greater, since one often finds three funnels

cut in a single section, all of them radiating from the glomerulus in the same transverse plane.

c) Different Regions in the Mesonephros.

While the formation of the mesonephros throughout the whole nephric lobe and from the time the animal is 12 mm long till it undergoes metamorphosis at a length of about 17 cm, is essentially the same, there are, nevertheless, several differences in the details of the process in different parts of the nephric lobe. These differences not only serve to reconcile the varying accounts of the authors who have worked on *Petromyzon*, but they are also interesting from a comparative and theoretical point of view. They may be distinguished as 1) differences in the relations of the pronephric duct to the mesonephros, 2) differences in the development of the glomeruli in different regions and 3) differences in the tubules. These points may be considered *seriatim.*

1) The relations of the pronephric duct to the mesonephric tubules are not very definite in the most anterior portion of the organ. This is seen in Fig. 65 which represents the entire pro- and mesonephros of a larva 22 mm long as seen from the mesial surface. The collecting duct (*cd*) after leaving the pronephros above the heart, turns back upon itself a few times and then runs posteriorly as the pronephric duct (*d*) over the region occupied by the liver. Then it gradually descends along the edge of the mesonephric lobe till it reaches the region occupied by the contorted mesonephric tubules. Here it begins to undulate, coming to lie now dorsal, now ventral to the mass of tubules and their glomeruli (*mes. gl*) till it reaches the posterior end of the developed portion of the organ, when it runs straight to the cloaca. When the more posterior portion of the mesonephros develops, the duct no longer undulates but is always found in the ridge of the nephric fold below the tubules as seen in cross-section in Fig. 67. This position it also preserves in the adult. Fig. 67 should be compared with Fig. 63 through the anterior portion of the mesonephros of a younger specimen where the glomeruli and the funnels on both sides are ventral to the duct.

2) The glomeruli, arising throughout from the mesonephric band are more constant in their position than the duct. The dislocation of the band with respect to the duct as seen in Fig. 66 is slight and probably not constant in all larvæ. The glomeruli occupy the same position with respect to the mesonephric lobe that the glomus does

to the pronephric lobe, viz. on the mesial surface usually near its ventral edge. In certain other respects, however, the glomeruli are variable. In the extreme anterior portion of the mesonephros they are rounded or elliptical bodies, each with two or more funnels as shown in Fig. 65. Occasionally two glomeruli fuse as in that figure. In an Ammocœtes 9,5 cm long, with a much more extensive mesonephros, I find in the anterior portion of the organ four round glomeruli, clearly separated from each other by spaces twice as long as the glomeruli themselves. Then follows a long continuous cord-shaped glomerulus extending through the greater portion of the organ. Finally behind this follows another isolated glomerulus and an elongated glomerulus again, about four times the length of the preceding. In Fig. 59 is represented a sagittal section through a small portion of the long cord-like glomerulus (*mes. gl*). It extends across the whole figure and is supplied at intervals by arterioles from the aorta like the one represented at *gl. a.* There can be little doubt that this is a compound glomerulus arising from a fusion of several glomeruli like those which remain isolated in the anterior part of the organ of the younger Ammocœtes (Fig. 65). On all sides the ciliated funnels of the mesonephros open into the cavity surrounding the vascular cord. This cavity, however, represents a complex Bowman's capsule, for it is divided into compartments as seen in Fig. 59, so that each funnel has its own cavity. The discontinuity of the glomeruli at the posterior end is shown in Fig. 61. Since in the older Ammocœtes and the adult *Petromyzon* there is only one long continuous glomerulus, I conclude that the posterior isolated glomeruli subsequently fuse with one another and with the long glomerulus in front of them. The disconnected glomeruli in the most anterior portion of the mesonephros must disappear with the atrophy of that region during the growth of the Ammocœtes.

3) The variations in the diameter of the nephric tubules is well seen in Ammocœtes 9,5 cm long by comparing the cross-sections of the pronephric tubules and the tubules from the anterior and posterior portions of the mesonephros. It is seen that there is a gradual diminution in calibre from before backwards. In the anterior portion of the mesonephros the tubules are only $^2/_3$ or at most $^3/_4$ the diameter of the pronephric tubules, whereas in the posterior end of the organ they are scarcely more than $^1/_3$ or $^1/_4$ the diameter of a pronephric tubule. Corresponding proportions are observable in the funnels of the pronephros and in the anterior and posterior regions of

the mesonephros. The bilateral structure of the pronephric funnels is copied throughout in the mesonephros and retained even in the adult *Petromyzon marinus*. In cross-section these funnels closely resemble Fig. 36 b of the pronephros. The opening of the funnel, too, is bilabiate, but not so clearly as in the pronephros, since the edges of the nephrostome are not reflected as in the pronephric nephrostome represented in Fig. 36 a. The pronephric funnels are often slightly contracted just above the orifice so that they are somewhat campanulate. Even this peculiarity (faintly indicated in Fig. 36 a) is often seen in the mesonephric funnels and grows more pronounced with the age of the animal. "Ersatzzellen" very similar to those in the pronephric tubules and funnels are easily found in the mesonephric tubules even in larvæ 17 cm long. The difference in diameter between the anterior and posterior mesonephric tubules is, of course, due to a difference in age; ultimately this difference disappears with the growth of the posterior tubules.

The principal changes which link the stage of the mesonephros of Ammocœtes represented in Fig. 67 with the adult condition may be briefly described. It was seen that the mesonephros originally lies in the ventral narrow portion of the nephric fold dorsal to the pronephric duct into which the tubules open. As the tubules increase in length and become more convoluted they invade successively more and more of the trabecular tissue, and the spaces between them become filled with blood-vessels. In Fig. 67 this filling up of the trabecular tissue with tubules and vessels has extended through the ventral half of the nephric lobe. In the dorsal half a few advancing loops are cut. These, too, are soon surrounded by blood-vessels. In the adult *Petromyzon marinus* the tubules invade the whole dorsal portion of the nephric lobe and increase so greatly in length that their convolutions are closely applied to one another, leaving only very narrow interstices for the blood capillaries and the pigment. This increase in convolution takes place not only in the dorsal portion of the lobe but also in the region between the glomerulus and the duct, for in the adult this region has increased in length so that cross-sections show the glomerulus more dorsal than in Fig. 67, somewhat above the middle of the mesial surface of the lobe. In the adult lamprey the tubule consists of three different parts: first, the ciliated funnel, second, the glandular contorted portion of the tubule, and third, an end-piece which opens into the pronephric duct and may be common to several tubules. Several of these end-pieces are cut in a

single cross-section through the mesonephros of an adult lamprey. They run parallel with one another in the outer ventral portion of the lobe, i. e. on the side next to the myotomes, and they open close together on the outer or lateral surface of the pronephric duct. I believe that there is no increase in the number of mesonephric tubules except at the posterior end of the lobe, so that the filling up of the dorsal trabecular tissue must be brought about by an increase in the length and convolution of the tubules already existing. The number of funnels in the adult is apparently no greater than in the Ammocœtes 9,5 cm long in a correspondingly large piece of the renal lobe. In the tubule cells of the adult lamprey urate bodies are abundant. A web-like structure spanning the lumina of the tubules might be mistaken for cilia but it is, as in the pronephros, merely the residue of the nephric secretion from which the water has been withdrawn by the alcohol used in preservation. The funnels are the only ciliated portion of the tubules. Their cells are deeply columnar and sharply marked off from the more cuboidal glandular cells of the succeeding portion. These differences are clearly shown in Fig. 59. The end-piece into which the glandular portion gradually passes consists of a somewhat paler and flatter epithelium. The pronephric duct in the adult appears to have lost its former glandular character. In my preparations (hardened in chromic acid) its epithelium stains very faintly like the epithelium of the tubule end-pieces, and the nuclei are scarcely visible.

d) The Vascular System of the Mesonephros.

In concluding the description of the mesonephros we may consider the blood-vessels of the organ, beginning with the conditions seen in Fig. 46 and 47 where we have only the dorsal aorta and the two posterior cardinal veins with some irregular branches in the trabecular tissue of the nephric lobes. All three of these vessels in this stage are sharply outlined, although their endothelial walls are not always apparent. These I believe to arise as in the case of the other blood-vessels of the lamprey from migrating amœboid blood-corpuscles, which attach themselves to the walls of a simple cavity in the mesenchyme and finally flatten out and become united with one another at their edges. In Fig. 47 the endothelial walls are not yet established in the posterior cardinals and are only beginning to form in this portion of the aorta.

In larvæ 12—15 mm long the three vessels have taken on the

appearance shown in Figs. 63 and 64. The aorta is small and triangular in cross-section and I cannot find that it sends off any vessels into the trabecular tissue of the mesonephric lobes. The cardinals, on the contrary, are enormous and usually distended with blood. Their walls are often rather imperfect on the ventral side where they give off vessels, as on the left side in Fig. 64 and on the right side in Fig. 63. Since these vessels are filled with blood-corpuscles they can be traced, often for considerable distances, through the trabecular tissue. They may extend to and surround the mesonephric tubules from their very inceptions. It is as if the stimulus exerted by the ingrowth of the young tubules into the trabecular tissue attracted the blood-corpuscles, causing them to migrate from one cavity to another and finally to form definite paths, or capillaries. In this stage, then, there seems to be no arterial system in the kidneys but only a venous system, the blood flowing through a number of anastomosing vessels which ultimately join the two posterior cardinals.

In Ammocœtes 22 mm in length broad and frequent anastomoses are formed between the two posterior cardinals beneath the aorta. These anastomoses I shall call the subaortic sinus; they are shut off now on one side, now on the other by partitions extending down from the ventral wall of the aorta.

In larvæ 7 cm long a further change which persists, at least through the life of the Ammocœtes, is brought about. This is the formation on either side just beneath the cardinal vein of a large sinus — the subcardinal sinus (Fig. 67 *sc. v*). It receives the blood from the capillaries of the nephric lobe and pours it into the cardinal of the same side through small openings just lateral to the subaortic septum. Except for these openings the horizontal lower wall of the cardinal vein is well-developed. Following the sections of the veins towards the tail I find that a short distance before the end of the intestine the two cardinals unite to form a single vessel, the caudal vein. When the latter reaches, in its backward course, the beginning of the vestigial mesentery that supports the hind end of the intestine, it receives a small but distinct vein from the intestinal wall and then gradually tapers away into the tail. Behind this vessel from the intestine the two subcardinal sinuses also fuse to form a single vessel, and this, too, communicates on its ventral side with the intestinal vessels by means of a mesenteric vein. The vessel to the caudal vein does not come from the spiral valve, at least not directly, because in the sections containing this vessel the spiral valve is a little to one

side of the mid-ventral line of the intestine and it has disappeared before the section in which the median subcardinal sinus receives its vessel.

In the larva 7 cm long the aorta is found sending down vessels alternately and at rather long and irregular intervals into the mesonephric lobes. These arteries leave the floor of the aorta at the insertion of the subaortic septa, traverse the full length of these septa, enter the corpus adiposum and pass down its mesial portion near the peritoneum to supply the glomerulus. At first the vessels are rather tortuous as if they had difficulty in making their way through the trabecular tissue, but later they become nearly or quite straight. In older larvæ and in the adult *Petromyzon marinus* they have thick muscular walls. When they reach the glomerulus they branch, sending vessels anteriorly and posteriorly as indicated in Fig. 59 (*gl. a*). The aorta grows very small when it becomes the caudal artery, and in the younger Ammocœtes examined (7 cm) I find no branches descending from it through the vestigial mesentery to the posterior portion of the intestine.

Of previous writers on the development of the mesonephros only Fürbringer (1876) and Vialleton (1890) derive the tubules from the peritoneal epithelium. Both, however, refer to very different portions of the mesonephros, the former to the extreme anterior end in very young Ammocœtes (9 mm), the latter to the posterior end in much older larvæ. Bujor (1891) who studied the development of the tubules during metamorphosis, leaves the origin of the mesonephric tubules undecided, since he finds the young cells of the corpus adiposum very similar to the cells of the young tubules. This is to some extent the case in young Ammocœtes, but in the large larva (17 cm long) corresponding very nearly to Bujor's stages, the tubule-cells are very unlike the cells of the fat body and closely resemble those of the peritoneum.

According to Fürbringer, the tubules of the mesonephros have a metameric origin, but Vialleton as definitely claims that they are not metameric but more numerous than the segments. Since, however, they are writing of different portions of the mesonephros, both might be correct, especially if their interpretations are judged in the light of such Vertebrates as the Amphibia, where authors have found an increase in the number of mesonephric tubules caudally, with a

tendency in the anterior segments to approach a metameric arrangement (conf. FIELD 1892 and 1894). Although I have not been able to find the very first traces of the mesonephric tubules in larvæ of the same age as those in which FÜRBRINGER found them (9 mm in length), I have, nevertheless, seen the young tubules in larvæ only 12 mm long extending over only 2 or 3 segments and here the number of tubules (11 or 12) is already so far in excess of the number of segments, that I am forced to regard FÜRBRINGER's statement as erroneous.

Concerning the condition of the glomeruli of the mesonephros there has been much difference of opinion. WILHELM MÜLLER (1875) observed the isolated round glomeruli in Ammocœtes 25 mm long (corresponding to the stage of my Fig. 65) and in larvæ 43 mm long. FRITZ MEYER (1876) found in the adult lamprey only a single glomerulus 9 cm long and 25 mm broad and deep. FÜRBRINGER (1878) fails to confirm MEYER's statement but finds even in the adult "eine reichliche Anzahl von getrennten Glomerulis". SCHNEIDER (1879) differs only apparently from MEYER since he admits that in the adult the different glomeruli "liegen allerdings in einer Säule" which is very probably what MEYER saw and described as a single glomerulus. VIALLETON (1890) distinguishes two regions of the mesonephros, a short anterior in which the glomeruli are "soit isolés soit groupés en petit nombre, mais jamais disposés en série continue" and a longer posterior region in which the glomeruli are united to form a "veritable colonne glomérulaire" in the sense of SCHNEIDER. I understand from VIALLETON's description that the tubules newly arising at the posterior end of the second region add their glomeruli successively to the already existing glomerular column. At least he says nothing about finding isolated glomeruli behind the main column. BUJOR's statements agree in the main with SCHNEIDER's.

The lack of agreement in the accounts above cited is in part due to a misinterpretation of the facts and in part to a study of different stages. The confusion seems to be still further increased by the fact that the word "glomerulus" is not used in a fixed sense. As understood in other Vertebrates it means the tuft of vascular loops which is invaginated into and pushes before it the flattening wall of a nephric tubule. As I have shown, this definition will apply to *Petromyzon* as well. The tubule ends at first in a blind sac which is pushed in by the capillary network, so that the whole end of the tubule together with the capillary structure is a true Malpighian

corpuscle. In *Petromyzon* it happens that the glomeruli do not arise as isolated structures but in clusters, even in the anterior end of the mesonephros, so that, as shown in Fig. 65, there are usually two or more funnels radiating from a mass, which is in reality made up of as many glomeruli as there are funnels. Each funnel, however, retains its own BOWMAN's capsule so that its cavity is completely separated from that of the neighboring funnels. Nor is this condition altered essentially when the glomeruli unite to form the long compound glomerulus of VIALLETON's posterior mesonephric region. Here, too, each tubule retains its own portion of the vascular trift, however much the structure may become compounded, for this is the condition of the tubule at the outset. Hence, what I have called isolated glomeruli in my description are not really such, but small clusters of glomeruli, separated from the large compound glomerulus which extends through the greater portion of the mesonephric fold in the Ammocœtes. With the disappearance of the anterior portion of the organ during the growth of the larva, only a single compound glomerulus persists in the adult as claimed by MEYER and SCHNEIDER.

Concerning the vascular system in the kidneys and intestine of the lamprey some confusion seems to prevail, and I am unfortunately able to do little towards a solution of the difficulty. The subcardinal sinus has been described by RATHKE (1827), JOHANNES MÜLLER (1845), BERTH (1867), LANGERHANS (1875) and SCHNEIDER (1879). BERT and SCHNEIDER regard the sinus as a true blood vessel. In support of this view the former cites the following experiment on *Petromyzon marinus*: "L'animal étant immobilisé par le curare, comme il va être dit, je l'ouvre sur le flanc; les grands sinus souscardinaux sont flasques; graduellement ils se remplissent de sang; ce sang vient du côté du coeur. Une ligature, placée sur la veine qui fait communiquer le système rénal avec le système hépatique (arc hépato-néphritique de GRATIOLET) montre que le sang (l'expérience dure environ une heure) va du rein au foie." With the majority of the authors above cited and also in the well-known zootomies of PARKER (1884) and VOGT & YUNG (1894) the subcardinal sinuses are regarded as lymph-spaces. In 1894 Miss AGNES CLAYPOLE published some observations on the subcardinal sinuses in *P. marinus dorsatus*. The structure which she describes is obviously the same as the sinuses which I have called the subcardinal together with the subaortic sinus. I quote her description (1894, p. 132—133): "This sinus extends from near the caudal end of the [alimentary] canal to the pericardium where it

ends blindly. It is very thin-walled and contains many fibrous septa that appear to divide it more or less completely into two at the cephalic end. Sometimes it is found full of blood and sometimes not. Besides the connection with the intestinal vein there are many openings into the cardinals at irregular intervals and all the blood of the gonads and kidneys is poured into it. Fine injections were made from different parts of the sinus cephalad and caudad and also through the portal vein. The result showed that the flow of liquid is more ready caudad and any such injection does not fill the cardinals posterior to the mesenteric vein, the flow apparently being concentrated into the intestinal vein. There is no cephalic connection between the sinus and the cardinals or auricle, the sinus terminating blindly. That this is a blood-vessel is beyond question" etc. . . . . "This sinus is then evidently a means of introducing into the portal system a large amount of venous blood that comes from urogenital and body veins. This makes the lampreys possessors of a connection between the genital and portal veins and gives them one more feature in common with the very dissimilar members of this class, the Myxinoids." It would appear from the foregoing observations of Bert and Miss A. Claypole that while the blood moves forward to the heart in the posterior cardinal veins, it must move backwards in the subcardinal sinus and enter the intestine to find its way ultimately into the portal vein which is enclosed in the spiral valve and pours the blood into the liver. Notwithstanding this arrangement, some of the blood from the intestine would seem to find its way into the cardinal veins through the small mesenteric vein which I find in front of the vein from the subcardinal sinus.

Rathke and Schneider and more recently Goette (1891) have studied the vessels of the intestine, the first in Ammocœtes, the second in Ammocœtes and *Petromyzon*, the last in the embryo. Goette describes the development of a vein running forward on the ventral side of the intestine, the subintestinal vein. It had been seen and described by Rathke and Schneider in Ammocœtes where it functions as the portal vein. It atrophies, however, during metamorphosis and its function is assumed by a vein which is formed at this time and accompanies the intestinal artery in the spiral valve of the gut. Goette has shown that these two vessels, the subintestinal of the larva and the definitive portal vein of the adult, though confounded by some authors, really arise on opposite sides of the intestine, the

portal in the spiral valve on the mid-dorsal, the subintestinal on the mid-ventral surface of the gut.

In the Ammocœtes 7 cm long above described the completed larval condition of the mesenteric vessels at the posterior end of the intestine is not yet developed. SCHNEIDER found four veins connecting the intestine with the subcardinal sinuses and each of these was accompanied by an arteriole from the aorta to the intestine. These last had not yet developed in the young Ammocœtes which I studied, and only a single vein was present leading from the intestine to the caudal vein. Miss CLAYPOLE (1894, p. 131) has studied this region in *P. marinus dorsatus* but gives neither the exact number nor character of these vessels. She says: "Near the caudal end some dorsal bands are formed much larger than those of the larva and varying in number from three to six."

The foregoing remarks show that there is still something to be learned concerning the relations of the vessels of the mesonephros to those of the intestine. That there is an intimate relation admits of no doubt but its exact nature remains to be elucidated. The relations established by BERT and Miss CLAYPOLE between the subcardinal sinus and the portal vein of the adult are certainly interesting in connection with facts recently brought to light by three Italian investigators, BIZZOZERO, GIGLIO-TOS and ASCOLI. BIZZOZERO (1892) and GIGLIO-TOS (1897) find that leucocytes are formed in the lymphoid tissue of the spiral valve of the intestine, and ASCOLI (1898) claims that they are also formed by mitosis of preexisting leucocytes in the lymphoid tissue of the nephric lobes beneath the subcardinal sinuses. Hence both the portal and subcardinal vessels drain leucocyte-forming tissue and ultimately pour their contents into the liver capillaries.

3. The Development of the Reproductive Organs.

The reproductive organs can be recognized in the posterior portion of the embryo as early as stage 2. This region is represented in cross-section in Fig. 34. The mesoderm is still confluent with the entoderm laterally and only just developing into the myotomes mesially. There is as yet no trace of the pronephric duct in this region, but just lateral to the myotome a few very large rounded masses of yolk (*gon*) are seen, each containing a nucleus and more or less distinctly marked off from the adjacent entoderm elements. These large masses are the primitive reproductive, or sex-cells. They can hardly be

assigned to the mesoderm because their appearance and position are those of the entoderm cells in this stage. Still they lie in a portion of the entoderm which becomes mesoderm with the more lateral extension of the latter layer. This is seen in Fig. 33 from a cross-section passing through the corresponding part of an embryo of the next stage (stage 3). Here the segmented portion of the mesoderm (*mpl* and *cpl*) is more definitely established and the pronephric duct (*d*) has been cut off from its lateral portion. The huge sex-cells (*gon*), still made up of large, rounded, yolk-laden masses with their nuclei near their centers, are now embedded in cells which must be regarded as mesodermal, though they may have originated from the underlying entoderm. In stage 4 essentially the same condition is found, as shown in Figs. 42 and 43, taken from a section passing through the point at which the pronephric duct, now provided with a lumen, opens into the posterior portion of the intestine. In sagittal sections of this and the next stage, the huge sex-cells form a cord extending through the posterior third of the embryo, even behind the termination of the pronephric duct. I have reproduced this condition in the diagrammatic Fig. 62 at *gon*.

Later (stage 6, Fig. 45) the reproductive cells (*gon*) have changed their position. On either side they have moved in under the pronephric ducts towards the median line so that they are not far from meeting beneath the aorta (*ao*). The actual fusion of the two sex-cell masses to form the single median reproductive organ of the larva and adult is clearly seen in a later stage (stage 11). The cells, still containing yolk granules, although these have disappeared from all the surrounding tissues except the mesenteron (*ent*), are now flattened out between the nephric lobes and the intestine. With the absorption of the yolk in the entoderm cells the intestine grows smaller and the sex-cells regain (Fig. 46, stage 12, *gon*) their spherical form. This change may also be due to the pressure from either side exerted by the rapidly enlarging cardinal veins. The sex-cells are still conspicuous on account of their larger size and because they contain a few yolk-bodies even after these have completely disappeared from the entoderm cells. The sex-cells are, therefore, of all the cells in the embryo, the last to consume the yolk granules which fell to their lot as blastomeres of the segmenting ovum. Up to this stage and even sometime after the yolk has disappeared from their cytoplasm, they do not divide.

Although the reproductive organ originally extends some distance back of the cloacal termination of the pronephric duct, the subsequent growth of the posterior part of the body takes place in such a way that the posterior end of the mass of sex-cells lags behind and ultimately terminates a short distance in front of the posterior ends of the ducts.

In regard to the development of the posterior terminations of the pronephric ducts and the abdominal pores, I have little to add to the observations of previous writers. In Ammocœtes 8—9 mm long the ducts still open into the hind part of the intestine where it bends down to open on the ventral surface of the body. This common receptacle for the intestine and pronephric ducts may be called the cloaca. The body cavity becomes somewhat tubular as it runs back on either side to terminate blindly against the cloacal wall behind and below the openings of the pronephric ducts. Even in these very young Ammocœtes the peritoneal epithelium at these two points is very much thickened and somewhat modified, indicating the places where the abdominal pores will finally appear. Beyond this condition, which persists throughout the whole of larval life, as several investigators have shown, I have not followed the development. For the final stages in the formation of the abdominal pores, the urinogenital papilla etc., the reader is referred to Bujor's account (1891).

It will be seen that my account of the early development of the reproductive organ in the lamprey agrees in the main with Goette's (1891). In one matter, however, I am inclined to take exception to his remarks. He claims (p. 53) that the primitive reproductive cells are "ursprüngliche Mesodermelemente und nicht etwa vom Darmblatt her eingewanderte Zellen". Goette did not see the sex-cells earlier than his stage 7 (my stage 4), although they are present as early as my stage 2 (Fig. 34 *gon*). In Goette's stage the large yolk-laden sex-cells may certainly be described as lying in the mesoderm, but this can hardly be said of the cells in stage 2, e. g. on the right of Fig. 34. Here I should say that the mesoderm is not yet differenced from the entoderm, and that the sex-cells must be assigned to the entoderm till the middle germ-layer is recognizable as such.

Part. III. Comparative and Theoretical.

In the following general consideration of the nephric system of Vertebrates, I shall have little to say concerning the Amniota. The conditions in these forms can only be interpreted satisfactorily when we understand the renal organs of the Acrania and Anamnia. A further reason for excluding the Amniota from the discussion lies in the fact that no satisfactory observations on the basic class of the Amniota, the Reptilia, have appeared up to date, for I cannot attribute much value to Wiedersheim's observations (1890) and the theoretical conclusions he has deduced from them. From work now in progress in my laboratory I feel confident that Wiedersheim has failed to comprehend the conditions in the Testudinata, and Rabl (1896, p. 708 and 714) even claims that Wiedersheim did not see pronephros of the Reptiles he studied, as the embryos were too old. The nephric systems of birds and Mammals do not interest us in this place, except in so far as they have a bearing on the conditions in the Anamnia.

And even of the works on the development of the renal organs of the Ichthyopsida, those on the Amphibia and Teleostei have perhaps furnished more smoke than flame, more obscurity than light. I do not wish to deprecate the splendid achievements of Mollier (1890), Field (1891) and Semon (1891) on Amphibia, and Felix (1897) on Teleostei. The obscurity is produced not so much by the authors as by the highly specialized forms which were mostly the objects of their study, and by the difficulties that must always attend the too exclusive application of embryological methods, difficulties which have been again and again emphasized and by no one more fully and condignly than by Gegenbaur (1898, *passim*).

Of the works which mark epochs in the investigation of the renal organs of Vertebrates, there are two, to which a third has been only recently added. I refer to the works of Boveri (1892) on the adult Amphioxus, Rückert (1891) on the embryo Selachian and Maas on the young *Myxine* (1897). Boveri demonstrated the existence of an archetypal metameric nephric system in the lowest of typical Chordata and its close resemblance, in all essential morphological details, to the nephridia of Annelids on the one hand and to the Craniote pronephros on the other. Rückert had previously pointed out the resemblance of the Selachian pronephros to Annelid nephridia, and had, moreover, given weighty evidence for the view that the pro- and mesonephros are not serial homologues but originate from dyshomologous

pieces of the coelomic walls. RÜCKERT's work has been fully confirmed on nearly all important points in a recent elaborate paper by RABL (1896). The wide gap between Amphioxus, which has an extensive pronephros but no mesonephros, and the Selachian with its vestigial pronephros but highly developed metameric metanephros, has been at least partially filled by MAAS' valuable researches on *Myxine*. This form has a pronephros, at least in its younger stages, which resembles the pronephros of Amphioxus, and a mesonephros of a simpler and more primitive structure than that of any other Craniote.

We should expect to find in the renal system of *Petromyzon* a connecting link between the renal system of *Myxine* on the one hand and the Gnathostomes on the other. This, however, is the case only to a limited extent and only in the development of the pronephros. The mesonephros, on the contrary, presents highly coenogenetic modifications. *Petromyzon* is, therefore, interesting mainly on account of the strange commingling of primitive and highly specialized characters which it presents, a commingling which is by no means confined to the nephric system of the animal. In this portion of my paper I shall consider first the pronephros and mesonephros separately and then their relations to each other, leaving for the conclusion a few general statements concerning the development of the reproductive organs.

a) The Pronephric Tubules and the Pronephric Duct.

There are three main theories concerning the phylogenetic origin of the pronephric duct and these have been based on three very different series of facts. 1) According to one theory the pronephric system was inherited by the primitive Chordate from some ancestral Invertebrate form which was either a Plathelminth (HAECKEL, 1874, GEGENBAUR, 1878, FÜRBRINGER, 1878) or an Annelid (SEMPER, 1876, BALFOUR 1881, and many others). Those who seek the origin of the pronephros among Plathelminths lay most stress on the duct which is so well developed in these worms, whereas those who believe in the Annelid ancestry of the Chordata, emphasize the metameric tubules and attempt to derive the duct either from surviving Plathelminth conditions in larval Annelids (SEMPER, 1876, BALFOUR, 1881), or from a condition like that of *Lanice conchilega*, an Annelid in which the nephridia are connected by means of a longitudinal duct (E. MEYER, 1886, CUNNINGHAM, 1887 a and 1887 b). 2) The views of the authors above cited, at least so far as the pronephric duct is concerned, were severely shaken by the observations of BOVERI on Amphioxus. In

this simple Chordate BOVERI found Annelid-like nephridia but no pronephric duct. Hence he was obliged to look for the precursor of the duct in some other structure in the Amphioxus or to assume that it first developed in the ancestral Craniote. He chose the former alternative and developed the ingenious hypothesis that the atrial chamber or some similar structure had given rise to the pronephric ducts of the Vertebrates above Amphioxus. This hypothesis has been undermined by the demonstration that the vast majority of Vertebrates have purely mesodermal pronephric ducts, and that even in Selachians, the forms on which BOVERI built his hypothesis, the evidence of a derivation of the whole duct from the ectoderm is still *sub judice.* 3) A very different view from either of the preceding concerning the phylogenetic of the pronephric duct is advanced by RÜCKERT in his résumé (1892). He says (p. 696): "Es ist dies die Vermuthung, dass die Vorniere ursprünglich weiter nach rückwärts gereicht habe, als dies heute der Fall ist, und dass sie in diesem ihren caudalen Abschnitt rudimentär geworden sei, d. h. sich nur in Gestalt des Ganges erhalten hat [1]) . . . Der heutige Vornierengang würde dann nichts anderes darstellen als den übrig gebliebenen Längscanal (Sammelrohr) eines Vornierenabschnittes, dessen Quercanäle und Glomeruli zu Grunde gegangen sind." This clear statement is somewhat obscured in RÜCKERT's further treatment of the subject by his endeavor to account for the various modes of duct formation in different Craniotes. In certain forms the duct arises, as I have described it in *Petromyzon*, *in situ* from the somatopleure and only its posterior end grows back into the cloaca independently of the underlying mesoderm. In other forms a portion of the duct may arise from the caudal end of the pronephros as in *Torpedo*, or from nearly the whole pronephros, as in birds, but still leaving a large portion of the duct to grow back independently. Lastly, nearly the whole of the duct may grow back freely without deriving material from the underlying mesoderm, as in sharks. RÜCKERT very consistently regards the first mode of duct formation as palingenetic, the others as coenogenetic, but the importance which he very naturally attaches to the way in which the duct is formed in sharks, tends, nevertheless, to obscure the central idea of his theory. Then, too, he appears to regard the collecting duct as a rudiment independent of the tubules. I infer this from his calling attention to the fact (p. 689) that in *Torpedo* the hindermost pronephric tubules

1) Italicized in the original.

do not reach the collecting duct till it has grown past them, and that in *Ichthyophis* these tubules fail to reach the duct at all. In these cases, therefore, we should have no traces of the Acraniote or Amphioxus-like pronephros in the trunk behind the shortened Craniote pronephros, with the exception of a few abortive tubules. The duct would have grown into the trunk from the cephalic end instead of being an autochthonous structure. One leaves the perusal of RÜCKERT's résumé with the impression that this mode of duct formation is the usual one, and such it may be in Selachians and Amniota — but I deem it more expedient to return to his original utterances above quoted, since they furnish a basis for the understanding of the Cyclostomes at least.

In *Petromyzon*, as I have attempted to show, there are distinct traces of tubules uniting with one another to form the pronephric duct even in the mid-trunk region several segments behind the pronephros proper, which consists of only five or six tubules. It is, indeed, possible to recognize even the funnels of these backward directed vestigial tubules and the way in which the blind end of each bends back and unites with the next posterior tubules. With the cutting off of the duct from the somatopleure the openings into the coelome (nephrocœle), corresponding to nephrostomal openings of the pronephros, close and disappear, as do also the individual tubules as such, when they become only parts of the continuous pronephric duct. These vestigial tubules are really so short that they correspond in great part only to the portions which in the pronephros fuse to form the collecting duct. That this stage in the formation of the duct is of short duration and not apparent in all embryos is no argument against its important bearings, for nothing that occurs in the embryo is to be regarded as insignificant in the present stage of our knowledge. The observations on the formation of the duct in *Petromyzon* are the very evidence needed to support RÜCKERT's hypothesis. The extreme posterior end of the duct when it enters the cloaca, it is true, is not accounted for, but as yet no one has accounted for this satisfactorily on any hypothesis. It is, perhaps, easier to understand how certain pronephric tubules in the posterior trunk region could depart from the conditions shown by their more anterior fellows, and open into the cloaca instead of onto the surface of the body or into one another, than to conceive how the duct arose from the very first by growing back through the trunk to the cloaca.

Another set of observations which we owe to PRICE and MAAS

also lead us to accept RÜCKERT's hypothesis. PRICE worked on a few embryos of the Myxinoid *Bdellostoma* (*Polistotrema*) *stouti* of the Californian coast and published his results in three brief papers (1896 a, 1896 b and 1896 c). These results and their interpretations were necessarily fragmentary and unsatisfactory, and the interpretations of these interpretations by SEMON (1896, 1897 a and 1897 b), FELIX (1897 a) and RABL (1896) have only added to the confusion. This confusion has been still further increased by SEMON's and SPENGEL's (1897 a, 1897 b) controversy on the renal system of *Myxine*. The timely appearance of MAAS' paper (1897) on young specimens (8,5—13 cm long) of *Myxine glutinosa* makes any extended consideration of these various papers superfluous. As MAAS refers to PRICE's work only in foot-notes, he evidently had not seen the work till his own was well nigh finished. This accounts for certain discrepancies which MAAS promises to explain in a future publication (p. 499). I am inclined to lay more stress on MAAS' results than on those of PRICE, since the former is dealing with stages which can be more easily interpreted as they are nearer the known adult condition of the excretory system of Myxinoids than the few embryonic stages studied by PRICE. To bring the results of PRICE's work into complete accord with those of MAAS, one supposition must be made, viz. that PRICE mistook the formation of the pronephric duct from discontinuous metameric diverticula of the coelom for the formation of the mesonephros, surely a pardonable blunder if he has actually, as I believe, committed it. The following are my reasons for believing that PRICE did not see the formation of the mesonephric tubules: First, I doubt PRICE's statement (1897 b, p. 220) that "the series of embryos is sufficiently complete, so that it can be said positively, that the tubules, which in the adult have been described as mesonephric tubules, come from tubules which have just been shown to arise as pronephric tubules", since I find nothing to convince me that his figs. 12, 13 and 14, tab. 17, really represent mesonephric tubules, or that the bodies marked *gl* are really glomeruli. Second, MAAS has shown that mesonephric tubules are forming in the posterior half of the body of *Myxine* (presumably 8,5 cm long) independently of the pronephric duct (figs. 4—8, tab. 38), which is already established in this region. The mesonephric tubules figured by MAAS are similar to the mesonephric tubules of *Petromyzon* and may perhaps be formed in the very same way, except that they are metameric. Then, too, the advanced mesonephric tubules which have acquired an opening into the

duct, like the one shown in MAAS' fig. 3, have an epithelium of a very different appearance from that of the duct, so that we can hardly suppose even the anterior mesonephric tubules to have originated as PRICE would have them. If we take some such view as this of PRICE's work, we have cleared the way for understanding MAAS' observations. MAAS bases his views, which are in perfect accord with RÜCKERT's hypothesis, mainly on the structure of the glomeruli and their relations to the pro- and mesonephric tubules and to the pronephric duct. These observations, which are of the greatest value, I shall consider later. Suffice it to say in this place that they fully confirm the view that the pronephric duct is really a portion of the original extensive pronephros, that it consists of fused abortive tubules that have not grown back from the pronephros *sensu stricto et auctorum* but have arisen from the mesoderm of the trunk where they remain, and, furthermore, that the mesonephros consists of metameric tubules which open into the duct, i. e. into the aborted and modified pronephric tubules of the corresponding segments. It follows, of course, that there can be no serial homology of meso- with pronephric tubules, since both structures actually coexist and function in the same segments and must arise from different regions of the mesoderm [1]).

Further indirect evidence of the truth of RÜCKERT's hypothesis are the observations of BOVERI (1892 a) and MAAS that the pronephric duct of *Myxine* is glandular in structure. I have made the same claim for the pronephric duct of *Petromyzon.* Indeed there would be little use for the capillary net-work which invests the duct in both these forms if the duct were not capable of performing some function similar to that of the tubules. I have also given reasons for supposing that the glandular cells of the duct are replaced periodically by "Ersatzzellen" in the same way as the cells of the tubules.

---

1) It may be urged that there is one way of escape from the cogency of these facts for investigators who, like FIELD (1891), believe in the serial homology of the pro- and mesonephros. This is to suppose that each of the original Amphioxus-like pronephridia is at present represented in the ontogeny of the Craniote by two rudiments, which make their appearance at different times, the distal end appearing first and uniting with the distal ends of other tubules to form the duct, while the proximal ends appear later as the mesonephric tubules. There is, of course, no valid *a priori* objection to such a view, since apparently single organs, like the Vertebrate hypophysis, are known to arise from discontinuous centers, but in the present instance such a method of development appears strained and difficult to prove.

Several authors have, moreover, described the pronephric duct as arising not only *in situ* but in certain cases even from discontinuous pieces, a method of formation which we might expect to find, if the duct is really composed of a series of abortive tubules. MOLLIER has observed such a condition in the frog (1890, p. 226): "Man trifft im Verlaufe des in Entwicklung begriffenen Ganges wiederholt auf Strecken, innerhalb deren jede Spur seiner Anlage fehlt; man möchte an solchen Stellen nicht zweifeln, dass das hintere Ende des Ganges bereits gefunden sei, wenn nicht nach wenigen Schnitten seine Anlage wieder auftauchen würde. Auffallender Weise begegnet man dieser Erscheinung noch in verhältnissmässig späten Entwicklungsstadien, in welchen der Gang schon beginnt ein Lumen zu zeigen." HIS (1868) long ago described a similar condition in the pronephric duct of the chick: "Im Flächenbilde zeigt sich der Gang bei seinem ersten Auftreten aus sehr vielen kürzern Zellsträngen zusammengesetzt, welche je nach vorn und nach hinten aus der äussern Seite der Urwirbel hervortreten und unter spitzem Winkel sich kreuzen. Es ist somit der Strang Anfangs nicht von compactem, sondern von lockerem Gefüge, und er besteht aus vielen einzelnen, der Länge nach an einander sich reihenden Segmenten." FELIX (1891, p. 16) who has given a more recent and exhaustive study of the pronephric duct of the chick, finds essentially the same conditions as far back as the 15th somite: "Ich erhielt dadurch den Eindruck, als ob der Gang an Ort und Stelle gebildet wurde. Dieser Eindruck wurde noch vermehrt, wenn plötzlich der Gang vollständig unterbrochen wurde und dann von neuem begann. Verschwinden und Neuauftreten des Ganges liess sich fast an jeder Serie auf beiden Seiten nachweisen" [1]).

The hypothesis of the origin of the pronephric duct from abortive tubules furnishes a very simple explanation of the great variations in the number of pronephric tubules in Craniotes (1 in Teleostei, 2 in *Amia* and anurous Amphibia, 3 in Urodela, 4—6 in *Petromyzon*, 6 in

1) The origin of the pronephric duct in the shark is exceptional and requires further study. It certainly grows back independently of the somatopleure, but whether it arises from the ectoderm or from the mesoderm or from both, is not yet settled, notwithstanding RABL's very positive statements based on a study of *Pristiurus*. In *Acanthias* the pronephric duct certainly acquires a very intimate and suspicious connection with the ectoderm as RÜCKERT (1888), VAN WIJHE (1889), LAGUESSE (1891) and Miss GREGORY (1897) have maintained, and as I can myself affirm from careful examination of Miss GREGORY's preparations.

Acipenser, 6—7 in *Lacerta* and Selachians, ca. 10 in Testudinata, 12—13 in *Ichthyophis*). On any other hypothesis than that which assumes the possible conversion of tubules into duct, it would be necessary to suppose that reduction in the number of pronephric tubules must always take place at the anterior end and proceed in a cranio-caudal direction. That the reduction does take place occasionally in this direction is shown by *Petromyzon* and the chick, but in many forms the reduction takes place from behind forward like the reduction of the gill-clefts in Craniotes. A good example of such a reduction of pronephric tubules is furnished by FELIX' description of the Salmonid (1897 b).

b) The Origin of the Mesonephric Tubules.

Comparison of the renal organs of the lower Craniota with one-another shows that the pro- and mesonephros by no means keep pace with each other either in ontogenetic or in phylogenetic differentiation. In other words, the pronephros of a certain form may be highly specialized while its mesonephros is in a very primitive condition as compared with the mesonephros of some other animal. Thus, if we consider only the Myxinoid, *Petromyzon* and the shark, we find that in the first the pronephros shows signs of high specialization in the numerous nephrostomata with which each tubule opens into the pericardial cavity. This is a condition very similar to that seen in Amphioxus, in which case also the multiple openings probably represent a phylogenetic and ontogenetic departure from the primitive condition of the nephridium with but a single nephrostome. In strong contrast with this elaborate pronephros we have in *Myxine* the simplest mesonephros that occurs among Vertebrates, a metameric series of short, straight tubules opening into the pronephric duct and each provided with its own glomerulus. In *Petromyzon* the condition is reversed: the pronephros has a very simple and primitive structure, being, perhaps, the most primitive and typical among Craniota, whereas the mesonephros is very elaborate compared with that of the Myxinoid. The tubules are not only long and convoluted but far more numerous than the metameres, and the compounding of the glomeruli exhibits a high degree of specialization. Finally, in the shark, the pronephros is poorly developed, lacking even a recognizable glomus, and soon atrophies, while the mesonephros is the "beau idéal" of a mesonephros, possessing all the distinctive characters of this organ in their purity

— metameric structure, convoluted tubules, typical nephrostomes and glomeruli.

A consideration of these cases certainly inclines one to be eclectic and not to regard everything as primitive and typical because it occurs in the form one happens to be studying. I shall, therefore, start from the condition of the Selachian mesonephros as embodying the essential characters of that renal organ in the Craniota. The mesonephros of the Myxinoid may be more primitive in certain respects, but the mode of origin of the tubules and the absence of nephrostomes opening into the body cavity seem to be secondary characters. The admirable researches of Rückert, Van Wijhe and Rabl have elucidated the origin of the mesonephric tubules in sharks. Rückert shows how they arise from the middle plate, or intermediate layer, that piece of the somatic and splanchnic mesoderm connecting the muscle and cutis plates of the myotome on the one hand with the unsegmented somatic and splanchnic layers of the parietal mesoderm on the other. This middle plate is from the first a tubular structure, its lumen being a part of the coelom connecting the myocœle with the splanchnocœle. It lies dorsal to the portion of the somatic layer which gives rise to the pronephros and its duct, and ends blindly as soon as the myotome separates from it. Later this blind end bends over and opens into the pronephric duct, and the mesonephric tubule has only to elongate, become contorted and acquire a glomerulus to complete its development. Rabl (1896, p. 705—706 et al.) has shown that but little of the splanchnic wall of the middle plate enters into the formation of the mesonephric tubule, because it is mainly consumed in producing the sclerotome. This throws the burden of forming the mesonephric tubules largely on the somatopleure, which is alone concerned in forming the pronephros and its duct.

That there is no insuperable difficulty in deriving the mesonephros of Amniota and Amphibia like *Ichthyophis* from embryonic conditions similar to those of the sharks has been shown by Rückert and more recently by Rabl. In fact, Sedgwick (1880) described the mesonephros of the chick and the Selachian as arising from the segmental intermediate cell-masses uniting the myomeres with the unsegmented parietal mesoderm. But the mesonephros of many Ichthyopsida is not so readily reduced to the type of mesonephros formation seen in the Selachians. At least three other modes of development have been described. 1) It is claimed that the mesonephric tubules in certain forms are differentiated from the retroperitoneal mesenchyma. 2) In

other cases the tubules are said to grow in from the peritoneal epithelium as hollow or solid cords of cells. 3) In still other cases they are said to be evaginated from the pronephric duct. These different variations may be considered *seriatim* for the purpose of reducing them to the schema exhibited by the Selachians.

1) Among recent investigators who claim that the retroperitoneal mesenchyma gives rise to the mesonephric tubules, I may mention JUNGERSEN (1893, p. 467, *Acipenser*; and 1894, p. 249, *Amia*), BUJOR, quoted above (1891, *Petromyzon*), and FELIX (1897b) who gives this method of origin for the Salmonid "Nachniere", an organ which somewhat resembles the Amniote metanephros. 2) The origin of the mesonephric tubules from hollow or solid evaginations of the peritoneum into the retroperitoneal tissue is claimed to occur in *Petromyzon* by FÜRBRINGER (1878), VIALLETON (1890) and myself. FIELD (1891, p. 262) inclines to the belief that the mesonephric tubules of *Amblystoma* are formed in this manner, and GOETTE (1875), SPENGEL (1876) and FÜRBRINGER (1877) long since claimed the same for the origin of the mesonephros in other Amphibians. GOETTE and FÜRBRINGER placed the Teleostei, and BRAUN (1877) the Reptilia in the same category. 3) The derivation of the mesonephric tubules from evaginations of the pronephric duct, has been described by a few investigators of the Teleostei, NUSBAUM (1878) and FELIX (1895 and 1897b). The five to nine mesonephric tubules of *Salmonidæ*, according to FELIX, arise as strictly metameric diverticula of the mesial dorsal wall of the pronephric duct. They are completely constricted off and lie for some time freely above the duct, but subsequently they open into it again. FELIX denies emphatically that the peritoneum takes part in forming the tubules: "Das Pleuroperitonealepithel wuchert nicht in den retroperitonealen Raum vor, noch bildet es solide Einstülpungen." The formation FELIX describes is certainly very unusual, and if his paper did not show signs of very careful workmanship one would certainly feel inclined to doubt his interpretation.

That all three of these modes of mesonephros formation may occur in different Vertebrates may, I think, be conceded. That they should depart so far from the typical condition shown in the sharks, in which the mesonephros actually exists, as soon as the mesoderm undergoes segmentation, in the form of metameric connections between the myotomes and parietal mesoderm, is due to the great differences in the behavior of the extra-myomeric mesoderm in different Vertebrates, for on this depends the development of the mesonephros.

FELIX has called attention to this fact in Teleostei, but no form could be a better illustration than *Petromyzon*. By the time the mesonephros is to develop in *Petromyzon*, the mesoderm has passed far beyond the embryonic stage and is practically in the same condition as in the adult animal. The myotomes have separated from the lateral mesoderm and have descended to the mid-ventral line; the somatopleure and splanchnopleure have formed the splanchnic and somatic peritoneum and retroperitoneal mesenchyme, and we still look in vain for anything comparable to the mesonephros of the Selachian. The material for the rudiments of the mesonephric tubules must therefore lie either in the peritoneum or in the retroperitoneal tissue of the region in which they subsequently arise. In *Petromyzon*, I believe with FÜRBRINGER and VIALLETON, that they lie in the peritoneum. In other forms the undifferentiated cells which are to give rise to the tubules may be left in the mesenchyma when peritoneum and retroperitoneal tissue differentiate from the common epithelial mesoderm layer. I can see nothing unusual or surprising in this fact, nor can I believe that FELIX is justified in his tirade on those authors who have derived the mesonephric tubules from the peritoneum in forms which he has not studied. The mesonephros simply does not make its appearance till sometime after the intermediate cell-mass is no longer recognizable as such. During development the portion of the original coelom, so faithfully retained in the Selachian, is occluded and disappears, if, indeed, it has ever been present. The lumen of the mesonephric tubule and Malpighian body, when it appears, has been claimed not to be a portion of the body cavity. One would suppose that some of the authors who press this claim had never studied any embryonic organs except kidneys, or they would certainly know that the homologies of embryonic cavities are determined by their walls and not by their vacuities. Surely no one doubts the homology of the neurocœle in *Petromyzon* and Selachians, notwithstanding the fact that the central nervous system of the former arises as a solid chord and acquires its lumen later. Nor should the late appearance of the lumen in the mesonephric tubule in forms like *Petromyzon* prevent us from homologizing it with the persisting coelomic cavity of the Selachian mesonephric tubule.

The origin of the mesonephros of the Teleost as described by FELIX is not so readily reduced to the Selachian schema. FELIX has, however, attempted such a reduction in the following manner (1897 b, p. 419 and 419): "Nun haben wir bei den Salmoniden keine

intermediäre Zellmasse, folglich kann die Urnierenentwicklung der Salmoniden nicht in den gleichen Bahnen sich bewegen wie bei den übrigen Vertebraten. Das Zellenmaterial der intermediären Zellenmasse muss sich bei den Salmoniden entweder im Ursegment oder in den primären Seitenplatten vorfinden. Nun sehen wir bei den Salmoniden die Urnierencanälchen aus der dorsalen Wand des caudalen Abschnitts des primären Harnleiters hervorgehen, dieser wieder ist ein Theilstück der primären Seitenplatten. Wenn wir also annehmen, das Zellenmaterial der nicht vorhandenen intermediären Zellenmasse ist in den primären Seitenplatten eingeschlossen, so hätten wir bei der Entwicklung der Urnierencanälchen der Salmoniden einen gar nicht sehr von dem Entwicklungstypus der andern Vertebraten abweichenden Vorgang. Auch hier wäre dann die abweichende Bildung auf den mechanischen Einfluss der frühzeitigen Lostrennung der primären Seitenplatten vom Ursegment zurückzuführen." In other words, the pronephric duct, when it is separated from the remaining mesoderm contains besides the cells for the definitive duct also the cells of the intermediate cell-masses, or mesonephric tubules, but these do not differentiate from the true duct cells till a later stage. This process, which is only another instance of the great coenogenetic distortion in Teleost ontogeny, bears a resemblance to certain phenomena in the differentiation of the sex-cells in different animals. These cells may differentiate early as cleavage blastomeres or as entoderm cells (*Petromyzon*), or be carried into the mesoderm when this separates from the entoderm (sharks), or they may not become apparent till they have actually taken up their position in the epithelium of the genital ridge (Amniota).

There still remains a difficulty in reducing the mesonephric tubules of a form like *Petromyzon* to the Selachian condition or, in fact even to the condition seen in Myxinoids, viz. the fact that in *Petromyzon* the kidney is not metameric, and that from the first there is more than one pair of tubules to a segment. The absence of metamerism is to be explained, perhaps, by the fact that the extramyomeric mesoderm has passed far beyond the metameric stage before the mesonephros appears, but the fact that there are more tubules than segments cannot be explained in this manner. It is, perhaps, necessary to turn to certain conditions in the Gnathostome mesonephros for an explanation of this striking departure from the simple metameric condition seen in Myxinoids. I refer to the formation of first, second, third etc. generations of mesonephric tubules

as exhibited by Teleostei, Amphibia etc. These generations appear successively and are derived by common consent from the tubules of the primary generation. The secondary, tertiary etc. tubules are, therefore, indirectly traceable to the intermediate cell-mass, or mesonephrotome of the embryo. They are an all-important factor in increasing the volume and in destroying the primitive metameric character of the mesonephros of the Vertebrates in which they occur. The condition of the mesonephros in *Petromyzon* probably arose from a condition like that of the Amphibian by a contraction of the generations of tubules till they all appeared simultaneously. Instead of a long stretch of the mesonephros being mapped out by primary and then filled in by successive generations of secondary, tertiary etc. tubules, only short pieces of the whole mesonephros are formed from time to time with the definitive number of tubules. Since the tubules of the mesonephros and metanephros have very probably arisen, both phylogenetically and ontogenetically in response to a need for more excreting surface, it may be a matter of indifference from a physiological point of view which of these two modes is adopted.

c) The Glomus, Glomerulus and Vascular System.

The problems suggested by the vascular system of the Vertebrate renal organs are no less difficult than those suggested by the excretory tubules themselves. This fact sufficiently explains the confusion in which the student finds the whole subject of the glomerular apparatus of the pro- and mesonephros. The confusion has been largely brought about by the undue generalization of certain conditions first observed in the Amphibia. As Felix has recently shown (1897 b, p. 311 et seq.) Goette and Semon are largely responsible for conducting us into this maze of wrong conceptions concerning the morphological relations of the glomerulus. A "pronephric chamber" of the Amphibian pattern was saught and found by these authors where is never existed, and curiously enough both singled out *Petromyzon* as especially Amphibian in the structure of its pronephros.

Goette (1891, p. 57 and 60) finds the somatic and splanchnic layers of the *Petromyzon* embryo fusing under the anterior and posterior ends of the pronephros, and proceeds forthwith to homologize these structures with the folds which cut off the pronephric chamber in Amphibia from the general coelom, notwithstanding the fact, that, as he himself shows, neither of these folds have any demonstrable connection with the pronephros and are, moreover, converted into

structures of a very different nature; the anterior one being obliterated during the backward growth of the branchial chamber, while the posterior is really the rudiment of the vein between the sinus venosus and the body wall. But to use FELIX' facetious expression, the "Amphibienbrille" which GOETTE dons, is not nearly so opaque as that through which SEMON looked when he studied the pronephros of *Petromyzon* (1890), for he saw in the Cyclostome pronephros both the inner and outer funnels of *Ichthyophis*! His figure, except where it represents a single tubule provided with two funnels — which can only be an anomaly, since among all the pronephroi I have examined I have never seen anything like it — is a tolerably faithful representation of an actual section, but the statements in the text are full of prepossessions derived from his previous study of *Ichthyophis*. Although he says (p. 46) "zwar schnürt sich bei Ammocœtes (fig. 2) der dorsale, den Glomerulus führende Abschnitt der Leibeshöhle nicht von der übrigen Leibeshöhle ab", he adds, "aber eine gewisse Sonderung ist auch hier wie ebenfalls bei *Triton* unverkennbar". All this statement can possibly mean, as reference to SEMON's figure shows, is that the glomus hangs in the space between the inner surface of the pronephric lobe and the gut, but this space is in free communication with the remaining pericardial coelom, there being not the slightest trace of a partition between the two. He goes on to observe that the condition of the double funnels above alluded to, leads "ungezwungen zu den Verhältnissen bei *Ichthyophis*", but how this can be is an enigma which he does not attempt to solve. Finally he informs us that the pronephric glomerulus is "bekanntlich" metameric in its structure. This fact must have been too well-known to have seemed worth recording in the literature, for I can find no mention of it in the authors who have written on *Petromyzon*. I have myself taken pains to record it in the present paper.

In order that no Vertebrate, however remote from *Ichthyophis* in the scale of being, may lack glomerular cavities cut off from the coelom and provided with both inner and outer funnels, SEMON has recently taken another peep through the „Amphibienbrille", and this time he has singled out *Myxine*, a still more unfortunate object than *Petromyzon*, as events have proved. But it is needless to criticize his work further, since the recent publications of FELIX and MAAS must have convinced SEMON himself that his general conclusions on the glomerulus are quite untenable. These publications are worthy of consideration because they have really clarified and advanced our

knowledge of the glomus and glomerulus, albeit along different lines.

Felix (1897 a and 1897 b) has shown that the pronephric chamber of Salmonids and probably also of Ganoids, does not arise as Goette would have us believe as an abstricted portion of the body cavity proper, but as a dilatation in the pronephric tubule. Into this cavity the glomerulus is protruded. Hence the pronephric chamber of fishes is not the homologue of the Amphibian pronephric chamber. He concludes, therefore, that we must distinguish two very different types of pronephric chamber, one formed by the blind dilated termination of the pronephric tubule (with inner glomerulus), the other by a more or less complete abstriction of a portion of the true body cavity (with outer glomerulus, or glomus). To the former category belong the pronephric chambers of Teleostei, Ganoidei and probably *Ichthyophis*, the very form which led Semon to his generalizations, but of which he did not see the early developmental stages [1]). These considerations, as Felix demonstrates at some length, show that Semon's search up and down the Vertebrate phylum, for "inner and outer funnels" is utterly futile. In fact, the absence of "outer funnels" in Urodela shows that even the Amphibia will not fall within the general schema which he has so zealously attempted to establish.

To the two forms of the glomerulus recognized by Felix, a third may be added, viz. that which occurs in *Petromyzon*. Here the glomus hangs freely into the body cavity (pericardial coelom) instead of projecting into a more or less completely abstricted portion of the body cavity or into the dilated lumen of the distal end of the pronephric tubule. This simple condition in *Petromyzon* would seem to represent the most primitive of the three conditions. From it to the Amphibian condition the passage is easy and direct. The gap between the Amphibian and Teleost pronephric chamber is of a different character and both have probably arisen under very different phylogenetic conditions.

Both inner and outer glomeruli may change their form by fusion. In the former case the cavities in the closed tips of the pronephric tubules may become confluent and their enclosed glomeruli may unite to form a single compound glomerulus. Similarly, but with greater readiness, the metameric glomi may unite to form a single glomus.

---

1) Similar criticism may be applied to Wiedersheim's work on the crocodile and seaturtle.

Such a fusion appears to have taken place in *Petromyzon*, in which the multiple arterioles point to the former existence of at least three segmental glomi. In the case of the mesonephros only glomeruli are developed and these therefore correspond to only one of the three modes recognized in the pronephros, viz. to the formation of a chamber by dilatation of the lumen of a tubule and the protrusion into it of the capillary tuft. Hence the pronephros may exhibit either true glomeruli, or glomi, the mesonephros glomeruli only.

While FELIX' observation and criticism have been decidedly destructive of certain false generalizations, they can hardly be said to have any very great constructive value. They leave us without an explanation, as he himself says (1897a, p. 596): "In welchen Momenten die Ursache für die Bildung des innern oder des äussern Glomerulus zu suchen ist, ist mit Bestimmtheit wohl niemals anzugeben." But unexpected and brilliant light has been shed over the whole subject of the glomus and glomerulus by MAAS' study of the young *Myxine*. It comes as a relief after the fruitless controversy of SEMON, SPENGEL and FELIX, who based their diverse interpretations on the anatomy of the adult *Myxine* and PRICE's fragmentary researches on the embryos of *Bdellostoma*. MAAS' researches furnish material for an entirely new conception of the glomerulus. The antithesis between glomus and glomerulus, strongly suspected by VAN WIJHE and others, and expressed in the names which he applied to these structures, may prove to be a true morphological distinction. According to MAAS the glomus is the homologue of one or more of the capillary nets found by BOVERI investing each nephridium in Amphioxus. These capillary nets are supplied by metameric arterioles from the aorta. In the Craniote they return their blood to the cardinal veins. Since, as MAAS has shown, there is every reason to suppose that in *Myxine* the pronephric duct is the modified pronephros of the trunk region behind the pronephros *sensu stricto*, the net-work of capillaries investing the glandular pronephric duct is serially homologous with the metameric capillary nets belonging to the pronephric tubules. Even in the trunk region MAAS has recognized traces of a metameric arrangement of the net-work enveloping the duct. The mesonephric tubules, however, have acquired a second series of vascular structures of a more specialized form, the metameric glomeruli, which are intercalated in the course of the nephric arterioles before these vessels spread out to form the capillary nets. The glomus of the typical Craniote pronephros is interpreted by MAAS in

the following manner (p. 502): "Ich sehe daher in dem Glomus eine secundäre, erst mit der Umformung der Vorniere eintretende Bildung, die sich dann in der schnell vorübergehenden Entwicklungsgeschichte anderer Vornieren als letzter Rest des segmentalen Gefässnetzes noch erhalten und zur bisherigen Definition der Vorniere Anlass gegeben hat." And he goes on to sum up the distinctions between the pro- and mesonephros as follows[1]: "Als charakteristisch für eine Vorniere im ursprünglichen Sinn ist danach nicht ein Gefässknäuel und ihm gegenüber liegende Trichtercanälchen im Cölom anzusehen, sondern einzelne segmentale Canälchen, die im Cölom beginnen, von je einem lacunären Gefässnetz begleitet werden und die zuerst einzeln, dann durch Vereinigung zu einem Sammelgang nach aussen münden.

Für die Urniere dagegen ist die Bildung besonderer Glomeruli charakteristisch, die in dem Verlauf der Canälchen selbst eingesenkt sind und aus denen die wässrigen Stoffe abgezogen werden."

In *Myxine*, therefore, there are strong grounds for believing that the glomerulus and glomus, like the pro- and mesonephric tubules, are dyshomologous structures, since both may coexist side by side in the same segments. When we come to apply Maas' conclusions to *Petromyzon*, we find that there is no great difficulty. The pronephric glomus, although a multisegmental structure and altogether independent of the tubules is probably traceable phylogenetically to the same structure as the pronephric capillary nets of *Myxine* and the lacunar nets of Amphioxus. At present the glomus of *Petromyzon* would seem to be concerned mainly in secreting the pericardial fluid while the vascular relations of the pronephric tubules are with the anterior cardinal vein in which they are embedded. Perhaps the taking on of this vascular relationship has led to the emancipation of the glomus. In the case of the mesonephros the conditions are essentially the same as those of *Myxine*: the tubules are supplied with glomeruli by arterioles from the aorta and the blood leaving the vascular tufts is spread out in an extensive net-work of capillaries investing the regional homologue of the pronephric tubules, the pronephric duct. The very similar condition of the vascular net-work in *Myxine* was long ago elucidated by Wilhelm Müller (1875). The young *Myxine* differs from the young *Petromyzon*, or Ammocœtes, in having the pronephros separated from the pronephric duct of the mesonephric region, some of the pronephric tubules being aborted in the intermediate space.

1) Spacing in the original.

In *Myxine* the capillary nets belonging to these aborted tubules are retained, however, and fuse to form the glomus, which lies behind the pronephros. The nets of the functional pronephric tubules appear to have fused with one another to form a peculiar lymphoid strand, the "strittiges Gewebe" of the late SPENGEL-SEMON controversy. In *Petromyzon* conditions are much simpler. The glomus lies at the same level as the four or five pronephric tubules and appears to belong to at least three of the segments which originally gave rise to the tubules. There is no "strittiges Gewebe".

Passing to a consideration of the Gnathostome glomus and glomerulus graver difficulties are encountered. These are not apparent in the Selachians, because they have no distinct glomerular structure associated with the pronephros, but in Ganoidei, Teleostei, Gymnophiona and Reptilia, a serious difficulty may exist if we accept FELIX' view that the glomerulus of these forms is invaginated into the tubule itself, thus bearing the same relations to the pronephric tubule that is borne by the glomerulus to the mesonephric tubule. The views of FELIX and MAAS may both be true, but on this supposition, we must conclude, either that the retiform glomus of the primitive pronephric tubule has become invaginated into the tubule to form a structure indistinguishable from a mesonephric glomerulus instead of emancipating itself from the pronephros and depending freely into the body cavity, or that the socalled pronephric tubules of the bony fishes are not pronephric tubules at all but modified mesonephric tubules! It is perhaps easier to seize the former horn of the dilemma, but the latter is not so remote as it may appear at first sight. In FELIX' minute account (1897b) of the pro- and mesonephros of the Salmonid several facts suggest that there may be no great fundamental difference between the formation of the pro- and mesonephros. This is also borne out by FELIX' general conclusions. The mesonephric tubules are budded off from the pronephric duct, and I have already suggested that in this case we must suppose that the pro- and mesonephros are cut off from the mesoderm together and afterwards dissociated. Why may not a similar explanation apply to the pronephros which FELIX describes and figures as arising from both somatopleure and splanchnopleure, an origin incompatible with that of a typical pronephros, which should originate from the former layer only, but quite comprehensible, if we suppose that the pro- and mesonephric material is here, too, combined at the outset. On this supposition a true pronephros *sensu stricto* would be absent in the Teleost and the

tubules which FELIX designates as such would be precociously developed mesonephric tubules provided with true glomeruli. We could perhaps go even a step further and doubt whether what SEMON calls the pronephros of *Ichthyophis* is really such. Certainly he did not study its origin for he did not have the requisite stages, and until these have been studied such an extensive pronephros in an Amphibian may well excite our suspicions.

Concerning the more fundamental question of the origin in the embryo of the blood-vessels and blood-corpuscles, a subject which naturally presents itself to the investigator who concentrates his attention on the center of the Vertebrate body while studying sections of the urinogenital organs, I may be permitted to give my own conclusions briefly, without attempting to discuss the vast literature of this vexed subject. The blood-vessels arise in the embryo *Petromyzon* in the entoderm and mesoderm as spaces without endothelial walls. The plasma, which alone first circulates in these spaces, probably comes from the yolk. The blood corpuscles certainly arise from the entoderm and migrate out into the vessels, which at this stage are like primitive lymph-vessels in that they have no endothelium. This as well as the endocardium are formed by certain of the migrating and amoeboid blood-corpuscles settling down on the walls of the cavities, flattening themselves out and becoming fitted together at their edges. The conditions in *Petromyzon*, except that the blood-corpuscles do not, in the first instance at least, arise from the mesoderm, suggest those observed by WENCKEBACH (1886) in the living Teleost (*Belone*) embryo: "Man sieht deutlich, wie die Zellen, namentlich des Mesoblasts, selbständig mittelst amöboider Bewegungen und oft ausserordentlich langen protoplasmatischen Fortsätzen sich im Körper des Embryo und auf dem Dotter bewegen und nach bestimmten Stellen kriechen, als handelten sie mit Willen und Bewusstsein. Bei der Anlage der Endothelzellen des Herzens und der grossen Gefässe des *Belone*-Embryo spielen diese wandernden Zellen eine grosse Rolle." In regard to the question as to whether the blood-vessels originate *in situ* or by immigration, I agree with FELIX only so far as the mesodermal walls are concerned, when he writes (1897 b, p. 365): "Ich selbst kann zufügen, dass der Glomerulus der Hühnervorniere zunächst unabhängig von der Aorta in loco entsteht. Ich kann weiter behaupten, dass Stammvene, Venenplexus der Vorniere, das Eigengefäss des Glomerulus und damit die A. mesenterica, die Aorta bei Salmoniden in loco entstehen. Ueber die Anlage des Herzens und der

V. subintestinalis bin ich noch nicht zu sicherer Entscheidung gelangt, doch glaube ich, dass beide gleichfalls in loco entstehen." Thus the view which I hold is intermediate between the well-known view of His and that of Felix: in *Petromyzon* the endothelia, blood-corpuscles and plasma have wandered in from the entoderm, but the muscular and connective tissue elements of the vascular walls are derived *in situ* from the mesoderm, and are laid down before the immigration of the corpuscles takes place. The conditions in *Petromyzon* appear to me to be so clear and unequivocal that I believe the origin of the blood and endothelia from the entoderm must stand, no matter what view is adopted in regard to the origin of these structures in other Vertebrates. In this matter the "Amphibienbrille" has not distorted the observations of Goette. I am also convinced that the lumina of the blood-vessels in *Petromyzon* are derivatives of the primitive body cavity (blastocœle) and not of the coelom. These cavities may appear, as in the case of the subintestinal vein, in a region on the lower surface of the entoderm not yet reached by the down-growing mesoderm, so that a coelomic origin is necessarily excluded.

d) Some Relations between the Renal Organs of Vertebrates and Invertebrates.

The epoch-making work of Rückert on Selachians, together with the studies of other recent authors on the nephric systems of Vertebrates, establishes the fact that the pro- and mesonephros are not serially homologous portions of a primitive homonomous series of nephridia, but more or less complete and, in some forms, even overlapping portions of two different series of metameric nephridia, arising from different regions of the mesodermal walls of the body cavity. The recent work of Maas, together with the observations embodied in the present paper tends still further to confirm this conclusion. It seems obvious, moreover, that the second and more dorsal series of nephridia, constituting the mesonephros, made its appearance in the ancestral Craniote, since they are not represented in existing Acrania. That the single series of nephridia existing in the latter group is the homologue of the Craniote pronephros *plus* the pronephric duct is established by the researches of Boveri and Maas, and it will be conceded that if any homologues of the nephridia of Amphioxus exist among Invertebrates, they are probably the nephridia of Annelids and not those of Plathelminths, as eminent authority once maintained.

While subscribing to the view that the pronephridia of Vertebrates are homologous with Annelid nephridia, I would, nevertheless point out one striking difference, not specially noted hitherto, between the renal organs of the two phyla. This is a peculiarity in the ciliation of the nephrostomes, or funnels both in the pro- and mesonephros. In Vertebrates each cell in these portions of the tubules bears but a single powerful flagellum, whereas in Annelids the free surface of each cell is covered with a great number of delicate cilia. The uniflagellate condition of the funnel cells in Chordata has been described and figured for Amphioxus (Boveri), *Myxine* (Maas), *Petromyzon* (in this paper), *Acipenser* (Jungersen), *Ichthyophis* (Semon), *Crocodilus* and *Chelone* (Wiedersheim); I may add that I have also seen it in Urodeles (*Amblystoma, Diemyctylus* and *Spelerpes*). The single flagellum, when seen under a high magnification appears to consist of a number of agglutinated cilia, and may have arisen from a condition like that of the Annelid. Be this as it may, however, the wide spread and constant occurrence of this peculiarity indicates an antiquity which must reach back to the common ancestor of the Vertebrate phylum.

When we extend our survey of the renal organs to embrace not only the Annelids but the Arthropods and Mollusks as well, we are struck by an interesting developmental analogy with the Vertebrates. We find that the renal organs of members of all these various groups illustrate in a somewhat similar manner the principle of the substitution of organs. The embryo or larval Annelid starts with a transitory "head-kidney" which recalls the permanent renal system of Plathelminths. For this "head-kidney" the metameric nephridia are substituted as development progresses. Similarly in the Mollusk tubular "Urnieren" are developed in the cephalic region and these afterwards give way to the true excretory organs of the trunk. In Insects (Orthoptera, Odonata, Hymenoptera) the Malpighian vessels, few in number in the embryo, are subsequently supplanted or, at any rate, reinforced by a great number of postembryonic vessels (see Wheeler, 1893, p. 547). In Vertebrates, finally, the substitution of a mesonephros for the pronephros in nearly all adult Anamniote Craniota, and the further substitution of a metanephros for the mesonephros in all adult Amniota, is often cited as a splendid instance of the substitution of organs. Indirectly the analogous substitutions here referred to tell against the views of Balfour, Field and others, who

believe that the mesonephric tubules are serial homologues of the pronephric tubules.

In the above cited cases of substitution, both in Invertebrates and Chordata, the new systems that replace the old obviously arise in response to a need for more excreting surface — a need, which, during the phylogeny, may have acted as the same stimulus that still appears to call forth additional tubules during the ontogeny, viz. the growth of the organism in size. The excreting surface increases in a kind of geometric proportion like the increase in the bulk of the animal. In Vertebrates this is brought about, as Rabl (1896) has shown, by a decrease in the calibre together with an increase in the number and length of the tubules substituted in each successive generation. Thus the tubules of the mesonephros are more numerous, of smaller calibre, and longer than those of the pronephros, and the tubules of the metanephros exhibit in turn a still higher degree of development along the same lines. We may, perhaps, explain the peculiar multiplicity of funnels in the pronephric tubules of Amphioxus and Myxinoids as brought about by a need of greater excreting surface in these animals before the mesonephros made its appearance in the phylogeny as a better adaptation to the same end. In the embryo of Amphioxus and Myxinoids the nephridia are very probably simple tubules with a single opening like those at the extreme anterior and posterior ends of the pronephric series in the adult of the former animal. The subsequent development of several nephrostomes with a concomitant branching of the tubule are sufficient to supply the need for more excreting surface in a small Chordate like Amphioxus. In *Myxine* the same method of supplying the need was first adopted but, proving insufficient, an adventitious series of nephridia, the mesonephros, was called into existence. The mesonephridia, however, remained small and straight, while the pronephric duct, made up of confluent pronephric tubules of the primitive simple pattern, continued to function as of old. In *Petromyzon* the pronephric tubules have probably retained the single original funnel, and, in response to the need for more excreting surface, have simply lengthened and become convoluted instead of ramifying, while the mesonephros has taken on a much more complicated structure, developing piecemeal with the growth of the animal in the form of long, convoluted and slender tubules, far outnumbering the metameres. In all Gnathostomes the pronephric tubules have the simple primitive nephridial structure. They have either lost or have never developed multiple funnels.

The conditions which in the ancestral Craniote led to the abandonment of the paired nephropores in the ectoderm may, perhaps, be imagined. We may start with a form like Amphioxus, which has a fully developed atrial cavity, arising from an infolding of the ectoderm and receiving on either side the openings of the nephridia. This is the condition from which Boveri starts in his attempt to derive the pronephric ducts from the walls of the atrial chamber, an explanation which subsequent researches fail to confirm. Given, however, the atrial chamber and the simple conditions of the nephridia and reproductive organs of a form like Amphioxus, we may perhaps suppose that the following changes came about. The atrial chamber may have been used as a brood-pouch for storing or rearing the ova, a condition still found among certain Tunicates (*Clavellina*, Synascidia). The great number of ova accumulating periodically in the atrium may, for obvious reasons, have rendered that cavity, at least the greater portion of it, less desirable as a place of opening for the excretory organs. Some other means would have to be resorted to, and may have been found in the fusion of the pronephric tubules with one another, and the obliteration of all but a single pair of openings at the posterior end of the atrial cavity. These openings were subsequently shifted to the cloaca. Perhaps the Selachians still show the backward movement ot these ectodermal openings in their unique development of an ectodermal duct, but if this be the case, we have in the shark the retention of a very ancient condition long after all traces of the atrial chamber have disappeared from the ontogeny of the Craniote. Not only have the nephropores moved back to open into the cloaca, but there is also a pronounced tendency as we ascend the Vertebrate phylum to shift the position of the pro-meso- and metanephros further and further back so that their conduits become relatively shorter and shorter. In Cyclostomes the pronephric funnels open into the pericardium, in the Ichthyopsids somewhat further back. In sharks, finally, the excretory portion of the mesonephros, which some investigators have homologized with the metanephros of Amniotes, lies in the extreme posterior portion of the body cavity.

Pari passu with the phylogenetic and ontogenetic caudalization — if I may use such an expression — of the nephric system, the Gnathostome reproductive organs show an increasing tendency to become inplicated with the excretory organs. This association of

two originally discrete systems of organs may have been brought about after the abolition of the atrial cavity. Then the gonadic pouches instead of dehiscing directly through the skin of the animal, as is still the case in Amphioxus, allowed their products to escape into the body cavity and pass out through the abdominal pores, openings of unknown morphological origin. This is the stage still retained in Cyclostomes. The conditions which led to the present condition in Gnathostomes, in which the gonads utilize portions of the nephric system as conduits, are at present inscrutable, and speculation is of little avail till the morphology of that neglected structure, the Müllerian duct has been subjected to careful comparative study throughout the Gnathostome division. I can see no force in the reasons adduced by Semon (1892, p. 178) for regarding the separation of the reproductive and excretory systems in Cyclostomes as secondary; concerning the manner in which the connection may have been brought about in the Gnathostomes, Semon's speculations are, perhaps, as good as any that have been advanced.

e) Some General Remarks on the "Gonotome" of Vertebrates.

Returning in conclusion to a consideration of the reproductive organs, we find considerable difference of opinion respecting the existence of a true gonotome in Vertebrates. The term gonotome (gononephrotome of Rückert, 1888, p. 205) was introduced by Van Wijhe, who says (1889, p. 466): „Den Ausdruck Gonotom entnehme ich der Arbeit von Rückert, in welcher von Gononephrotom die Rede ist. Rückert's Entdeckung, dass die Geschlechtsdrüsen also segmentirt auftreten, ist wichtig in Hinblick auf Amphioxus, welches Thier also auch in der Anordnung jener Drüsen bleibend einen Zustand repräsentirt, der bei höhern Organismen nur in Entwicklungstadien gefunden wird." This attempt to trace the reproductive organs of Craniota back to a metameric condition in the embryo has been repudiated by Minot (1894) who makes the statement that the large clear cells designated primordial ova (Ureier) by Rückert, Van Wijhe and others, are nothing more nor less than dividing cells without any necessary relation to reproduction. He believes that their peculiar appearance and large size are thus explained! The absurdity of this view has been condignly criticized by Rabl (1896), who, however, agrees with Minot to the

extent of denying the existence of metamerism in the sex-cells of the Selachians.

When we consider in a general way the whole subject of the primitive sex-cells in Vertebrates, two questions may be asked. First, is it a fact that these elements have a metameric arrangement in the embryos of any existing Gnathostomes and second, is the use of the term gonotom justifiable in phylogenetic speculation, even if no such arrangement can be recognized? To the former question I should give a negative, to the latter an affirmative answer.

First, taking into consideration the reproductive cells in the Amphibia (*Bombinator*) as described by GOETTE (1878), in *Petromyzon* (GOETTE and myself), Selachians (RÜCKERT and Miss GREGORY) and in some Teleostei (*Cymatogaster* e. g. as described by EIGENMANN in a series of interesting papers, 1891, 1894 and 1897), we observe that the sex-cells can be recognized before or during the formation of the middle germ-layer. In *Cymatogaster* according to EIGENMANN (1897, p. 166): "The sex-cells are segregated very early, before any protovertebræ are formed. Judging from their size they are segmentation cells of the fifth generation or there abouts." In *Petromyzon*, as I have shown, the sex-cells can be recognized in the entoderm before the mesoderm is completely formed, and only later come to lie in the middle germ-layer. They are certainly recognizable at a time and in a position that fail to support the view that they are metameric. In Urodeles (*Amblystoma*, *Diemyctylus* and *Spelerpes*), as I have myself observed, the conditions are very similar to those in Anura and *Petromyzon*. In the majority, if not in all, of the forms above mentioned the yolk is retained in the sex-cells long after it has disappeared from the other cells of the embryo. It is this long retention of the yolk together with their larger size which enables one to recognize the sex-cells at so early a stage, and has led GOETTE (1891) to make the following generalization: "es wird dadurch meine schon bei jener frühern Gelegenheit (1878) nachdrücklich verfochtene Ansicht unterstützt, dass die Vererbung nicht vom fertigen Mutterthier aus auf die erst in ihm entstandenen Keime, sondern von einem Keime direct auf die nächste Generation von Keimen erfolge." Whatever be the truth of this generalization, it is obvious that certain more modest conclusions seem to follow more immediately and naturally from the data above recorded. It is obvious that when we speak of the early differentiation of the sex- or germ-cells, we really mean the early differentiation of

the somatic cells. The germ-cells appear different because they are inert, dividing very slowly or not at all. This accounts for their larger size, and the retention of yolk granules in their cytoplasm. This inertia is clearly shown in *Cymatogaster*, of which EIGENMANN says (1897, p. 166): "The number of (sex-)cells originally segregated (9—23) remains unchanged from the time of their segmentation till the larva has reached a length of 7 mm except that four of them are lost, two in the gill-region and two in the middle of the body." The most natural explanation of this singular inertia on the part of the sex-cells is to be found in the fact that the ova and spermatozoa are usually the last elements to be required in the ontogeny of the animal, and the energy of development is first entirely confined to the division and differentiation of the somatic cells. It may well be the case that the number of cell generations from the time of segmentation to the formation of a ganglion cell, gland cell or other somatic element, is not greater than the number leading to the formation of the spermatozoon, but the divisions are for obvious reasons hastened in the one case and delayed in the other. It is this difference in the rate of division which brings about the early "differentiation" of sex-cells so common in certain Invertebrates and lower Vertebrates.

Does the fact of the early segregation of the sex-cells prove that the ancestors of the Vertebrates did not have metameric sex-organs, or gonads? I think not, for first in Amphioxus (1892 b) the sex-cells, so far as known, are not apparent till they appear in certain definite portions of the coelomic walls as metameric structures. To these circumscribed and homodynamous regions of the coelomic walls the name gonotome is perfectly apposite. That it is a primitive arrangement is shown by the same condition of the sex-cells in Chætopods and certain Insects, the former group having, in my opinion, transmitted this arrangement both to the Chordata and the Arthropoda. The two conditions of the sex-cells in Vertebrates — the metameric in Acrania and the ametameric in Craniota — are paralleled in the Insecta. Here, too, certain primitive forms like the Orthoptera, show the sex-cells, when they first appear, lying in the walls of the mesoblastic somites, and hence metameric, but in several of the more specialized Insects like the Diptera, the segregation of the sex-cells has been pushed back into the very early cleavage stages. The principle of retardation, or inertia, above alluded to, stepping in at very different times in the development of different Insects and Verte-

brates would seem to account for the difference in the stages in which we are able to recognize the earliest indications of sex-cells in the ontogeny. It may be added that this conservatism in the sex-cells is not only apparent in such superficial characters as size and prolonged retention of yolk, but also in the structure of the nucleus, e. g. the retention of four chromatin loops of the primitive form in the sex-cells of the embryo *Ascaris*.

The Hull Zoological Laboratory,
University of Chicago, March 20th, 1899.

Literature.

1898. Ascoli, M., Sur l'hématopoèse chez la Lamproie, in: Arch. Ital. Biol., V. 30, p. 270—277, 1 plate.

1881. Balfour, F. M., A treatise on comparative embryology, London, 2 Vols., Macmillan and Co.

1896. Bergfeldt, Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans, in: Anat. Hefte, Heft 21.

1867. Bert, R., Notes sur quelques points de la physiologie de la lamproie (Petromyzon marinus Linn.), in: Ann. Sc. nat., (5 sér.) Zool., V. 8, p. 371—373.

1892. Bizzozero, G., Sulle ghiandole tubulari del tubo gastroenterico e sui rapporti del loro epitelio coll' epitelio di rivestimento della mucosa, Note V, in: Atti Accad. Sc. Torino, V. 27, p. 14—34.

1892 a. Boveri, Theodor, Die Nierencanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., p. 429—507, tab. 31—35.

1892 b. —, Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus, in: Anat. Anz., V. 7, No. 6.

1877. Braun, Max, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien entwicklungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 4, p. 113—228, tab. 5—10.

1891. Bujor, P., Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocœtes branchialis en Petromyzon, in: Rev. Biol. Lille, 3. Année, p. 301—315, 325—339, 365—390, 417—426, 474—486, tab. 6—9; 4. Année, p. 41—64, tab. 1—2.

1894. Claypole, A. M., The enteron of the Cayugo Lake lamprey, in: Proc. Amer. micr. Soc., p. 125—164, tab. 3—10.

1887 a. Cunningham, J. T., The nephridia of Lanice conchilega Malmgren (Prelim. Notice), in: Nature, V. 36, p. 162—163.

1887 b. —, On some points in the anatomy of Polychæta, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 28, p. 239—278, tab. 17—19.

1891. Eigenmann, C. H., On the precocious segregation of the sex-cells in Micrometrus aggregatus Gibbons, in: Journ. Morph., V. 5, 1891, p. 481—492, tab. 31.

1894. Eigenmann, C. H., On the viviparus fishes of the Pacific coast of North America, in: Bull. U. S. fish Comm., 1892 (1894), p. 381—478, tab. 92—118.
1897. —, Sex differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster, in: Arch. Entw. Mech., V. 4, p. 125—179, tab. 1—6.
1891. Felix, W., Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens, in: Festschr. Nägeli u. Kölliker, Zürich.
1895. —, Ueber die Entwicklung des Excretionssystems der Forelle, in: Anat. Anz., V. 10, Ergänzungsheft, p. 147—152.
1897 a. —, Die Price'sche Arbeit: Development of the Excretory organs of a Myxinoid (Bdellostoma stouti Lockington) und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwicklung des Harnsystems, in: Anat. Anz., V. 13, No. 21—22, p. 570—599, figs. 11.
1897 b. —, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden, in: Anat. Hefte, p. 251—466, tab. 34—41.
1891. Field, H. H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 21, No. 5, p. 201—340, tab. 1—8.
1892. —, Ueber streng metamere Anlage der Niere bei Amphibien, in: Verh. D. zool. Ges., p. 113—117.
1894. —, Sur la développement des organes excréteurs chez l'Amphiuma, in: CR. Acad. Sc. Paris.
1897. Franz, R., Ueber die Entwicklung von Hypochorda und Ligamentum longitudinale ventrale bei Teleostiern, in: Morph. Jahrb., V. 25.
1877. Fürbringer, M., Zur Entwicklung der Amphibienniere. (Inaug.-Diss.). 3 Taf. Heidelberg.
1878. —, Zur vergleichenden Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten, in: Morph. Jahrb., V. 4.
1893. Gage, S. H., The Lake and Brook lampreys of New York, especially those of Cayuga and Seneca Lakes, in: Wilder Quarter Century Book, Ithaca, p. 421—493, tab. 1—8.
1886. Gage, S. H. and Meek, S. E., The lampreys of Cayuga Lake, in: Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc., V. 35.
1870. Gegenbaur, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie, Leipzig.
1878. —, Grundriss der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., Leipzig.
1898. —, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, V. 1, Leipzig.
1897. Giglio-Tos, E., L'ematopoesi nella lampreda, in: Accad. Sc. Torino, V. 32, p. 1—17, Plate 1.
1875. Goette, A., Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus), Leipzig.
1888. —, Ueber die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis, in: Zool. Anz., No. 275.
1890. —, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, Heft 5. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis), 1. Theil, Hamburg u. Leipzig.

1897. Gregory, E. R., Origin of the pronephric duct in Selachians, in: Zool. Bull., V. 1, No. 3, p. 123—129, 8 figs.

1874. Haeckel, E., Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig.

1868. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes, Leipzig.

1889. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien, in: Z. wiss. Zool., V. 48, p. 260—300, tab. 17—18.

1896. Jordan, D. S. and Evermann, B. W., The fishes of North and Middle America, Part 1, in: Bull. U. S. nation. Mus., Washington, No. 47, p. 10.

1893. Jungersen, H. F. E., Die Embryonalniere des Störs (Acipenser sturio), in: Zool. Anz. Jg. 16, No. 435 and 436, p. 464—472. 1 Fig.

1894. —, Die Embryonalniere von Amia calva, ibid. Jg. 17, No. 451, p. 246—252, 5 Figs.

1897. Klaatsch, H., Zur Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hypochorda, in: Morph. Jahrb., V. 25.

1888. v. Kupffer, C., Ueber die Entwicklung von Petromyzon Planeri, in: SB. Acad. Wiss. München, math.-phys. Cl., Heft 1, p. 71—79.

1891. Laguesse, E., Sur le développement du mesenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens (Acanthias), in: Soc. Biol., V. 3, No. 37, (sér. 9), p. 861—863.

1875. Langerhans, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri, in: Abh. naturf. Ges. Freiburg i./Br.

1897. Maas, O., Ueber Entwicklungsstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., p. 473—510, tab. 38—41.

1887. Meyer, E., Studium über den Körperbau der Anneliden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 7, 1888, p. 592—741, tab. 22—27.

1876. Meyer, Fr., in: Ctrbl. med. Wiss., No. 2.

1894. Minot, C. S., Gegen das Gonotom, in: Anat. Anz., V. 9, No. 7, 1894, p. 210—213.

1890. Mollier, S., Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien, in: Arch. Anat. Physiol., p. 207—235, tab. 11—12, 1890.

1845. Müller, Joh., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden oder Cyclostomen mit durchbohrtem Gaumen. Schluss: Untersuchungen über die Eingeweide der Fische, in: Abh. Acad. Wiss., Berlin 1842.

1875. Müller, Wilhelm, Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen, in: Jena. Z. Naturw., V. 9, p. 94—129, tab. 4—5.

1890 a. Nestler, Karl, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri (vorl. Mittheil.), in: Zool. Anz., Bd. 13, No. 325, p. 11—12.

1890 b. Nestler, Karl, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri, in: Arch. Naturg., Jg. 56, V. 1, p. 81—112, tab. 6—7.

1878. Nussbaum, M., Ueber die Niere der Wirbelthiere, in: SB. niederrhein. Ges. Bonn.

1884. Parker, F. J., A course of instruction in zootomy.

1898. Prenant, A., Contributions à l'embryologie des Reptiles. I. Sur un organe des embryons de Reptiles comparable à l'hypochorde des Ichthyopsidés, in: J. Anat. Physiol., Année 34, No. 4, p. 434—462, tab. 10—12.

1896 a. Price, G. C., Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma stouti Lockington), in: SB. Acad. Wiss. München, math.-phys. Cl., V. 24, p. 69—74.

1897 b. —, Some points in the development of a Myxinoid (Bdellostoma stouti Lockington), in: Verh. anat. Ges., 10. Vers., Berlin 1896, p. 81—86.

1897. —, Development of the excretory organs of a Myxinoid (Bdellostoma stouti Lockington), in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., p. 205—226, tab. 16—17.

1896. Rabl, C., Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier (2. Fortsetzung der Theorie des Mesoderms), in: Morph. Jahrb., V. 24, p. 632—767, tab. 12—19.

1826. Rathke, H., Bemerkungen über den innern Bau der Pricke. Danzig.

1827. —, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. 4. Abth. Bemerkungen über den innern Bau des Querders (Ammocœtes branchialis) und des kleinen Neunauges (Petromyzon Planeri), in: Neueste Schr. naturf. Ges. Danzig, p. 66—102, tab. 2—3.

1888. Rückert, J., Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1888, Anat., p. 205—278, tab. 14—16.

1891. —, Entwicklung der Excretionsorgane, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 1, p. 606—695.

1895. Schaffer, J., Zur Kenntniss des histologischen und anatomischen Baues von Ammocœtes, in: Anat. Anz., V. 10, No. 22, p. 697—708, 6. Figs.

1879. Schneider, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, Berlin.

1856. Schultze, M., Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Gekrönte Preisschrift, Haarlem.

1880. Scott, W. B., Vorläufige Mittheilung über die Entwicklungsgeschichte des Petromyzon, in: Zool. Anz., 1880.

1881. —, Beiträge zur Entwicklung der Petromyzonten, in: Morph. Jahrb., V. 7, p. 101—172, tab. 7—10.

1887. —, Notes on the development of Petromyzon, in: Journ. Morph., V. 1, No. 2, 1889, p. 252—310, tab. 8—11.

1880. Sedgwick, A., Development of the kidney in relation to the Wolffian body in the chick, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 20, p. 62—83, tab. 6—7.

1890. Semon, R., Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über die Verbindung mit dem Genitalsystem, in: Anat. Anz., Jg. 5, p. 455—482. 8 Figs.

1891. —, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus, in: Jena. Z. Naturw., V. 26, p. 89—203, tab. 1—14.

1896. —, Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Festschr. Gegenbaur, p. 169—192, tab. 1—2.

1897 a. —, Das Excretionssystem der Myxinoiden, in: Anat. Anz., V. 13, No. 4—5, p. 127—137.

1897 b. —, Vorniere und Urniere, ibid. V. 13, No. 8—9, p. 260—264.

1878. Semper, C., Sind die Segmentalorgane der Anneliden homolog mit denen der Wirbelthiere? Eine Erwiderung an Herrn Dr. Fürbringer, in: Morph. Jahrb., V. 4, p. 322—327.

1887. Shipley, A. E., On some points in the development of Petromyzon fluviatilis, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 27, p. 325—370, tab. 26—29.

1876. Spengel. J. W., Das Urogenitalsystem der Amphibien, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 3, p. 1—114, tab. 1—4.

1897 a. —, Die Excretionsorgane von Myxine, in: Anat. Anz., V. 13.

1897 b. —, Semon's Schilderung des Mesonephros von Myxine, ibid. V. 13.

1896. Stöhr, Ueber die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temporaria, in: Morph. Jahrb., V. 23.

1889. Van Wijhe, J. W., Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: Arch. mikr. Anat., V. 33

1890. Vialleton, L., Développement post-embryonnaire du rein de l'Ammocète, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 111, p. 399—401.

1894. Vogt, Carl und Emil Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Braunschweig 1889—94, V. 2, p. 466.

1886. Wenckebach, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische, in: Arch. mikr. Anat., V. 28.

1893. Wheeler, W. M., The primitive number of Malpighian vessels in Insects, in: Psyche, p. 457—460, 485—486, 497—498, 509—510, 539—541, 545—547, 561—564.

1890. Wiedersheim, R., Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten, in: Arch. mikr. Anat., V. 36, p. 410—468, tab. 16—18.

Description of the Plates.

Plate 1—7.

Reference Letters.

ao aorta
bl blood corpuscles
c heart
ca corpus adiposum
cc central canal
cd collecting duct
ch chorda
ch.s chorda sheath
coe coelom (myocœle and splanchnocœle)
cpl cutis plate
cv cardinal vein
d pronephric duct
ec "Ersatzzelle"
ect ectoderm
end endothelium of bloodvessels
ent entoderm
ff dorsal fin-fold
gla glomerular artery
glv glomerular vessel
gom reproductive cells
int lumen of intestine
lm parietal mesoderm
m middle plate
mc myocomma
mes mesonephric tubule
mes.b band of peritoneum giving rise to mesonephric tubules
mes.f mesonephric funnel
mpl muscle plate
ms mesoblastic somites
my myotome
n neural tube
p somatic layer of nephrotome
pg pigment
pron[1], *pron*[2] *etc.* 1st, 2nd etc. pronephric tubules
pron.f pronephric funnel
pron.gl glomus (pronephric glomerulus)
pt peritoneum
sch sub-chorda
scl sclerotome
scs sub-cardinal blood sinus
spl splanchnopleure
som somatopleure
sp.v spiral valve
vf ventral fin-fold (?)
vs venous sinus (enclosing pronephric duct)
x lateral boundary of mesoderm and entoderm
y boundary between segmented and unsegmented mesoderm
z boundary between myotome and nephrotome.

Plate 1.

Fig. 1. Stage 1. Cross-section through the middle of the body before the formation of somites and the formation of the pronephros or its duct; showing the somatic and splanchnic layers of the mesoderm, distinct medially but passing over into the entoderm laterally. The neural canal and the myocœle and splanchnocœle are indicated.

Fig. 2—8. Stage 2. Seven successive cross-sections through two somites in front of the middle of the trunk. Fig. 2 from a section through the extreme anterior edge of the first somite. Fig. 3 before the middle, Fig. 4 through the middle, and Fig. 5 through the posterior portion of the same somite. Figs. 6, 7 and 8 pass through the second somite, the first through its anterior portion, the second through the middle, and the last through its extreme posterior portion. These sections show metamerism not only in the somite proper but in the lateral mesoderm which contains a dilatation of the cœlom [nephrocœle (*cœ*)].

Fig. 9. Stage 3. Transverse section through the region of the second pronephric tubule which is indicated only by an enlargement of the cœlom (*cœ*) and a slight thickening of the somatic wall of this cavity (*pron*). In this embryo there were three of these openings (nephrocœles) in three successive segments.

Plate 2.

Fig. 10—24. Stage 3. Fifteen successive "cuneate" sections. Showing the duct arising from small but distinct tubules. Fig. 10 begins just back of the pronephric segments. The communication of the tubules with the coelom is shown in Figs. 10, 17 and 24. The other sections show the aborting tubules separated more or less from the underlying somatic layer. One section has been omitted between Figs. 16 and 17.

Fig. 25. Stage 2. Frontal sections through the medullary tube (*n*), showing the segmentation of the mesoderm. It is through two successive somites such as those here figured that the sections represented in Figs. 2—8, Plate 1 pass. The constrictions at *z* separate the myotome with its enclosed myocœle from the nephrotome with the enclosed nephrocœle which is also distinctly segmented.

Fig. 26. Stage 3. Frontal sections showing the segmental origin of the six pronephric tubules, and their tendency to occupy less space then six segments.

Fig. 27. Stage 3. Sagittal section through an embryo from the lot represented in the preceding figure. Here, too, six pronephric tubules are shown together with the formation of the collecting duct (*cd*) and the anterior end of the pronephric duct (*d*).

Plate 3.

Fig. 28. Stage 4. Cross-section through the pronephros (*pron.f*) and the heart (*c*). The right collecting duct is enormously distended with liquid.

Fig. 29. Stage 4. Cross-section through the same region of a normal embryo. There is no blood as get. This section shows the aorta and glomus forming (*ao* and *pron.gl*). The sclerotome elements (*scl*) have made more progress in their dorsal migration between the myotome on the one hand and the chorda and neural tube on the other.

Fig. 30. Stage 2. Sagittal section through the whole pronephros showing five tubules of the typical relative length. The organ has contracted so that it occupies the space of only three and one half myotomes.

Fig. 31. Stage 3. Sections through the pronephric tubule showing its relations to the body cavity and peritoneum.

Fig. 32. Stage 3. Second section beyond that represented in Fig. 31. This section cuts the collecting duct (*cd*) and grazes the orifice of a pronephric funnel (*pron.f*). Both in this and the preceding figure the sub-chorda is still distinct and the sclerotome element are beginning to migrate (*scl*).

Fig. 33. Stage 3. Cross-section through the posterior end of an embryo. The pronephric duct (*d*) has not yet separated from the somatic mesoderm and still has no lumen. Lateral to it the large yolk-laden reproductive cells (*gon*) lie embedded in the mesoderm.

Fig. 34. Stage 2. Through the same region as that of the preceding section. The pronephric duct has not yet made its appearance and the reproductive cells (*gon*) are less distinctly separated from the entoderm.

Fig. 35. Cross-section of pronephric tubules from an Ammocœtes 9,5 cm long (stage 20) showing the striated surfaces of their glandular cells and the "Ersatzzellen" (*ec*).

Fig. 36. a Longitudinal and b cross-section of a pronephric funnel for the same Ammocœtes.

Plate 4.

Fig. 37. Stage 3. "Cuneate" transverse section, being the seventeenth section in front of the pronephros and in the branchial region, showing the sclerotome (*scl*) as a hollow diverticulum and an aborted diverticulum of the somatic mesoderm (*som*) corresponding in position and appearance to the young pronephric tubules further back.

Fig. 38. Stage 3. Cross-section through a pronephric diverticulum showing its origin in the thickened somatic layer.

Fig. 39. Stage 3. Cross-section through the fourth pronephric tubule (*pron*) showing the sclerotome (*scl*) arising as a hollow diverti-

culum as in the more anterior section represented in Fig. 37. This is from a slightly older embryo than that of Fig. 38.

Fig. 40. Stage 4. Sagittal section of the right pronephros. The pronephric tubules have lengthened and have become more attenuated. The collecting duct (*cd*) uniting the five tubules is clearly seen. The second and third pronephric funnels are acquiring cilia.

Fig. 41. Stage 4. A combination of two successive sagittal sections representig the pronephros and anterior end of the pronephric duct. In this embryo the collecting duct was distended with liquid. The arrangement of the five tubules is essentially the same as that of Fig. 40.

Fig. 42—43. Stage 4. Two successive cross-sections to show the openings of the pronephric duct (*d*) into the posterior portion of the intestine (*int*). Both sections show the huge yolk-laden reproductive cells (*gon*) in the mesoderm lateral to the duct.

Plate 5.

Fig. 44. Stage 10. Cross-section through the left pronephros. The glomus is distinctly formed and supplied by a vessel from the aorta (*gla*). The tubules of the pronephros (*pron*) have become contorted, their funnels ciliated (*pron.f*).

Fig. 45. Stage 6. Cross-section through the posterior portion of the body, showing that the reproductive cells (*gon*) from either side move from their lateral position towards the median line under the pronephric duct (*d*) (conf. Fig. 42 and 43).

Fig. 46. Stage 12. Cross-section through the middle of the body. The two rudiments of the reproductive organ have met and fused in the middle line below the aorta.

Fig. 47. Stage 11. Parts of a cross-section through the middle of a young embryo showing the reproductive rudiment just after the two halves have fused. The intestinal and reproductive cells still contain yolk granules and the spaces in the tissues on either side between the aorta (*ao*) and the cardinal vein (*co*) are filled with a substance resembling liquified yolk.

Fig. 48. Cross-section of pronephros of an Ammocœtes 9,5 cm long (stage 20). In this figure two sections have been combined, one containing the glomus and part of its artery.

Fig. 49—51. Reconstructions of the pronephros in stages 4, 5 and 7. The first funnel is obliterated. The convolutions of the tubules of Fig. 51 are not all in the plane of the paper as represented.

Plate 6.

Fig. 52—57. Stage 16. (*Petromyzon marinus dorsatus*, 15 mm long) Various portions of the nephric fold containing the pronephric

duct (*d*) and showing successive stages in the formation of the mesonephric tubules. For explanation see text. The sections are drawn under Zeiss $^1/_{12}$ im., Oc. 2.

Fig. 58. Stage 15. (*Petromyzon marinus dorsatus*, 12 mm long.) Section showing the formation of a mesonephric tubule.

Fig. 59. Stage 20. (Ammocœtes, 9,5 cm long.) Portion of a sagittal section of the mesonephros showing the elongated glomerulus (*mes. gl*), numerous mesonephric funnels and tubules and the glandular pronephric duct (*d*) enclosed in a vascular network (*vs*). The openings of the tubules into the duct are not cut in this section.

Fig. 60. Stage 20. Sagittal section from the developing mesonephros of the Ammocœtes represented in Fig. 59, just behind the last completely developed tubules. Clusters of young tubules derived from the peritoneal epithelium are seen converging in groups of three and five to perforate the walls of the pronephric duct (*d*).

Fig. 61. Stage 20. Same Ammocœtes. Sagittal section of mesonephros through the region between the fully developed and the incompletely developed tubules. The line of demarcation is seen to be quite sharp. The clusters of tubules have made somewhat more progress into the duct wall than in Fig. 60.

Plate 7.

Fig. 62. Stage 4. Diagrammatic sagittal section showing the relations of the pronephros and its ducts and the reproductive organs to the other portions of the body.

Fig. 63. Stage 15. (*Petromyzon marinus dorsatus*, 12 mm long.) Transverse section of both mesonephric lobes. On either side a mesonephric funnel with its glomerulus is cut lengthwise.

Fig. 64. Stage 15. Transverse section of the same Ammocœtes only two segments back of that represented in Fig. 63. The very beginning of a mesonephric tubule as a deeply staining accumulation of peritoneal cells is seen on the left side (*mes*). On the right the young tubule has grown until it touches the median wall of the pronephric duct.

Fig. 65. Stage 17. (*Petromyzon fluviatilis*, 22 mm long.) Pro- and mesonephros dissected out and viewed from the mesial surface. Only about half of the length of the pronephric duct is represented. In this Ammocœtes the pronephros had five funnels.

Fig. 66. Stage 17. A portion of the pronephric duct just behind the last distinctly formed mesonephric tubule (the extreme right end of Fig. 65) highly magnified and seen from the under surface to show the band of peritoneal cells as successive accumulations of nuclei from which the young mesonephric tubules grow inward to meet the pronephric duct. The duct is represented as seen in optical section below the surface of the peritoneum. The band of peritoneal cells lies at first dorsal to the duct, but in the specimen figured soon turns to run along the mesial and ventral surfaces.

Fig. 67. Stage 20. (Ammocœtes, 9,5 cm long.) Cross-section through the developed portion of the left mesonephros and through the reproductive organ (*gon*). The corpus adiposum is partially filled with mesonephric tubules and blood vessels, but the dorsal portion of the lobe is as yet scarcely invaded. The glomerulus on the inner side and the pronephric duct in the edge the lobe have their definitive position.

Fig. 68. Stage 21. (Ammocœtes, 17 cm long.) Cross-section of part of the pronephric duct and part of the left mesonephric lobe just dorsal to it, about $2^1/_2$ cm in front of the anus. A young mesonephric tubule is seen starting from the peritoneum and forcing its way through the glandular wall of the duct.

Zur Anatomie von Solemya togata Poli.

Von

Dr. **Walter Stempell,**

Assistent am Zoologischen Institut der Universität Greifswald.

Hierzu Tafel 8—10.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit, eine Fortsetzung meiner an den Nuculiden (1897 u. 1898a) begonnenen vergleichend-anatomischen Bivalven-Studien, verdankt ihre Entstehung dem Wunsche, auch die Solemyiden, welche von Pelseneer (1889, p. 41, 43, 47, u. 1891, p. 275) mit den Nuculiden unter dem Namen der Protobranchier als besondere Ordnung zusammengefasst wurden, genauer, als es bisher geschehen ist, vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus zu untersuchen.

Bei einer so eigenthümlichen Gruppe wie den Solemyiden, deren systematische Stellung bis in die allerneueste Zeit hinein den Forschern die grössten Schwierigkeiten bereitet hat[1]), kann es nicht Wunder nehmen, dass die Anatomen sich schon frühzeitig mit der einzigen hierhin gehörigen europäischen Art, *Solemya togata* Poli, genauer befasst haben. Nachdem die Schale des, wie es scheint, früher seltenen Thieres zuerst von Poli (1791, p. 42, 43, tab. 15, fig. 20) unter dem Namen *Tellina togata* und kurz darauf durch von Salis Marschlins (1793, p. 405, tab. 9, fig. 15a, b) als *Mytilus solen* beschrieben worden

---

1) Da wohl heute feststeht, dass eine rationelle Systematik der Bivalven sich nicht allein auf conchyliologische, sondern vor allem auf anatomische Charaktere stützen muss, so sind auch in der nachfolgenden historischen Skizze, mit Ausnahme der ersten Beschreiber, nur diejenigen Forscher erwähnt, welche bei der Classification der Solemyen von wesentlich anatomischen Gesichtspunkten geleitet wurden.

war, stellte sehr bald LAMARCK (1818, p. 488, 489) dafür eine besondere Gattung, *Solemya*[1]), auf, und zwar rechnete er (l. c. p. 467) dieselbe zu den Mactraceen. Der erste, welcher dann eine Abbildung des Thieres mit kurzer Erklärung gab, war DELLE CHIAJE (1829, p. 204, tab. 62, fig. 10, 11); aber seine Figuren und der dazu gehörige Text waren doch viel zu nothdürftig, um einem weitergehenden wissenschaftlichen Interesse zu genügen und vor allem über die systematische Stellung des Thieres Klarheit zu schaffen. Diesen Zweck verfolgten die zahlreichen und zum Theil ziemlich umfangreichen Studien von DESHAYES (1830—1832, p. 956; 1831, p. 163; in: LAMARCK, Hist. nat., 1835, p. 123, 124; 1843—1850, p. 86—90; 1844—1858, p. 111—130, tab. 19, 19 A—19 C; in: CUVIER, Règne animal, 1849, tab. 115) über die Anatomie von *Solemya togata*, ohne dass dieser Forscher aber zu einem sichern und einwandsfreien Resultat gelangt wäre[2]). Leider ist auch die Hauptarbeit von DESHAYES über *Solemya* (1844—1858) sehr selten und nur schwer zu erlangen, so dass die vielen trefflichen Beobachtungen, die sich neben mancherlei Irrthümern darin finden, für die Folgezeit so gut wie verloren gewesen sind[3]). Ungefähr gleichzeitig mit DESHAYES veröffentlichten SCACCHI (1833, p. 3—6), PHILIPPI (1835, p. 271—276, tab. 4, fig. 1—5; 1836, p. 15, 16, tab. 1, fig. 14 a—d; 1844, p. 12; 1853, p. 351) und DE SAULCY (1838, p. 102, 103) einige kleinere Arbeiten und Bemerkungen über *Solemya*, die zwar mehrere interessante Einzelheiten brachten, aber in systematischer Hinsicht ebenso wie die Arbeiten von DESHAYES (s. Anm. 2) vorläufig nur den einen Fortschritt zeitigten, dass die Gattung *Solemya* durch Aufstellung einer besondern Familie (SCACCHI, 1833, p. 6; PHILIPPI, 1835, p. 276)

---

1) Die von MENKE (1830, p. 119) aus rein etymologischen Gründen vorgeschlagene Schreibweise *Solenomya* ist nach den neuern Regeln der Nomenclatur durch die ältere LAMARCK'sche *Solemya* zu ersetzen, ebenso hat nach diesen Regeln an die Stelle des häufig gebrauchten, von LAMARCK herrührenden Speciesnamens *mediterranea* der ältere POLI'sche *togata* zu treten (cf. auch WEINKAUFF, 1867, p. 183).

2) So rechnet er *Solemya* einmal zu den Chamaceen (1831, p. 163), dann wieder zu den Solenaceen (1835, p. 124), und indem er es schliesslich aufgiebt, sie definitiv unterzubringen, stellt er eine besondere Familie dafür auf (1844—1858, p. 127, 129).

3) Einige der schönen, wenn auch leider meist fehlerhaften Figuren des seltenen Werkes sind in CUVIER's Règne animal (1849, tab. 115), sowie in dem Sammelwerke von GRAY (1857, tab. 352, fig. 3, 3 a, 4, 4 a) reproducirt, welches letztere übrigens auch (p. 33) eine kurze Beschreibung des Thieres enthält.

schärfer von den andern Formen getrennt wurde, mit denen man sie damals irrthümlicher Weise immer noch in Verbindung brachte[1]). Derjenige, welchem das Verdienst gebührt, zuerst den springenden Punkt für die Beurtheilung der ganzen Frage, die primitive Gestaltung der Kiemen von *Solemya*, mit genügender Deutlichkeit hervorgehoben zu haben, ist LEUCKART (1848, p. 133). Aber die kurze Bemerkung, in der er dies that und welche unsere heutigen Ansichten über die morphologische Bewerthung der Lamellibranchier-Kieme eigentlich schon in nuce enthielt, scheint damals nur wenig Beachtung gefunden zu haben. Denn wenn auch PHILIPPI einmal gelegentlich (1853, p. 351) *Solemya* mit den Nuculiden vergleicht, so stützt er sich dabei doch lediglich auf die Form des Fusses sowie auf die Bildung des Periostracums, und nur WOODWARD, welcher (1851—1856, p. 267 u. 271) — wenn auch zweifelnd — unser Thier mit *Nucula*, *Leda*, *Malletia*, *Pectunculus* und *Arca* zusammen in die Familie der Arcaceen stellt, giebt als Grund dafür ausdrücklich den Bau des Fusses und der Kiemen an. Damit war jedoch die Angelegenheit wieder vergessen, und RÉCLUZ, der bald darauf (1862, p. 110—113) eine Studie über *Solemya* veröffentlichte, begnügt sich damit, ausführlich nachzuweisen, dass diese Species von *Solen* streng zu trennen sei, ohne aber die Analogien mit *Nucula*, welche er hier und da nebenbei erwähnt, zu irgend einer positiven Folgerung zu benutzen! Ja, selbst in dem doch ziemlich modernen Manuel von P. FISCHER (1887), dessen Classification der Bivalven sich gerade auf die Morphologie der Kiemen stützt, ist in Folge einer falschen Auffassung der *Solemya*-Kieme[2]) die grosse Aehnlichkeit derselben mit der Nuculidenkieme gänzlich verkannt: die Solemyiden gehören danach (l. c. p. 925 u. 1156) zu der Ordnung der Dibranchiata, während die Nuculiden (l. c. p. 925 u. 981) zu den tetrabranchiaten Muscheln gezählt werden! Unter diesen Umständen war es ein grosses Verdienst PELSENEER's, dass er (1888, p. 35, tab. 4, fig. 10; 1889, p. 41, 43 u. 47; 1891, p. 180, 239, 244 u. 275; 1894, p. 161, 162) — wohl ohne Kenntniss jener alten LEUCKART'schen Be-

1) SCACCHI (1833, p. 6) stellte sie in die Nähe von *Mya*, während PHILIPPI ursprünglich (1835, p. 276) ihre Verwandtschaft mit *Solen* befürwortete, später (1853, p. 351) aber von dieser Ansicht mehr und mehr zurückkam.

2) Dieselbe irrige Beurtheilung der *Solemya*-Kieme ist auch gelegentlich von BRONN (1862, p. 475) und NEUMAYR (1891, p. 735) vertreten worden, welcher letztere übrigens vom conchyliologischen und paläontologischen Standpunkte aus doch zu dem Schlusse kam, dass die Solemyiden immerhin zu den geologisch ältesten Bivalven gehörten.

merkung — einer rationellen Beurtheilung und classificatorischen Verwendung der ja längst bekannten Solemyiden-Kieme wieder die Wege geebnet hat, und zwar dadurch, dass er auf die grosse Uebereinstimmung dieser Kieme mit der Nuculiden-Kieme hinwies und den beiden gemeinschaftlichen Kiementypus der „Protobranchiés" als ursprünglichsten unter allen Kiemenformen der Lamellibranchiaten hinstellte. Aber PELSENEER blieb dabei nicht stehen. Indem er nicht nur die Kiemen, sondern auch die gesammte übrige Organisation der Solemyiden in den Kreis seiner Betrachtung zog (1890a, p. 246; 1890b, p. 584; 1891, p. 175—183, tab. 9—11; 1894, p. 161, 162, fig. 108), suchte er (1891, p. 273—275) nämlich nachzuweisen, dass selbst bei einem sich auf den ganzen Bauplan erstreckenden Vergleich zwischen Nuculiden und Solemyiden viele beiden gemeinsame Charaktere zu Tage träten und dass nicht nur dies, sondern auch die Organisation von *Solemya* an sich uns berechtige, die genannte Form als eine äusserst primitive und bei hohem phylogenetischen Alter wenig specialisirte anzusehen. Man wird die Folgerichtigkeit dieses Schrittes, welcher PELSENEER vor dem Vorwurf der Einseitigkeit bewahrt, nur billigen können, aber leider verfügte PELSENEER nicht über genügend zahlreiches und gut conservirtes Material, und ferner war in seinem weit umfassenden Werke viel zu wenig Raum für eine detaillirtere Darstellung, als dass er die genannte Aufgabe hätte vollständig lösen können. Seine Resultate blieben daher lückenhaft, und an mehreren Stellen (1891, p. 179 u. 183) spricht er selbst den Wunsch aus, dass dieses Thema an besserm Material noch einmal bearbeitet werden möge. Für mich musste es um so verlockender sein, solcher Aufforderung nachzukommen, als ich mich bei meinen Nuculidenarbeiten (1897 u. 1898a) theilweise in eine scharfe Opposition gegen PELSENEER versetzt sah und eine Controlle der PELSENEER'schen Angaben über *Solemya* zur Klärung, Berichtigung und Vervollständigung der Ansichten dringend geboten schien.

So ist die nachfolgende Arbeit entstanden, welche sich nicht nur dem Inhalt nach, sondern auch in der äussern Form, der Anordnung des Stoffes, eng an meine Arbeit über die Nuculiden anschliesst.

Material und Untersuchungsmethode.

Das Material wurde von mir bei Gelegenheit eines Aufenthalts an der Zoologischen Station in Neapel gesammelt, und ich ergreife gern die Gelegenheit, um den Herren von der Station, welche mir

dabei ihre freundliche Hülfe zu Theil werden liessen, besonders Herrn Cav. Dr. Lo Bianco, hierdurch meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Da die Thiere während meiner Anwesenheit in Neapel nicht in allzu reichlicher Menge zu erlangen waren, so musste ich mich mit einigen wenigen, gelegentlich gemachten biologischen Beobachtungen begnügen und im Wesentlichen darauf bedacht sein, die mir zugehenden Exemplare nach möglichst verschiedenen Methoden zu conserviren. Es kamen dabei zur Anwendung: Pikrinsalpetersäure, kalt-gesättigte Sublimatlösung (kalt und kochend), 70 proc. Alkohol, kochender 90 proc. Alkohol und Flemming'sche Flüssigkeit. Letztere, die kochende Sublimatlösung und auch der kochende Alkohol lieferten die besten Resultate, während die von Rawitz (1889, p. 16) besonders empfohlene Pikrinsalpetersäure hier, wo es sich meist um Fixirung ganzer, noch in der Schale befindlichen Thiere handelte, fast immer versagte. Da leider alle im Golf von Neapel erbeuteten Exemplare nur sehr klein waren[1]) und ein aussergewöhnlich grosses Exemplar des Berliner Museums für Naturkunde, das ich durch gütige Vermittlung des Herrn Geh. Regierungsraths Prof. Dr. von Martens leihweise erhielt, nur zur Herstellung der Figg. 1 u. 2 verwendet werden durfte, so war ich für die Untersuchung im Allgemeinen auf die Methode lückenloser Schnittserien angewiesen. Die Entkalkung der Schale, welche dabei stets an dem Thiere belassen wurde, sowie die übrige Herstellung der Schnittserien geschah in derselben Weise, wie ich es in meiner Nuculidenarbeit (1898 a, p. 344) angegeben habe. Um bei der Beurtheilung der Schalenstructur vor Irrthümern möglichst gesichert zu sein, wurden endlich noch Dünnschliffe durch jüngere und ältere Schalen angefertigt, welch letztere ich theilweise ebenfalls der Güte des Herrn Geh. Regierungsraths Prof. Dr. von Martens verdanke.

Specielle Beschreibung.

Indem ich betreffs der allgemeinen Körpergestalt von *Solemya togata* auf die zahlreiche darüber vorhandene Literatur[2]) sowie auf

1) Die grössten der Neapeler Exemplare hatten nur eine Länge von 15 mm!

2) Delle Chiaje (1829, p. 204, fig. 10 u. 11), Deshayes (1830—1832, p. 956; 1831, p. 163; in: Lamarck, Hist. nat., 1835, p. 123; 1843—1850, p. 86—89; 1844—1858, p. 111—130, tab. 19, 19 A—C; in: Cuvier, Règne animal, 1849, tab. 115), Scacchi (1833, p. 3—6), Philippi (1835, p. 271—276, tab. 4, fig. 1—5; 1836, p. 15, 16, tab. 1, fig. 14 a—d; 1844, p. 12; 1853, p. 351), de Saulcy (1838, p. 102, 103),

die von mir nach einem aussergewöhnlich grossen Exemplar in natürlicher Grösse hergestellte Fig. 1 verweise, wende ich mich sogleich der Besprechung der einzelnen Organsysteme zu.

1. Haut und Muskelsystem.

Die Hautmusculatur der Visceralmasse ist etwas stärker entwickelt als bei den Nuculiden. Während sie am Vorderende des Thieres lediglich die lateralen Partien der ventralen Körperfläche bedeckt, zieht sie sich nämlich bald hinter der Mundöffnung mit ventrodorsaler Faserrichtung auch auf die Lateral- und Dorsalseite hinauf. Soweit ihre Bündel dabei das schalenabsondernde laterale Körperepithel direct berühren, setzen sie sich durch Vermittlung desselben an der Schale an. Aber es kommt auf diese Weise nur eine schmale, schräg von vorn und ventralwärts nach hinten und dorsalwärts verlaufende Ansatzfläche zu Stande (Fig. 1 *hm*). Denn da die Anheftungslinien des Mantels am Körper und damit die lateralen Räume der Mantelhöhle sich bald hinter der Mundöffnung sehr weit dorsalwärts hinaufziehen, so können nur die vordersten Partien der lateralen Körpermusculatur direct mit dem Schalenepithel in Berührung treten, während die hintern Abschnitte bereits durch die Mantelhöhle von ihm geschieden sind. Immerhin bildet die Hautmusculatur in der ganzen mittlern Region der Visceralmasse einen vollständigen Hautmuskelschlauch, dessen theils circuläre, theils von vorn nach hinten gerichtete Fasern alle Eingeweide umfassen und nur das etwas weiter hinten beginnende Vorderende der dorsal gelegenen Pericardialhöhle frei lassen. Es entbehren daher die lateralen und dorsalen Wände der letztern im vordersten Abschnitt jeglicher Musculatur, und erst in einer etwas weiter nach hinten gelegenen Region findet man auch das Pericard und die ihm dicht angelagerten Nierenschläuche von einer gemeinsamen dünnen Muskellamelle umfasst. Im Uebrigen tritt die Hautmusculatur als solche in der ganzen hintern Körperhälfte wenig hervor; wo sie nicht vollkommen mit der eigentlichen Fussmusculatur verschmilzt, ist sie nur stellenweise durch einige unbedeutende Fasern vertreten.

Woodward (1851—1856, p. 271), Gray (1857, p. 33, tab. 352, fig. 1—4 a), Bronn (1862, p. 475), Récluz (1862, p. 110—113), Carus u. Gerstäcker (1868—1875, p. 744, 745), Fischer (1887, p. 1156, 1157, fig. 880), Pelseneer (1888, p. 35, tab. 4, fig. 10; 1891, p. 175—183, tab. 9—11; 1894, p. 161, 162, fig. 108), Carus (1889—1893, p. 167), Lang (1894, p. 580 u. a.), Harmer u. Shipley (1895, p. 447).

Wie schon bemerkt, erstreckt sich die Linie, in welcher der Mantel am Körper befestigt ist, bald hinter der Mundöffnung sehr weit dorsalwärts hinauf, und über dem Hinterende des Pericards rücken die dorsalen Enden der Mantelhöhle beider Seiten sogar so nahe zusammen, dass hier nur eine dünne, mediane Lamelle übrig bleibt, an welcher der ganze Thierkörper in dieser Gegend suspendirt ist (Fig. 28). Erst ziemlich weit hinten, nämlich vor den Ansatzstellen der Mm. retractores pedis posteriores, weichen die Anheftungslinien des Mantels wieder lateral- und ventralwärts aus einander und sind in der Gegend des hintern Adductors ähnlich wie am vordern Körperende weit von einander entfernt.

Der Rand des in seinen lateralen Partien sehr dünnhäutigen Mantels (cf. Fig. 28) ist stark verdickt und zeigt die typischen drei Längsduplicaturen, nämlich eine Aussen-, Mittel- und Innenfalte (Fig. 3 *afr*, *mfr* und *ifr*)[1]).

Die letztern sind es allein, durch deren Verschmelzung etwas vor der Mitte der Gesammtlänge des Thieres eine Verwachsung der beiderseitigen Mantelränder zu Stande kommt. Dieselbe erstreckt sich bis zum Hinterende, wo die Innenfalten eine kurze Strecke weit zur Bildung des Branchio-Analsiphos (Fig. 1 u. 2 *bas*) aus einander weichen. An mehreren Stellen sind die Innenfalten durch den Besitz von Tentakeln ausgezeichnet. So finden sich zunächst im Bereich des vordern Fusschlitzes an dessen vorderer und dorsaler Ecke ca. 22 dicht gestellte, ventralwärts allmählich kleiner werdende Papillen (cf. Fig. 1). Der darauf nach hinten und ventralwärts folgende Abschnitt der Mantelränder ist glatt und entbehrt jeglicher Papillen, wie ich wegen der irrigen Angabe vieler Autoren (Philippi, 1835, p. 273, fig. 1 u. 3; 1836, fig. 14a u. b; Deshayes, 1844—1858, p. 114, tab. 19, fig. 1 b, c, fig. 4 c, d, 5 p, tab. 19 A, fig. 2; Pelseneer, 1891, p. 176, fig. 14 I u. fig. 15), dass der Fusschlitz auf seiner ganzen Circumferenz mit Papillen umsäumt sei, hier noch besonders hervorheben will. Erst im letzten Abschnitt der freien Mantelränder, nicht weit vor der Verwachsungsstelle, sind die Innenfalten wieder mit ca. 10 grössern, in ziemlich regelmässigen Abständen gestellten Tentakeln besetzt (cf. Fig. 1). Der Grund dafür, dass sich nur in der Nähe der beiden Enden

1) Bei der Conservirung der Thiere ohne vorhergehende Betäubung werden die Mantelränder ebenso wie bei andern Reizen häufig nach innen geschlagen (cf. Fig. 3), und es entsprechen daher die obigen Bezeichnungen keineswegs immer der topographischen Lage der Falten, sondern sind nur im rein morphologischen Sinne aufzufassen.

des Fusschlitzes Papillen finden, während sie an der grössern Mittelpartie desselben vollständig fehlen, ist offenbar darin zu suchen, dass ja an diesen letztern Stellen der Mantelränder, welche sich dem hervortretenden Fuss dicht anlegen müssen, weder Raum noch irgend eine functionelle Bedeutung für Papillen vorhanden ist.

Besonderes Interesse verdient die hintere Mantelöffnung, der Branchio-Analsipho, dessen morphologische Verhältnisse innerhalb der Classe der Lamellibranchiaten ganz vereinzelt dastehen. Es ist daher nicht verwunderlich, dass bereits sehr viele Forscher[1]) sich eingehend mit diesem eigenthümlichen Gebilde beschäftigt haben und dass die widersprechendsten Ansichten darüber laut geworden sind. Die thatsächlichen Verhältnisse sind zunächst folgende. Die schmale, in ihrer Mitte einen schwachen Kiel tragende Ventralrinne, welche die mit einander verwachsenen Innenfalten medial bilden (cf. Fig. 28), verbreitert sich am Hinterende beträchtlich und wird erst nach dem Rücken zu wieder schmaler. In der Mitte der so entstehenden Fläche von annähernd rhombischem Umriss befindet sich der Branchio-Analsipho. Dieser Sipho besteht aus einer einzigen, dorsoventral in die Länge gezogenen und in der Mitte häufig etwas verengerten Oeffnung (Fig. 2 *bas*), deren wulstartig erhobene und vorstreckbare Ränder lateral- und ventralwärts mit ca. 20—22 Siphonaltentakeln (Fig. 2 *st*) besetzt sind. Die am meisten ventral gelegenen dieser Tentakel besitzen die grösste Länge[2]), dorsalwärts werden sie allmählich kürzer, und der dorsale Rand der Siphonalöffnung selbst ist vollkommen tentakellos (cf. Fig. 2). Von diesem Rand erstreckt sich dorsalwärts und nach vorn eine glatte Fläche, welche die Form eines spitzwinkliggleichschenkligen Dreiecks hat und in ähnlicher Weise wie der eigentliche Sipho an jeder Seite von ungefähr 7 Tentakeln flankirt wird. Auch diese Tentakel, die ich als Suprasiphonaltentakel bezeichne

---

1) Delle Chiaje (1829, p. 204, tab. 62, fig. 10 i, fig. 11), Deshayes (1831, p. 163; 1835, p. 123; 1843—1850, p. 86; 1844—1858, p. 115, 116, tab. 19, fig. 1 d, 2 b, 5 a, tab. 19 A, fig. 2 e; 1849, tab. 115, fig. 1 c, d, fig. 1 d, g), Scacchi (1833, p. 5), Philippi (1835, p. 273, tab. 4, fig. 1 u. 3 a; 1836, p. 15, fig. 14 a u. b; 1844, p. 12; 1853, p. 351), de Saulcy (1838, p. 102), Woodward (1851—1856, p 271), Gray (1857, p. 33, fig. 2, 2 a, 3, 3 a, 4), Fischer (1887, p. 1156), Pelseneer (1891, p. 176, fig. 14, 15 XIV; 1894, p. 162, fig. 108 II).

2) Wenn Pelseneer (1891, p. 176) sagt, dass die Siphonaltentakel ventralwärts an Grösse abnehmen, so beruht diese Angabe wohl auf einem Druckfehler, da sie mit den Zeichnungen desselben Autors (1891, fig. 14 VI, fig. 15 XIII) in Widerspruch steht.

(Fig. 1 u. 2 *sst*), nehmen ventralwärts an Länge zu, und der letzte derselben übertrifft die übrigen sogar ganz beträchtlich an Grösse (cf. Fig. 2)[1]. Zur Vervollständigung des Bildes, welches die Siphonalgegend im Aufblick von hinten gewährt, sei noch erwähnt, dass auf der ventralwärts und nach vorn vom Sipho gelegenen Fläche jederseits ein schwacher Wulst hervortritt, welcher von lateral- und dorsalwärts nach medial-, ventralwärts und vorn verläuft (Fig. 2), um median mit demjenigen der andern Seite und mit dem erwähnten Mediankiel der Ventralrinne zu verschmelzen. Deshayes, welcher (1844—1858, p. 116, tab. 19, fig. 2g) diese Wülste zuerst gesehen hat, ist der Meinung, dass sie durch ein plötzliches Aufhören der oberflächlichen Muskelschicht an dieser Stelle zu Stande kämen; ich muss aber bemerken, dass ich niemals etwas derartiges habe wahrnehmen können. Die Wülste sind vielmehr einfache Hautduplicaturen, welche wohl nur als Faltungsstellen bei der Retraction der ganzen Siphonalgegend eine Rolle spielen. — Fragen wir uns, wie die geschilderten, eigenthümlichen Verhältnisse der Siphonenbildung bei *Solemya* zu deuten sind, so, meine ich, weist die mehr oder minder hervortretende mittlere Verengerung der Siphonalöffnung von vorn herein darauf hin, dass dieser eine Sipho nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch den beiden Siphonen anderer Muscheln entspricht und dass daher die schon öfters gebrauchte Bezeichnung „Branchio-Analsipho" vollkommen zu Recht besteht (cf. auch Deshayes, 1844—1858, p. 116; Pelseneer, 1891, p. 176, und Lang, 1894, p. 618). Wollen wir diesen Namen, der ja physiologisch ohne weiteres berechtigt ist, auch im vollen morphologischen Sinne wirklich begründen, so müssen wir untersuchen, ob der Sipho von *Solemya* in der That durch gemeinschaftliche Betheiligung des Branchial- und des Analsiphos — sei es durch noch primäre Zusammenlagerung, sei es durch secundäre Verschmelzung beider — zu Stande gekommen ist. Bei Betrachtung der Siphonalgegend drängt sich zunächst allerdings die Vermuthung auf, dass der dreieckige, dorsalwärts vom Sipho gelegene Raum, welcher durch den umgebenden Tentakelkranz grosse Aehnlichkeit mit einem Sipho erhält[2], vielleicht einen rudimentären Analsipho vorstellen könnte. In diesem Falle würde dann der einzige, bei *Solemya* anzu-

1) Nach Deshayes (1844—1858, p. 116) kann er den vierten Theil der Gesammtlänge des Thieres erreichen.

2) Ist doch selbst ein so guter Beobachter wie Deshayes ursprünglich (1831, p. 163; 1835, p. 123) durch diese Aehnlichkeit verleitet worden, den betreffenden Raum für einen wirklichen Sipho anzusprechen!

treffende wirkliche Sipho lediglich dem Branchialsipho anderer Muscheln entsprechen. Aber ich glaube nicht, dass diese Theorie, welche — wenn auch in etwas anderer Form [1]) — zuerst von Scacchi (1833, p. 5) ausgesprochen wurde, einer nähern Prüfung Stand halten kann. Schon die Voraussetzung, auf welcher sie in moderner Fassung doch beruhen müsste, dass bei den Vorfahren von *Solemya* zwei gesonderte Siphonen vorhanden waren, kann bei einer so primitiven Form nur wenig Glauben erwecken. Vollends unwahrscheinlich ist es ferner, dass eine dieser Oeffnungen, die doch, einmal vorhanden, ein physiologisches Bedürfniss war, sich ohne ersichtlichen Grund soll geschlossen haben. Müssen wir so die Ansicht, welche den einen Sipho von *Solemya* mit dem Branchialsipho anderer Muscheln vergleicht, von der Hand weisen, so können wir über die andere, welche den Solemyensipho als Analsipho in Anspruch nimmt, wohl ohne weiteres zur Tagesordnung übergehen, da sie jeglicher Begründung und Berechtigung entbehrt. Es ist nur zu bedauern, dass grade diese letztere Meinung, die von Récluz (1862, p. 110, 111) herrührt und vielleicht durch eine Verwechslung oder einen Druckfehler in dessen Abhandlung gelangt ist, ihren Weg in mehrere Lehr- und Handbücher (Carus u. Gerstäcker, 1868—1875, p. 744, 745; Leunis, 1883, p. 1029; Carus, 1889—1893, p. 167) gefunden hat. Es bleibt nun noch zu erklären, auf welche Weise der erwähnte, sipho-ähnliche Raum dorsalwärts vom Branchioanalsipho zu deuten ist. Man wird vielleicht nicht fehl gehen, wenn man die in Rede stehenden Verhältnisse der Siphonalgegend mit der für *Solemya* so charakteristischen Lage des knorpligen Ligaments am hintern Ende der Rückenlinie in Verbindung bringt. Diese wohl im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erfolgte Verlagerung des Ligamentknorpels, welche in Bezug auf das Vorderende nur die Folge haben konnte, dass hier eine grössere Beweglichkeit und Excursionsfähigkeit der beiden Schalenklappen erreicht wurde, musste auf das nahe gelegene Hinterende gerade im umgekehrten Sinne wirken. Durch eine geringe Excursionsfähigkeit der Schalen an dieser Stelle wurde

---

1) Indem Scacchi (l. c.) den Sipho von *Solemya* nur als Branchialsipho auffasst, spricht er die nach unsern heutigen Begriffen etwas abenteuerlich klingende Vermuthung aus, dass die Natur in *Solemya* eine Uebergangsform habe schaffen wollen zwischen den Muscheln mit zwei Siphonen und denen, welche nur einen besässen, und dass sie deshalb an der Stelle des zweiten Siphos bei *Solemya* wenigstens eine Reihe von Tentakeln habe stehen lassen, die durch Lage und Aussehen hier das Vorhandensein eines Siphos vortäuschen sollten.

aber auch die Function eines dicht hinter dem Ligament gelegenen Siphos erheblich abgeschwächt, und wenn wir annehmen, dass der Branchio-Analsipho früher dort gelegen habe, wo sich der in Frage stehende dreieckige Raum befindet, so können wir uns leicht vorstellen, dass der ganze Sipho in demselben Grade, wie das Ligament nach hinten rückte, sich in ventraler Richtung verschob. Nur die Tentakel, welche ihn ursprünglich umgaben, mögen an ihrer ersten Stelle verblieben sein, indem sie ventralwärts durch Neubildungen ersetzt wurden, und bezeichnen so gewissermaassen den Weg, welchen der Branchioanalsipho auf seiner phylogenetischen Wanderung eingeschlagen hat. Diese Annahme wird wohl dadurch hinreichend gerechtfertigt, dass Tentakel an dem allen gefahrbringenden Einflüssen in erster Linie preisgegebenen Hinterende des Thieres niemals ihre physiologische Bedeutung verlieren können. Schliesslich sei noch bemerkt, dass durch obigen Erklärungsversuch auch das vollständige Fehlen von Tentakeln am Dorsalrande des Siphos etwas verständlich wird.

Den Innenfalten des Mantelrandes gehören ferner zwei eigenthümliche Tentakelbildungen an, welche am vordern und am hintern Ende der Rückenlinie liegen: der vordere und der hintere unpaare Tentakel (Fig. 1 u. 2 *hut*). Dieselben befinden sich dicht vor, resp. hinter denjenigen Stellen, wo die Mittel- und Aussenfalten des Randes dorsalwärts verschmelzen, und haben als Sinnesorgane jeden Falls eine hervorragende Bedeutung, da sie zum Nervensystem in inniger Beziehung stehen und sogar erhebliche Modificationen desselben veranlassen (s. u.).

In histologischer Hinsicht sind die Innenfalten durch eine starke Anhäufung von drüsigen Elementen gekennzeichnet, welche besonders in der Gegend des Fusschlitzes und der Siphonalöffnung hervortreten. Einmal ist häufig das ganze Epithel, welches die der Mittelfalte gegenüber liegende Fläche und die von der Innenfalte gebildeten Tentakel bedeckt, auf der ganzen Länge der Innenfalten in Drüsenzellen mit tropfigem, durch Hämatoxylin mehr oder minder stark färbbarem Inhalt und dazwischen liegende, schmale Stützzellen umgewandelt (Fig. 3). Eine grosse Bedeutung wird man indessen diesen Drüsen schwerlich zusprechen können, da sie bei einigen der von mir untersuchten Exemplare fast vollkommen fehlen und ein einfaches, scheinbar indifferentes Epithel ihre Stelle vertritt. Ganz constant dagegen finden sich in der Innenfalte die einfach alveolären Mantelranddrüsen (Fig. 3 *ard*) welche ihrer Vertheilung nach jeden Falls als wichtige Schutzorgane zu gelten haben. Sie kommen nämlich allein im Bereich der beiden

Mantelöffnungen vor und erstrecken sich nur vorn und hinten am Rücken etwas über dieselben hinaus, indem ihr Verbreitungsbezirk hier bis in die Gegend reicht, wo die Mittelfalten des Randes mit einander verschmelzen und das vordere, resp. hintere Ende des Ligaments beginnt. Während sie in den übrigen Theilen der unverwachsenen Mantelränder ziemlich zerstreut stehen, sind sie an letztern beiden Stellen besonders zahlreich, und ihre Ausführungsgänge liegen dort dicht gedrängt. Wenn PELSENEER, welcher (1891, p. 177, fig. 23 *III*) die Randdrüsen nur an diesen Orten gesehen hat, noch ausserdem (l. c. p. 176, 177, fig. 23 *IV*) von einem vordern und einem hintern Paar grösserer, differenter Drüsen ohne Ausführungsgang spricht, die in derselben Gegend des Mantels gelegen seien, so muss ich dazu bemerken, dass ich von einer solchen zweiten Drüsenform niemals habe etwas entdecken können. Jeden Falls sind jene von PELSENEER für Theile der Pericardialdrüsen gehaltenen Gebilde auch nichts anderes als besonders grosse Exemplare der gewöhnlichen alveolären Randdrüsen gewesen, deren Ausführungsgänge PELSENEER nur nicht aufgefunden hat. Solche Ausführungsgänge sind aber in der That bei allen Exemplaren der alveolären Randdrüsen vorhanden, und zwar münden sie stets an der Aussenseite der Innenfalte nahe an deren Basis in der Tiefe der Bucht, welche die Innenfalte von der Mittelfalte trennt (Fig. 3 *ard*). Die Drüsen sind immer nach dem Schema einer einfach alveolären Drüse gebaut. Jede derselben bildet einen ca. 0,1 mm langen Schlauch, welcher parallel zum Mantelrande liegt und an seinem vordern oder hintern Ende rechtwinklig in den sehr engen und kurzen Ausführungsgang umbiegt. Während das Epithel des letztern nur aus niedrigen Zellen besteht (Fig. 4), ist das eigentliche Drüsenepithel ziemlich hoch (Fig. 4 u. 5). Das Protoplasma seiner Zellen erscheint zart granulirt und wird durch Hämatoxylin nur wenig gefärbt, proximalwärts finden sich oft einige dunkle Granula (cf. Fig. 5) und ein deutlicher, runder Kern, während distalwärts meistens ein scharf abgegrenzter Secrettropfen vorhanden ist (Fig. 4). Der Inhalt desselben ist homogen, mit Hämatoxylin unfärbbar und zeigt nach Fixirung mit Sublimat, Pikrinsalpetersäure und Alkohol eine schwach gelbliche Farbe, an solchen Exemplaren dagegen, welche mit FLEMMING'scher Flüssigkeit conservirt wurden, nimmt er eine ziemlich intensive grüngelbliche Färbung an. In diesem Falle gelingt es zuweilen, Secretbilder wie das in Fig. 5 dargestellte zu erhalten, wo der Inhalt der Secrettropfen mit demjenigen des Drüsenlumens zu einer einheitlichen Masse zusammengeflossen ist. Das Zustandekommen der-

artiger Secretbilder ist wohl nur so zu deuten, dass auf irgend einen Reiz hin alle Zellen einer Drüse plötzlich und gleichzeitig sich ihres Secrets entledigen. Bemerkenswerth ist an der Histologie der einfach alveolären Randdrüsen das vollständige Fehlen jeglicher Stützzellen, eine Thatsache, durch welche der von Thiele (1897, p. 662—669) ausgesprochene Satz, dass bei den Mollusken alle zum Hautsystem gehörigen und von ihm abstammenden Drüsen neben den Drüsenzellen auch Stützzellen enthielten, seine unbedingte Allgemeingültigkeit verliert.

Im Gegensatz zu den Innenfalten, welche allein an den Verwachsungsprocessen der Mantelränder und an der Siphonenbildung betheiligt sind, haben die Mittel- und Aussenfalten im ganzen Umkreis des Mantelrandes annähernd die gleiche Gestalt. Allerdings erscheinen beide überhaupt nur wenig beträchtlich (cf. Fig. 3 *mfr* u. *afr*). Die Mittelfalte bildet einen kleinen, scharfkantigen Wall, dessen Aussenfläche der Aussenfalte immer dicht anliegt. Diese Aussenfläche, die Ursprungsstelle des Periostracums (Fig. 3 *cpo*), ist im Gegensatz zu der mit leidlich hohen, zuweilen drüsigen Zellen bedeckten Innenfläche von einem scheinbar sehr niedrigen Epithel bekleidet, dessen Zellen aber in Wirklichkeit ziemlich lang gestreckt sind und nur eine ähnliche, schräg nach der Spitze der Falte zu geneigte Stellung einnehmen, wie die betreffenden Elemente im Mantelrande von *Leda sulculata* und *Malletia chilensis* (cf. meine Arbeit darüber 1898 a, p. 347, fig. 3 *bpo*). Das Periostracum, welches, im Grunde der Furche zwischen Mittel- und Aussenfalte beginnend, von der Aussenfläche der erstern als äusserst dünne Lamelle entspringt, hängt mit seiner Matrix sehr fest zusammen, und man wird daher wohl annehmen müssen, dass es an dieser Stelle nicht allein durch einfache Secretion, sondern auch theilweise durch eine Art von Verhornungsprocess aus den distalen Abschnitten der schräg gestellten Epithelzellen selbst hervorgeht. Während nun bei den meisten Muscheln diese Ursprungsstelle des Periostracums nur in einer einfachen, längs des Mantelrandes und diesem parallel verlaufenden Zone besteht, zeigt sich bei *Solemya* noch folgende weitere Differenzirung. Es erstrecken sich an mehreren Stellen des Mantelrandes, von der Bucht zwischen Mittel- und Aussenfalte in senkrechter Richtung entspringend, tiefe Furchen über die Aussenfläche der Aussenfalte und des daran stossenden Mantelrandes, welche unter einander nach dem Wirbel der Schale zu convergiren. Diese Furchen schneiden nicht genau senkrecht in die Aussenfläche der Aussenfalten ein (cf. Fig. 6); am Vorderende sind sie vielmehr schräg

von dorsal- nach ventralwärts gerichtet, und auch in der vordern Hälfte des ventralen Mantelrandes liegen sie nicht genau in den Transversalebenen, sondern sind immer ein wenig von vorn nach hinten gerichtet. In der hintern Körperhälfte ist ihre Richtung dagegen gerade umgekehrt. Alle sind von demselben, scheinbar niedrigen Epithel ausgekleidet, welches wir an der Aussenfläche der Mittelfalten finden (Fig. 6 *rpo*), und auch das Periostracum, welches längs der Furchen in dieselben eingesenkt ist, verhält sich hier ebenso wie an der Mittelfalte: es ist an diesen Stellen viel dünner als in den benachbarten Regionen (cf. Fig. 6 *po*) und haftet den Zellen der Rinne so fest an, dass es in deren Bereich regelmässig einreisst, wenn man ein Thier mechanisch aus der Schale entfernen will. So erklärt es sich, wie Philippi (1835, p. 272, fig. 1 u. 5; 1836, p. 15) zu der irrigen Meinung gelangen konnte, dass der über den ventralen Rand der Kalkschalen hinab reichende Theil des Periostracums an mehreren Stellen durch Schlitze gespalten sei. Die beschriebenen rinnenförmigen Ursprungsstellen des Periostracums, welche ich im Gegensatz zu jener dem Mantelrand parallel laufenden, circulären Ursprungszone (Fig. 3 *cpo*) ihrer Richtung wegen als radiäre Ursprungsstellen des Periostracums (Fig. 6 *rpo*) bezeichnen will, ziehen sich über die Aussenfläche des Mantels bis ungefähr zu der Stelle hin, wo der ventrale Rand der Kalkschalen beginnt; hier verstreichen sie vollkommen, nachdem schon weiter ventralwärts sowohl ihr Epithel wie das ihnen anliegende Periostracum allmählich den Charakter der benachbarten Elemente angenommen hat. Immerhin aber machen sich die Spuren der radiären Ursprungsstellen auch noch an dem Periostracum, welches schon die Kalkschale bedeckt, durch eine distincte, meist hellere Färbung[1]) und schwache Einfaltung desselben an jenen Stellen bemerkbar, welche in der Fortsetzung der radiären Furchen liegen (cf. Fig. 10). Im Allgemeinen kommen jederseits ca. 15—16 solcher radiären Ursprungsstellen des Periostracums vor, welche auf beiden Seiten symmetrisch angeordnet und auf jeder derselben so vertheilt sind, dass sie am Vorderende und an der ventralen Hälfte des Hinterrandes ziemlich gedrängt stehen, während die dorsale Hälfte des Hinterrandes und das mittlere Längendrittel des ventralen Randes von ihnen frei sind (cf. Fig. 10)[2]). Ihre ontogenetische Entstehungsweise ist aus dem

1) Meistens zeigen die Streifen auf der Kalkschale eine hellere Mittelpartie, die von zwei dunklen Rändern begrenzt ist.

2) In die schematische Fig. 10 sind der Deutlichkeit halber nur 8 Radiärstreifen eingezeichnet.

ganzen Zuwachsmodus des Periostracums ohne weiteres verständlich, ihre physiologische Bedeutung wird wohl lediglich in der festen Verbindung liegen, welche so zwischen dem Periostracum und den allein von ihm bedeckten Theilen des Mantelrandes hergestellt wird.

Wenn in der obigen Darstellung immer von „Ursprungsstellen des Periostracums“ gesprochen wurde, so sind damit, wie schon angedeutet, nur diejenigen Partien des Mantelrandes gemeint, an denen eine innige Verbindung zwischen dem dünnhäutigen Periostracum und dem Mantelepithel vorhanden ist, an denen also das Periostracum einen noch ursprünglichen Charakter aufweist; aber es soll damit keineswegs gesagt sein, dass Periostracum-Substanz nun überhaupt nur von diesen Stellen des Mantelrandes gebildet werde. Während an jenen Stellen wohl vorzüglich die erste Bildung des Periostracums durch einen Umwandlungsprocess der distalen Zellenregionen von Statten geht, betheiligt sich nämlich das stellenweise sehr hohe[1]) Epithel der Aussenfalte (Fig. 3 *afr*) durch reine Secretion noch wesentlich an der Verdickung des einmal gebildeten Periostracums. So sehen wir, wie dieses letztere in demselben Maasse, als es sich dem Rande der Kalkschale nähert, allmählich dicker wird und erst von der Stelle ab, wo es durch die Kalkschale vom Epithel des Mantels geschieden wird, kein Dickenwachsthum mehr aufweist (Fig. 3 *po*). Das Epithel der Aussenfalten und weiterhin dasjenige der äussern Manteloberfläche nimmt dorsalwärts nach und nach an Höhe ab und gewinnt erst unter dem Kalkschalenrande plötzlich wieder auf eine kurze Strecke hin etwas grössere Höhe (cf. Fig. 3). Diese Zone des Mantelepithels, welche sich häufig noch durch eine stärkere Färbbarkeit ihres Protoplasmas ziemlich scharf von den benachbarten Epithelien absetzt (cf. Fig. 3), ist nicht nur wegen ihrer Lage längs des Kalkschalenrandes als speciell Kalk absonderndes Epithel zu betrachten, sondern es zeugt auch das Vorkommen specifischer Kalkzellen in ihr deutlich genug von einer derartigen physiologischen Function. Die Kalkdrüsen (Fig. 3 *kdr*) stehen hier allerdings viel zerstreuter und sind auch weniger in die Augen fallend als bei *Malletia chilensis* (cf. meine

---

1) Genauere Angaben über die Höhe dieses Epithels hätten deswegen keinen Werth, weil die Höhe seiner Zellen mit der Grösse des Individuums beträchtlich zunimmt. Indem ich diese Thatsache, die auch an Zellen anderer Organe hervortritt und gewiss ein hohes biologisches Interesse besitzt, hier nur nebenbei erwähne, behalte ich mir vor, die sich daran knüpfenden Fragen nach Gewinnung bequemern Materials gelegentlich zum Gegenstand einer besondern Untersuchung zu machen.

Nuculidenarbeit, 1898a, p. 346, 347, fig. 4 *kdr*), aber im Bau stimmen sie genau mit denjenigen von *Malletia* überein. Wenn einerseits die Spärlichkeit dieser Elemente bei einer so dünnschaligen Muschel wie *Solemya* ganz begreiflich ist, so ist andrerseits die blosse Thatsache ihres Vorhandenseins unter solchen Umständen von doppeltem Werthe: liefert sie doch einen neuen Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Richtigkeit meiner früher (1898a, p. 347) aufgestellten Vermuthung, dass sich specifische Kalkzellen bei den meisten Lamellibranchiaten nachweisen lassen.

Zum Schluss der Besprechung des Mantelepithels sei noch bemerkt, dass die Epithelien der Kalkzellenzone dorsalwärts sehr bald an Höhe abnehmen, so dass der grösste Theil der äussern Mantelbedeckung von niedrigen, cubischen Zellen gebildet wird (cf. Fig. 3). Ein ähnliches Epithel bekleidet auch — von weiter unten zu erwähnenden Ausnahmen abgesehen — die der Mantelhöhle zugekehrte Innenfläche des Mantels.

Die Musculatur des Mantelrandes, durch welche derselbe seine Verdickung erfährt, zeigt längs und quer verlaufende Fasern. Die erstern, dem Mantelrand parallel gerichteten treten besonders in der Innenfalte hervor, während in der Aussenfalte nur wenige Bündel vorhanden sind (Fig. 3 *ifr* u. *afr*). Umgekehrt ist die Transversalmusculatur in der Innenfalte nur durch einen dünnen Strang vertreten, welcher unter dem Epithel ihrer Aussenfläche entlang zieht (Fig. 3) und sich da, wo die Innenfalten mit einander verwachsen sind, vermittelst einiger, die Mediane durchquerenden Fasern mit demjenigen der andern Seite in Verbindung setzt. Sehr bedeutend ist dagegen die Transversalmusculatur in der Aussenfalte und den angrenzenden Theilen des Mantelrandes entwickelt. Es ziehen hier zahlreiche, schon mit blossem Auge erkennbare (cf. Fig. 1) starke Bündel, sich gegenseitig überkreuzend, von einer Stelle der Aussenfläche zu einer andern, dorsalwärts davon gelegenen (cf. Fig. 3). Da die am meisten ventralwärts liegenden Bündel das Kalkschalenepithel nicht erreichen, sondern sich an dem Epithel des den Kalkschalenrand überragenden Periostracums ansetzen (cf. Fig. 3), so kann man sagen, dass sich bei *Solemya* die eigentliche „Mantellinie“ bis auf das überstehende Periostracum erstreckt. Jeden Falls kommt auch an der Innenfläche der Kalkschale auf diese Weise noch eine sehr breite, aber undeutlich begrenzte „Mantellinie“ zu Stande. Die physiologische Bedeutung des ganzen Muskelapparats ist jeden Falls darin zu suchen, dass mit seiner Hülfe die nur vom Periostracum bedeckten Theile der Mantelränder nach Art

einer Mantelrandklappe schnell zwischen die Ränder der Kalkschalen retrahirt werden können[1]). Die Musculatur des Branchio-Analsiphos ist nur in geringem Grade differenzirt: es treten in dem sie bildenden Fasergeflecht eine dicht unter der Innenfläche des Siphos verlaufende schwache Längsmuskelschicht und eine nach aussen davon gelegene Ringmuskelschicht nur wenig deutlich hervor.

Die Verhältnisse der an der Dorsalseite des Thieres liegenden Manteltheile gestalten sich bei *Solemya* viel einfacher als bei den Nuculiden. Indem die Falten der beiderseitigen Mantelränder nahe am Vorderende, resp. nahe am Hinterende der Rückenlinie mit einander verwachsen, ist die letztere in ihrer ganzen Länge von einem Epithel bedeckt, welches mehr oder minder dem hohen, Periostracum secernirenden Epithel der Aussenfalten gleicht. Dasselbe geht lateralwärts durch Vermittlung einer meist deutlich abgesetzten, Kalkzellen führenden Zone in das flachzellige Integument der Mantelseitenflächen über und wird im Allgemeinen von ziemlich hohen Zellen gebildet. Da es aber in den verschiedenen Regionen auch verschiedenen Theilen des Ligaments als Matrix dient, so bleibt der Charakter seiner Zellen doch nicht überall genau derselbe, und man wird daher gut thun, die Betrachtung der einzelnen Abschnitte dieses Rückenepithels mit derjenigen des Ligaments zu verbinden[2]).

Das Letztere schliesst sich in seinem morphologischen Aufbau eng an dasjenige der Nuculiden an (cf. meine Nuculidenarbeit 1898a, p. 360—363, fig. 13, 14, 15, 21): es besteht wie dieses aus einer vordern, einer mittlern und einer hintern Schicht. Die vordere Schicht, welche dorsalwärts vom Vorderende des vordern Adductors an der Verwachsungsstelle der Mittelfalten und dem Vereinigungspunkte der beiderseitigen Periostraca beginnt, besitzt zwar nur einen geringen Transversaldurchmesser, aber eine ganz bedeutende Länge und nimmt den allergrössten Theil der graden Rückenlinie ein. Sie hat die Gestalt einer dorsalwärts ausgehöhlten Rinne mit verdicktem Boden und ist in einer Furche gelegen, welche in der dorsalen Medianlinie tief in den Thierkörper einschneidet. Das Epithel dieser Furche ist an

---

1) Wie schon oben bemerkt wurde, findet eine solche Zurückziehung fast regelmässig bei der Conservirung statt.

2) Da gute Beschreibungen über die allgemeine äussere Gestalt der *Solemya*-Schale in der Literatur bereits vorhanden sind, so kann die nachfolgende Schilderung des Ligaments, Periostracums und der Kalkschale sich auf die feinern Details und den gegenseitigen Zusammenhang dieser Theile beschränken.

den lateralen Wänden derselben ziemlich hoch und erscheint nur im Grunde der Rinne etwas abgeflacht. Nach hinten zu verliert die Ligamentfurche allmählich an Tiefe, und kurz vor der Stelle, wo sie gänzlich verstreicht, buchtet sich das Epithel der Rückenhaut in der Medianlinie dorsalwärts vor, wobei das hier schon etwas dicker gewordene Ligament sich den veränderten Formverhältnissen seiner Unterlage dicht anschmiegt und daher eine ventrale Aushöhlung zeigt (Fig. 8 *vl*). In dieser Gegend, welche schon weit hinten am Thierkörper gelegen ist und etwa dem Vorderende der Ansatzfläche des M. retractor pedis posterior an der Schale entspricht, beginnt die mittlere Schicht des Ligaments, der sogenannte „Knorpel" (Fig. 7 u. 8 *ml*). Das zugespitzte Vorderende desselben liegt der vordern Schicht in der Medianlinie dorsalwärts auf und wird anfänglich von den lateralen Partien der letztern lateralwärts umfasst. Nach hinten zu breitet sich die mittlere Schicht aber sehr bald lateralwärts und ventralwärts bedeutend aus, während das ventralwärts von ihr gelegene und in zwei laterale Zipfel gespaltene (cf. Fig. 8) Hinterende der vordern Schicht nach hinten zu immer schmaler wird und schliesslich aufhört (Fig. 7 *vl*). Schon vor dieser Stelle wird die mittlere Schicht indessen selbst wieder von dem dünnen Vorderende der hintern Schicht (Fig. 7 u. 8 *hl*) überlagert, und so kommt es, dass man bei *Solemya* auf einem Transversalschnitt alle drei Schichten des Schlossbandes zugleich antrifft (cf. Fig. 8 *vl*, *ml* u. *hl*). Die mittlere und die hintere Schicht verhalten sich im Wesentlichen ebenso wie bei den Nuculiden, und es sind an ihnen nur einige Einzelheiten hervorzuheben. Zunächst bemerkt man, dass beide nach hinten zu besonders in transversaler Richtung an Grösse stark zunehmen (cf. Fig. 9 *ml* u. *hl*) und so bei weitem die Hauptmasse des Ligaments ausmachen. Die mittlere Schicht baucht sich auch ventralwärts bedeutend vor, und es kommt durch sie eine tiefe Einbuchtung der sonst graden Rückenlinie zu Stande (Fig. 1 u. 7). Die grösste Breitenausdehnung erreicht die hintere Schicht am Hinterende der Ligamentleisten, wo ihre flachen, lateralen Ausbreitungen den Dorsalrand des hintern Adductors erreichen. Da diese Seitentheile der hintern Schicht von der kalkigen Schale überdeckt werden und also innerhalb derselben liegen, so erscheinen sie makroskopisch leicht als hintere, bräunlich gefärbte Fortsetzungen der kalkigen Ligamentleisten und sind auch von Philippi (1835, p. 272) als solche beschrieben worden. Sie erstrecken sich als dünne Lamellen bis kurz vor das Hinterende des Ligaments, wo dann plötzlich eine Verschmälerung der hintern Schicht eintritt und ledig-

lich die mediane, mit dem Periostracum in Verbindung stehende Partie derselben übrig bleibt. Diese hat eine ähnliche, rinnenförmige Gestalt wie die vordere Schicht, ist aber nur sehr kurz und spaltet sich wenig vor dem Hinterrand des hintern Adductors in die beiderseitigen Periostraca. Natürlich ist mit der erwähnten lateralen Ausbreitung der beiden hintern Ligamentschichten auch eine solche des darunter liegenden Epithels verbunden, dessen Zellen gerade hier eine grosse Höhe erreichen und dicht gedrängt stehende, schmale, spindelförmige Gestalten annehmen (cf. Fig. 7). In der feinern Structur seiner Schichten schliesst sich das Ligament von *Solemya* ebenfalls eng an dasjenige der Nuculiden an (cf. meine Nuculidenarbeit 1898 a, p. 362, 363, fig. 13, 14, 15 u. 21). Zunächst ist in allen drei Abschnitten des Ligaments eine deutliche Schichtung vorhanden, welche der Oberfläche des secernirenden Epithels parallel gerichtet ist[1]). Ausserdem tritt in der mittlern Schicht an Sagittalschnitten eine von vorn und dorsalwärts nach hinten und ventralwärts gerichtete Streifung hervor, welche an solchen Exemplaren besonders deutlich wird, deren Ligament eine Infiltration mit schwarzen Pigmentkörnchen aufweist, da letztere immer in der Richtung der Streifen angeordnet sind (Fig. 7 *ml*). Daraus nun, dass dieselbe Streifung und dieselben Reihen der Pigmentkörnchen an Transversalschnitten als senkrecht zur Oberfläche des Epithels gerichtete Linien erscheinen (Fig. 9 *ml*), ergiebt sich eine fibrilläre Structur der mittlern Ligamentschicht, deren einzelne Elemente von vorn und dorsalwärts nach hinten und ventralwärts gerichtet sind und annähernd in den Sagittalebenen liegen. Makroskopisch lässt sich dieselbe daran erkennen, dass in der angegebenen Richtung die grösste Spaltbarkeit des knorpligen Schlossbandes liegt, welches man mechanisch leicht in feine, bei auffallendem Licht durch Interferenz grünlich irisirende, elastische Fibrillen zerlegen kann. Im vordern und hintern Abschnitt des Ligaments tritt von einer derartigen fibrillären Structur nur sehr wenig hervor, dagegen lässt sich hier jene der Oberfläche des Epithels parallel verlaufende Schichtung meist unschwer nachweisen, zumal sie in diesen Theilen des Ligaments die Anordnung der Pigmenthäufchen bestimmt (Fig. 7 *hl*). Uebrigens muss bemerkt werden, dass es oft schwer hält, die verschiedenen Ligamentschichten überall streng von einander zu unterscheiden, da

---

1) Eine derartige Schichtung zeigt, wie ich hier zur Ergänzung meiner frühern Darstellung (l. c.) noch bemerken will, auch der Ligamentknorpel der von mir untersuchten Nuculiden ziemlich deutlich.

einmal häufig Uebergangsschichten zwischen ihnen vorhanden sind (cf. Fig. 7—9), und ferner auch die Färbbarkeit mit Hämatoxylin, welche im Allgemeinen nur der mittlern Schicht zukommt, sich bei ältern Exemplaren auf Theile der andern Schichten erstrecken kann.

Das äusserst dicke und feste Periostracum, über dessen Entstehung am Mantelrand bereits oben das Nöthigste gesagt worden ist, verhält sich zum Ligament ebenso wie dasjenige der Nuculiden (cf. meine Nuculidenarbeit, 1898a, p. 362, fig. 13, 14, 15, 17, 21 *po*): es geht am Rücken continuirlich in die verschiedenen Ligamentschichten über (cf. Fig. 8 u. 9 *po*), und nur an der Stelle, wo der vorderste Abschnitt der mittlern Schicht dorsalwärts frei zu Tage liegt und ein bröckliges Aussehen hat, scheint dieser Zusammenhang stellenweise unterbrochen. Ueberhaupt ist das Periostracum in der Gegend der Wirbel viel dünner als in den lateralen und ventralen Regionen der Schale, was ja ohne weiteres begreiflich ist, da das an jenen Stellen gelegene Periostracum doch als das älteste in seiner Dicke ursprünglich den Verhältnissen einer viel kleinern Schale angepasst war und von einem viel kleinern Mantelrande secernirt wurde als das Periostracum der später entstandenen Schalentheile. Mikroskopisch erkennt man an Querschnitten des Periostracums eine lamellöse Schichtung, und es tritt gewöhnlich eine dunklere, äussere und eine hellere, innere Zone in demselben besonders deutlich hervor (Fig. 3, 12 u. 13 *po*). Bei manchen Individuen findet sich auch im Periostracum, ähnlich wie im Ligament, eine Ablagerung schwarzer Pigmentkörnchen. welche meistens an gleichmässig vertheilten Stellen angehäuft sind und daher öfter (Deshayes, 1844—1858, p. 113; Fischer, 1887, p. 1157) die Bemerkung veranlasst haben, das Periostracum von *Solemya* sei fein punktirt. Merkwürdiger Weise scheint dieses Pigment nur in denjenigen Theilen des Periostracums aufzutreten, welche bereits die Kalkschale überziehen; wenigstens habe ich es in dem die Kalkschalen ventralwärts überragenden Abschnitt desselben niemals gefunden.

Ich wende mich nun zur Schilderung der Structurverhältnisse, welche die Kalkschalen bieten. Da hier mit zunehmendem Alter des Thieres eine Complication eintritt, so will ich zunächst die Befunde mittheilen, welche sich an den in Neapel gesammelten kleinern Exemplaren[1]) ergeben. Die Kalkschale besteht bei ihnen der Hauptsache nach nur aus einer Prismenschicht, die ich im Gegensatz zu einigen,

1) cf. den Abschnitt: „Material und Untersuchungsmethode“.

noch zu erwähnenden, localen Bildungen als primäre Prismenschicht (Fig. 12 *pr*) bezeichnen will. Betrachtet man dieselbe von der Fläche, so zeigt sich, dass die sie zusammensetzenden Elemente keineswegs in allen Regionen der Schale die typische Prismenform aufweisen (cf. Fig. 10)[1]. Der Hauptsache nach sind es nur zwei Bezirke, in denen die Querschnitte der von Conchiolinhäutchen begrenzten Räume wirklich polygonale Gestalt haben: eine in der vordern Schalenhälfte ungefähr in der Mitte gelegene Region und eine zweite von geringerer Ausdehnung, welche der erstgenannten gewissermaassen in der hintern Schalengegend entspricht. Beiden ist gemeinsam, dass sie mit ihren verjüngten proximalen Enden den dicht vor dem knorpligen Ligament gelegenen Schalenwirbel erreichen, aber die hintere Region unterscheidet sich dadurch von der vordern, dass sie nicht wie diese stellenweise den Schalenrand selbst berührt. In allen andern Theilen der Schale sind die Prismen in der Richtung einer der Schalenoberfläche parallel gerichteten Queraxe, und zwar derjenigen, welche ungefähr senkrecht zum Schalenrand steht, sehr stark verbreitert und erscheinen als lang gezogene, bandförmige Gebilde, deren Seitenwände im hintern Theil der Schale nach dem Wirbel zu convergiren, während sie im vordern Abschnitt derselben in den schmalen Bezirk zusammenlaufen, der die Verbindung zwischen der vordern, aus Prismen mit polygonalem Querschnitt bestehenden Region und dem Schalenwirbel darstellt und wie eine vordere Verlängerung dieses Wirbels erscheint (cf. Fig. 10). Es sei noch bemerkt, dass der Verlauf der lang gestreckten Prismenwände, besonders bei ältern Exemplaren, durch allerlei Unregelmässigkeiten gestört wird, indem entweder in gewissen, zum Schalenrand parallelen Zonen („Anwachsstreifen") schwache Knickungen aller Wände (cf. Fig. 10) vorhanden sind, oder indem sogar durch das Auftreten von Querwänden streckenweise eine polygonal-prismatische Structur zu Stande kommt. Endlich können ausnahmsweise die Wände selbst distalwärts gespalten sein und so Räume umschliessen, welche gar nicht mehr mit der Oberfläche des Mantels in Berührung stehen. Wie man bei Betrachtung der Fig. 10 erkennt, gehen die lang gezogenen Prismen an den Grenzen der beiden oben erwähnten Bezirke mit polygonalen Prismen ganz allmählich in die letztern über, und man sieht auf den ersten Blick,

---

1) In Betreff der schematischen Fig. 10, welche die fraglichen Verhältnisse besser erläutert, als es eine Beschreibung vermag, sei auf die Figurenerklärung verwiesen.

dass ein principieller Unterschied zwischen beiden Formen keineswegs besteht. An Querschnitten durch die entkalkte Prismenschicht [1]) lassen sich folgende Details in der Structur der Conchiolinwände erkennen. Dieselben färben sich mehr oder weniger stark mit Hämatoxylin und zeigen neben einer undeutlichen, der Schalenoberfläche parallel gerichteten Streifung (Fig. 12 *pr*) eine deutlich fibrilläre Structur, deren Faserrichtung auf der Oberfläche der Schale senkrecht steht (Fig. 12 *pr*) und welche bei pigmenthaltigen Schalen dadurch noch mehr hervortritt, dass die Pigmentkörnchen immer in der Richtung der Fibrillen reihenförmig angeordnet sind. In denjenigen Schalen, welche eine stärkere nachträgliche Verdickung erfahren haben, treten ferner selbständige Conchiolinlamellen auf, welche im grössten Theil ihres Verlaufs der Schalenoberfläche ungefähr parallel gerichtet die Prismenwände nahe deren Basis senkrecht durchsetzen (cf. Fig. 12 *r*) und nur in der Nähe des Kalkschalenrandes, ebenso wie die ihnen gleichgerichteten Querstreifungslinien der Prismenwände, nach der äussern Oberfläche der Schale zu verlaufen (cf. Fig. 11). In besonders dicken Schalentheilen liegen oft mehrere solcher Querlamellen dicht über einander, ohne dass aber dadurch die eigentlich prismatische Structur an diesen Stellen vollkommen verwischt würde. Die Prismenwände werden unterhalb jener Lamellen, d. h. epithelwärts von ihnen, nur in so fern etwas undeutlicher, als hier eine schärfere Sonderung der sie zusammensetzenden Primitivfibrillen eintritt (cf. Fig. 12), eine Sonderung, welche in extremen Fällen zu einer förmlichen Zerfaserung der Prismenwände führen kann. Die kalkige Grundsubstanz, welche die Räume zwischen den Conchiolinwänden erfüllt, erscheint auf Schliffen homogen (Fig. 13 *pr*), besitzt aber nicht in allen Prismen und oft sogar nicht einmal in allen Theilen desselben Prismas die gleiche Durchsichtigkeit, sondern ist an vielen Stellen mehr oder minder opak [2]). Am Rande der Kalkschale endet die Prismenschicht, deren Conchiolinwände hier dünner sind als in ältern Schalentheilen, mit scharfer Kante und zwar genau an der Stelle, wo sich an der äussern Mantelfläche das schon beschriebene Kalkzellenepithel befindet (Fig. 3 *pr*). Am Rücken erstreckt sich die primäre Prismenschicht — ähnlich wie die Perlmutterschicht bei den Nuculiden (cf. meine Nuculidenarbeit,

---

1) Querschliffe durch die nicht entkalkte Schale lassen die Structur der Conchiolinwände lange nicht so deutlich erkennen (cf. Fig. 12).

2) Vermuthlich hat Carpenter (1847, p. 106, tab. 9, fig. 37) in den „dark cells“ der Schale von *Solemya australis* Lam. solche dunklen Stellen vor Augen gehabt (cf. auch Woodward, 1851—1856, p. 271).

1898, p. 365, fig. 15 u. 17) — theilweise bis auf die Dorsalfläche des Ligaments hinauf. Die hintere Gegend der vordern Schicht sowie die ganze mittlere und hintere Schicht desselben sind an den lateralen Partien ihrer Dorsalfläche von der primären Prismenschicht überlagert, welche sich als dünne Lamelle zwischen Periostracum und Ligament hineinschiebt (cf. Fig. 8, 9, 10 *pr*) und am hintern Ende der hintern Ligamentschicht bis fast zur Medianlinie reicht. Wenn man also die Lage des Ligaments in seinem Verhältniss zur primären Prismenschicht betrachtet, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass es als „ganz innerliches" aufzufassen ist.

Aber gerade in der Umgebung der hintern und umfangreichsten Ligamentabschnitte repräsentirt die primäre Prismenschicht keineswegs wie an den meisten andern Stellen die gesammte Kalkschale, sondern es sind hier starke, innere Verdickungen der letztern vorhanden, welche das Ligament als ein zwischen den Kalkschalen gelegenes erscheinen lassen. Diese Verdickungen, die man als secundäre Verdickungsleisten bezeichnen kann, beginnen jederseits am dorsalen Schalenrande in der Gegend des Hinterendes der vordern Ligamentschicht mit einem gemeinsamen Vorderende und erstrecken sich von hier divergirend als zwei an der innern Schalenfläche deutlich hervortretende Leisten nach hinten. Die dorsalere und grössere von beiden ist die directe hintere Fortsetzung des beiden Leisten gemeinschaftlichen Vorderstückes; sie liegt unmittelbar am dorsalen Rande der Kalkschale und bildet dort eine Nymphe[1]) zur Aufnahme und Befestigung der Haupttheile des Ligaments an der Kalkschale. Sie legt sich den betreffenden Schichten desselben sehr innig an. Mit den lateralen Hinterenden der vordern Schicht verbindet sie sich dorsalwärts von dieser (Fig. 8 *dvl*)[2]), rückt dann aber an der mittlern Schicht auf die laterale Seite des Ligaments (Fig. 9 *dvl*). Sie erstreckt sich ungefähr so weit nach hinten wie die

1) In der Literatur ist diese Leiste, welche ein wichtiges, systematisches Merkmal der *Solemya*-Schale bildet, leider häufig (Poli, 1791, p. 42, 43; Lamarck, 1818, p. 488; Sowerby, 1820; Scacchi, 1833, p. 4; Deshayes, 1835, p. 123, 124; Bronn, 1862, p. 475) als Cardinalzahn beschrieben worden — eine Bezeichnung, welche wohl besser durch den Ausdruck „Nymphe" ersetzt wird, da sie leicht Irrthümer veranlassen kann (cf. z. B. Leunis, 1883, p. 1029, wo ausser der Ligamentleiste auch noch fälschlich ein Hauptzahn erwähnt wird).

2) Diese Verbindung ist theilweise eine so innige, dass die prismatische Structur der Nymphe eigentlich ohne scharfe Grenze in die homogene Masse des Ligaments übergeht (cf. Fig. 8).

mittlere Schicht, an deren hinterm Ende — ungefähr oberhalb der Mitte des hintern Adductors — die schon erwähnte plötzliche Verbreiterung der hintern Schicht eintritt, so dass es bei makroskopischer Betrachtung den Anschein hat, als sei diese ja auch unterhalb der primären Prismenschicht gelegene Verbreiterung geradezu die hintere Fortsetzung der kalkigen Nymphe. Die engen Beziehungen zwischen der hintern Schicht des Ligaments und den secundären Verdickungsleisten der Prismenschicht werden noch dadurch vermehrt, dass die Hinterenden der erwähnten flachen lateralen Ausbreitungen des Ligaments jederseits ganz allmählich in sehr schmale und niedrige Prismen übergehen, welche hier in einem kleinen Bezirk der Schale eine schwache innere secundäre Verdickungslamelle der primären Prismenschicht darstellen. Ausser der dorsalen Verdickungsleiste, der eigentlichen „Ligament-Nymphe", existirt nun noch, wie bemerkt, eine zweite schwächere und mehr ventralwärts gelegene. Dieselbe entspringt aus dem gemeinsamen vordern Anfangsstück beider Leisten gleich hinter dem Vorderende der mittlern Ligamentschicht und zieht als eine schwache, makroskopisch bräunlich bis schwarz pigmentirt erscheinende[1]) Erhabenheit der innern Schalenfläche am Vorderrande des hintern Adductors entlang ventralwärts und nach hinten (Fig. 9 *lvl*), um erst ventralwärts von letzterem zu verstreichen. Beide Verdickungsleisten der primären Prismenschicht, die dorsale sowohl wie die laterale, unterscheiden sich in ihrer Structur wesentlich von der sie überdeckenden primären Prismenschicht, gegen welche sie überall scharf abgegrenzt sind. Zwar weisen auch sie ein deutliches prismatisches Gefüge auf, aber die zusammensetzenden Prismen sind dünnwandiger, bedeutend höher und dabei viel schmaler (Fig. 8 *dvl* u. 9 *dvl* u. *lvl*) als diejenigen der primären Prismenschicht und werden auch häufiger als diese von zahlreichen Querlamellen durchsetzt, deren Verlauf den Zuwachsmodus der Verdickungsleisten klar veranschaulicht (cf. Fig. 9 *dvl* u. *lvl*).

Die vorstehende Schilderung der Structurverhältnisse, welche die Kalkschalen der verhältnissmässig kleinen Neapeler Exemplare zeigen, bedarf nun noch einer Ergänzung. Bei der Untersuchung von Dünnschliffen und entkalkten Schnitten durch einige besonders grosse und

---

1) Wegen dieser Färbung hat Deshayes (1844—1858, p. 114, tab. 19, fig. 3 d) die genannte Leiste irrthümlicher Weise für einen Theil des Ligaments gehalten.

dickwandige Schalen[1]) ergab sich nämlich, dass zwar nach dem Rande zu eine allmähliche Erhöhung und Vergrösserung der primären Prismen eingetreten war, dass aber die Verdickung der ältesten, mittlern Schalentheile durch eine darunter gelagerte, scheinbar ganz anders geartete Schicht erfolgt war (Fig. 11 *ls*). Dieses Resultat ist um so überraschender, als sich weder an entkalkten Schnitten noch an Dünnschliffen durch die dünnwandigen Neapler Schalen irgend wo eine Spur von dem Vorhandensein einer solchen Schicht nachweisen lässt. Die genannte, zuweilen ziemlich mächtige Schicht ist meist durch eine hellere, undeutlich prismatische Zone von der primären Prismenschicht scharf geschieden; ihre körnig pigmentirte Substanz erscheint auf Dünnschliffen viel dunkler (Fig. 13 *ls*) und färbt sich auch an entkalkten Schnitten viel intensiver durch Hämatoxylin als die primäre Prismenschicht. Eine prismatische Structur ist zwar bei genauerer Untersuchung in ihr nachzuweisen, aber dieselbe tritt sehr zurück gegen eine ausgesprochen lamellöse Schichtung, welche der Schalenoberfläche parallel verläuft (Fig. 12 *ls*) und an die Schichtungsweise des Perlmutters anderer Muscheln erinnert[2]).

Nachdem hiermit die Beschreibung der Schale vollendet ist, soll im Nachfolgenden einigen theoretischen Betrachtungen über dieselbe Raum gegeben werden. Bevor ich die rein ontogenetischen Beziehungen zwischen Mantel und Schale einer nähern Prüfung unterziehe, will ich zunächst den Versuch machen, die vorliegenden Verhältnisse mit den von mir früher (1898 a, p. 365—373, fig. 22 A u. B) geäusserten Ansichten über die Phylogenese der Muskelschale in Einklang zu bringen und durch einige speciellere Bemerkungen vom phylogenetischen Standpunkt aus zu erläutern.

---

1) Einige derselben, welche ich der Güte des Herrn Geh. Regierungsraths Prof. Dr. v. Martens verdanke, stammen aus Sicilien, einige andere, von mir käuflich erworbene aus der Adria.

2) Eine ähnliche Verdickungsschicht scheint auch bei *Solemya australis* Lam. vorhanden zu sein. Wenigstens sagt Carpenter, welcher (1847, p. 106, tab. 8, fig. 36, tab. 9, fig. 37—40) die Schalenstructur dieser Species kurz untersucht hat, dass die „cellular structure“ nur an der äussern Oberfläche der Schale deutliche Grenzlinien aufweise, nach innen zu aber allmählich undeutlicher werde. Für einen sichern Vergleich ist indessen die Carpenter'sche Darstellung — die einzige, welche bisher über die Structur der *Solemya*-Schale existirte — leider zu knapp und ungenau, da dieser Forscher, wohl in der Voraussetzung, dass die Schale überall gleichmässig gebaut sei, nur einzelne Schalenstücke und Schliffe, nicht aber die ganze Schale untersucht hat.

Betrachten wir in erster Linie die allgemeinen Formverhältnisse und die Beziehungen zwischen Mantel und Schale bei *Solemya*, so ergeben sich für die theoretische Bewerthung derselben keine ernstlichen Schwierigkeiten. Wir sehen auch hier das unter der Schale gelegene Mantelepithel in zwei Portionen, das primäre und das secundäre Schalenepithel, deutlich gesondert. Das erstere ist in typischer Form an der medialen Dorsalgegend und am Mantelrand in grosser Ausdehnung verbreitet und erleidet nur an der letztern Stelle durch das Auftreten der radiären Ursprungsstellen des Periostracums eine etwas weiter gehende Differenzirung. Das secundäre Kalkschalenepithel ist ebenfalls typisch gestaltet: es erscheint im grössten Theil der äussern Mantelfläche stark abgeplattet und erhebt sich nur unter dem Rande der Kalkschalen zu etwas grösserer Höhe, ist aber hier bei *Solemya* noch schärfer als bei den Nuculiden von dem primären Schalenepithel geschieden. Kann man so viele der besondern Eigenthümlichkeiten am Mantel und an der Schale von *Solemya* unschwer als Specialfälle auf das allgemeine Grundschema der Muschelschale zurückführen, so giebt es doch immerhin einige Punkte, deren Erklärung grössere Schwierigkeiten verursacht. Der wichtigste derselben ist wohl die auffallende Kürze der dorsalen Mantel- und Schaleneinbuchtungen, die hier, wie oben aus einander gesetzt wurde, nur bis an den vordern, resp. hintern Adductor reichen, indem das Ligament über die ganze Rückenlinie verbreitet ist. Auf den ersten Blick hin wird man geneigt sein, in dieser geringen Ausdehnung der dorsalen Mantelrinnen bei einer so niedrig stehenden Form wie *Solemya* ein schlechthin primitives Verhalten zu sehen. Aber eine Betrachtung der ganzen Gestalt und Organisation von *Solemya* lehrt, dass hier ebenso wie bei den meisten Muscheln schon eine starke Verlängerung des hintern Körperendes stattgefunden hat[1]), und dieser Umstand muss meiner frühern Darlegung nach (1898, p. 367—371, fig. 22 A u. B) mit dem Persistiren einer geringen hintern dorsalen Mantel- und Schaleneinbuchtung wenigstens unvereinbar erscheinen. Der Widerspruch verschwindet indessen, wenn man die eigenthümliche Lebensweise der Solemyen in den Kreis der Betrachtung zieht. Wie nämlich beobachtet wurde (cf. de Saulcy, 1838, p. 102; Fischer, 1887, p. 1157), leben die Solemyen nicht wie viele andere Muscheln in der Nähe der Ober-

1) Dies documentirt sich bereits äusserlich daran, dass die eigentliche Visceralmasse im vordersten Abschnitt des Thieres zusammengedrängt ist (cf. Fig. 1).

fläche des Sandes, sondern graben sich bis 50 cm tief in denselben ein, so dass sie vollständig von Sandmasse umhüllt sind. Natürlich muss ein solches Leben in der Tiefe des Sandes mancherlei Modificationen und Anpassungserscheinungen in der Körpergestalt zur Folge haben. Eine Verlängerung des Körpers war vor allem vortheilhaft, und diese Verlängerung wird wie bei andern Muscheln zunächst am hintern Körperende erfolgt sein. Denn einmal muss man sich vor Augen halten, dass der Uebergang zu dem Leben im tiefen Sande nur ganz allmählich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung erfolgt sein kann, dass also die Vorfahren der heutigen Solemyen in einem gewissen Zeitpunkt sich noch mit den oberflächlichen Sandschichten begnügten und unter Umständen denselben Lebensbedingungen unterworfen waren, welche auch bei andern Muscheln eine theilweise Verlängerung der hintern Körpergegend bewirkten. Aber selbst nachdem die Thiere bereits zu einem Leben in grösserer Tiefe des Sandes definitiv übergegangen waren, musste eine weitere Verlängerung des hintern Körperendes für sie nützlich sein. Denn da man wohl anzunehmen hat, dass die zwischen den Sandkörnchen befindlichen Wassertheile in Bezug auf ihren absoluten Sauerstoffgehalt zur Respiration weniger geeignet sind, jeden Falls aber schon wegen ihrer geringen Menge den Thieren relativ weniger Sauerstoff zur Athmung darbieten, als das über der Oberfläche des Sandes stehende Wasser, so war für die dem „Tiefsandleben“ sich anpassenden Thiere eine Vergrösserung der Kiemen vor allem von Nöthen. Wegen der Lage dieser Organe konnte dieselbe aber nur im Zusammenhang mit einer gleichzeitigen Verlängerung des hintern Körperendes erfolgen. Fragen wir uns nun weiter, wie diese bei *Solemya* ja grade sehr auffallende Formveränderung mit dem Persistiren einer kurzen, hintern, dorsalen Mantelrinne vereinbar ist. Auch darauf lässt sich bei Berücksichtigung der Lebensweise leicht eine Antwort finden. Als weitere Anpassungserscheinung bildete sich nämlich bei *Solemya* eine unten noch näher zu besprechende Art der Fortbewegung aus, welche es dem Thiere möglich macht, sich nicht nur in den Sand einzugraben, sondern denselben auch nach allen erdenklichen Richtungen hin zu durchmessen. Diese freie Bewegungsmöglichkeit wurde nun in einfachster Weise dadurch erreicht, dass die Austrittsstelle des Fusses und damit das Actionsfeld desselben an resp. vor das Vorderende des Thieres verlegt wurde. Um dem Fusse hier einen bequemen Austritt zu gestatten, muss aber am Vorderende eine möglichst grosse Excursionsfähigkeit der Schalen- und Mantelklappen vorhanden sein. Dieser hohe Grad von Excursionsfähigkeit

wurde, wie schon bei der Besprechung des Siphos erwähnt worden ist, dadurch erreicht, dass der mittlere „knorplige“ Abschnitt des Ligaments, dessen Druckelasticität ja das Hauptmoment bei der Schalenöffnung bildet, ganz nahe an das Hinterende der Schale verlegt wurde. Natürlich war eine solche Verlagerung mit der Bildung einer tiefen hintern dorsalen Mantelrinne ganz unvereinbar. Stellt sich so die Kürze der hintern dorsalen Mantelspalte bei *Solemya* keineswegs als ein absolut primitives Verhältniss dar, so ist andrerseits kein triftiger Grund vorhanden, in der Kürze der vordern dorsalen Mantelspalten etwas anderes als ein schlechthin ursprüngliches Merkmal zu erblicken. Zwar hat diese Einrichtung zunächt einen dysteleologischen Anstrich, da sie ja die Excursionsfähigkeit des vordern Schalenklappentheils einzuschränken scheint; aber wenn man bedenkt, dass gerade der vorderste Abschnitt des Ligaments nur dünn und dabei elastisch ist und auch wegen seiner starken Einfaltung die Möglichkeit einer lateralen Verbreiterung und Streckung nicht ausschliesst, so erkennt man, dass durch diesen Theil des Ligaments eine Entfernung der beiden Schalenklappen von einander keineswegs unmöglich gemacht wird. Dazu kommt noch, dass dem vordern Ligamentabschnitt bei der verlängerten Gestalt der Schale die positive Aufgabe zufällt, den Zusammenhang der beiden Schalen an der lang gestreckten Rückenlinie zu bewahren. — Wie man die vorstehend erörterten Beziehungen zwischen Mantel und Schale von *Solemya* als Anpassungserscheinungen an das Leben in der Tiefe des Sandes auffassen kann, so ist dies auch bei vielen andern Eigenthümlichkeiten dieser Körpertheile möglich. So stellt sich die bei einer so niedrig stehenden Form wie *Solemya* höchst auffallende Verwachsung eines grossen Theils der ventralen Mantelränder von jenem Gesichtspunkt aus als eine unbedingt nöthige Schutzvorrichtung dar, deren die Thiere bedürfen, um das Eindringen von Sandkörnchen in den Mantelraum an diesen Stellen zu verhindern. Demselben Zweck dienen ferner die breiten, allein vom Periostracum bedeckten Randzonen des Mantels wenigstens im Bereiche des Fussschlitzes, indem sie sich entweder dicht an die Oberfläche des hervorgestreckten Fusses anschmiegen oder, wenn der letztere zurückgezogen ist, nach Art von Mantelrandklappen die Mantelhöhle nach aussen hin abschliessen[1]). Auch die relative Kleinheit und schmale, spaltenförmige Gestalt der Siphonalöffnung soll wohl einen Schutz gegen

1) Ein solcher Verschluss ist hier um so nöthiger, als die kalkigen Schalenklappen ja am Vorderende etwas klaffen.

eindringende Sandkörnchen gewähren. Was endlich die Schale anbetrifft, so mag die Dicke und grosse Glätte des Periostracums vornehmlich dazu dienen, die Wirkung der fortgesetzten Reibung an den Sandstückchen möglichst abzuschwächen und vielleicht auch chemisch zersetzende Einflüsse, die in tiefern Sand- und Schlammschichten in erhöhtem Maasse vorhanden sind, von den Kalkschalen fern zu halten. Im Gegensatz zum Periostracum fällt an der Kalkschale die ausserordentliche Dünne derselben auf. Diese Eigenschaft, welche ebenso wie der vollständige Mangel an Schlosszähnen an sich wohl ohne weiteres als primärer Charakter zu bezeichnen ist, findet darin ihre Erklärung, dass die stets von einem schützenden Medium umgebenen Thiere einer gegen äussern Druck und Stoss schützenden Schale nicht in demselben Maasse bedürfen wie andere mehr an der Oberfläche des Sandes lebende Muscheln. Man könnte hier den Einwurf machen, dass der Druck der auf dem Thiere lastenden Sandmasse doch jeden Falls eine Verdickung der Kalkschale hätte herbeiführen müssen. Aber darauf ist zu entgegnen, dass die Wirkung dieses Druckes durch die nur wenig lateral comprimirte und fast cylindrische Gestalt der ganzen Schale grade bei *Solemya* stark abgeschwächt wird, und ausserdem finden wir ja auch in der *Solemya*-Schale eine fast rein prismatische Structur, welche durch die senkrecht zur Schalenoberfläche stehende Richtung ihrer Elemente eine grosse Widerstandskraft gegen äussere Druckwirkungen gewährleistet. Man wird daher wohl nicht fehl gehen, wenn man die vorwiegend prismatische Structur der *Solemya*-Schale ebenfalls als eine Anpassungserscheinung an das Leben im tiefen Sande und folglich als einen secundären Charakter auffasst. Zwar hat es viel Verlockendes, den vorliegenden Structurverhältnissen der ja in vielen Beziehungen primitiven *Solemya*-Schale eine phylogenetische Bedeutung etwa in dem Sinne beizumessen, dass eine solche Structur überhaupt die primitivste der Muschelschale sei, aber dagegen sprechen gewichtige Gründe. Einmal ist dem Verhalten der Solemyen-Schale dasjenige der Nuculiden-Schale entgegenzuhalten, welche gar keine eigentliche Prismenschicht aufweist, sondern grade ganz aus Perlmutter besteht[1]). Und muss nicht sogar bei unbe-

1) Da ich meine frühern hierauf bezüglichen Untersuchungen (1898a, p. 364) nur an entkalkten Schalen vorgenommen hatte, so will ich diese Gelegenheit benutzen, um noch eine Beobachtung mitzutheilen, welche ich nachträglich an Dünnschliffen durch die Schale von *Nucula nucleus* gemacht habe. An solchen Flächenschliffen nämlich, in denen die äusserste Schalenschicht getroffen ist, treten deutlich zahlreiche, länglich-

fangener Vergleichung beider Schalenstructuren die rein perlmutterartige der Nuculiden von vorn herein als die weniger complicirte erscheinen? Zieht man ferner in Erwägung, dass die Prodissoconcha vieler Muscheln ebenfalls nur eine Perlmutterschicht aufweist (cf. Jackson, 1890, p. 378), so wird man kein Bedenken tragen, dieses letztere Structurverhältniss als das primitivere und den prismatischen Bau der Solemyenschale als secundäre Anpassungserscheinung aufzufassen. Eine grosse phylogenetische Bedeutung wird indessen diesen Verhältnissen ebenso wenig zuzusprechen sein, wie das Vorkommen einer perlmutterähnlichen Schicht an ältern Schalen uns zu weiter gehenden, phylogenetischen Schlüssen berechtigt. Alle diese Dinge haben vielmehr ein vorwiegend physiologisches Interesse und sollen daher erst weiter unten von letzterm Standpunkt aus näher betrachtet werden. Auch die beiden in der hintern Dorsalgegend der Kalkschale vorhandenen secundären Verdickungen der Prismenschicht können kein allzu grosses phylogenetisches Interesse beanspruchen. Der Entstehungsgrund und die Function der dorsalen Verdickungsleisten ist ohne weiteres klar: dieselben haben sich augenscheinlich im Anschluss an die starke Ausbildung der hintern Ligamentabschnitte als Stützen derselben und gleichzeitig auch als Ansatzflächen der hintern Fussretractoren so mächtig entwickelt. Die Bedeutung und Entstehungsart der lateralen Verdickungsleisten ist nicht ganz so leicht anzugeben; dass aber auch diese zum knorpligen Ligament in einer bestimmten Beziehung stehen, wird durch folgende Ueberlegung deutlich. Da die mittlere Ligamentschicht durch ihre Verlagerung nach hinten in die unmittelbare Nähe des hintern Adductors, ihres Antagonisten, zu liegen kam, so war zunächst eine Verstärkung der dazwischen befindlichen Schalentheile unbedingt nöthig, um hier den einander entgegenwirkenden Kräften des knorpligen Ligaments einerseits und des hintern Adductors andrerseits eine genügende Widerstandsfähigkeit entgegensetzen zu können. Dies wurde einmal dadurch erreicht, dass die hintere Schicht des Ligaments sich unter der Kalkschale bis zum Dorsalrande des hintern Schliessmuskels ausbreitete, und ferner dadurch, dass eine Verdickungsleiste an der Kalkschale selbst auftrat, welche

---

ovale Bezirke hervor, welche längs der Schalenrippen in bestimmter Weise angeordnet sind und welche bereits Carpenter (1847, p. 101, tab. 4, fig. 15) als „tubular structure“ bei *Nucula margaritacea* vollkommen richtig beschrieben und abgebildet hat. Indessen berechtigen uns diese winzigen Differenzirungen der *Nucula*-Schale keineswegs, sie als eine „Prismenschicht“ aufzufassen.

vom knorpligen Ligament zur Ansatzfläche des hintern Adductors zog. Dass diese Verdickungsleiste nun nicht, wie man erwarten sollte, in dorsoventraler Richtung von der Mitte des knorpligen Ligaments zur Ansatzfläche des hintern Adductors geht, sondern die Vorderenden beider in schräg von vorn und dorsalwärts nach hinten und ventralwärts laufender Richtung verbindet, ist nur einfach eine Folge des ontogenetischen Schalenwachsthums. Denn da dieses Wachsthum von dem noch weiter nach vorn gelegenen Schalenwirbel concentrisch ausging, so musste die Ansatzfläche des hintern Adductors schräg nach hinten und ventralwärts vorrücken, während das knorplige Ligament sich längs des Schalenrandes nach hinten verschob. Daraus folgt ohne weiteres, dass die laterale Verdickungsleiste, welche den ältesten, d. h. vordersten Theil des knorpligen Ligaments mit dem ältesten, d. h. vordersten Abschnitt der Muskelansatzfläche verband, beim Weiterwachsen der Schale die beschriebene, schräge Richtung nach hinten und ventralwärts annehmen musste.

Nachdem im Vorstehenden der Versuch gemacht worden ist, die Gestaltungsverhältnisse der *Solemya*-Schale vom wesentlich phylogenetischen Standpunkt aus als Anpassungserscheinungen zu deuten, sollen die nachfolgenden Betrachtungen lediglich den ontogenetischen Wachsthumsmodus dieser Schale zum Gegenstand haben. Denn wenn man angesichts der hier vorhandenen, scheinbar so complicirten Structurverhältnisse an der Meinung festhalten will, dass die Muschelschale ein Secretionsproduct darstellt, so muss man in der Lage sein, auch für diesen Fall die Möglichkeit einer derartigen Entstehungsweise nachzuweisen.

Wir fragen uns zunächst: auf welche Weise können Complicationen und Differenzirungen in einem erstarrenden Secretproduct überhaupt zu Stande kommen? Mit andern Worten: welcher Art sind die Ursachen, welche die unbedingte Gleichförmigkeit eines Secretproducts verhindern? Die erste und wohl zunächst in die Augen fallende Ursache ist darin zu finden, dass die ganze Masse des Secretproducts nicht mit einem Male, sondern nach und nach, in der Zeit, zur Abscheidung gelangt. Da der ganze Thierkörper fortwährenden Veränderungen ausgesetzt ist, welche theilweise in seiner eigenen Natur als belebtes Wesen begründet sind, theilweise auf äussern Einflüssen (Unterschieden in Temperatur, Beleuchtung u. a.) beruhen, so müssen sich diese Wandlungen auch in der Thätigkeit des secernirenden Epithels mehr oder minder deutlich widerspiegeln. In mannigfacher Weise wird daher die Secretionsthätigkeit desselben modificirt werden: besonders günstige Verhältnisse werden sie verstärken, minder günstige werden sie abschwächen und vielleicht zeitweise ganz

sistiren; als Product aller dieser Ungleichmässigkeiten wird aber jeden Falls innerhalb der Secretmasse eine Schichtung zu Stande kommen, welche — wenigstens im Augenblick ihres Entstehens — der Oberfläche des secernirenden Epithels parallel verläuft[1]). Da diese Schichtenbildung die zeitlichen Modificationen des Secretionsvorgangs zur Anschauung bringt, so will ich die vorliegende Art der Differenzirung als chronogene bezeichnen. Ausserdem sind aber noch ganz andere Ursachen denkbar, welche eine Differenzirung der Secretmassen bedingen können. Wenn wir uns vor Augen halten, dass die secernirenden Epithelzellen zwar ein gemeinsames Product liefern, dass aber doch jede einzelne derselben einen für sich bestehenden und in gewissem Sinne selbständigen Organismus darstellt, so werden wir als Ausdruck dieser „Vielköpfigkeit" der Matrix auch eine entsprechende Differenzirung innerhalb des Secrets erwarten dürfen. In dem angenommenen einfachsten Falle, dass jede Epithelzelle einen besondern Secretionsbezirk vorstellt, muss diese Differenzirung so gedacht werden, dass die ganze Secretmasse aus Prismen besteht, welche zur Oberfläche des Epithels senkrecht stehen und deren Basis in Gestalt und Grösse genau der darunter liegenden Epithelzelle entspricht. Alle auf diese Weise entstandenen Structurverhältnisse der Secretmasse, die also eine ganz andere Ursache haben als die chronogene Differenzirung, fasse ich unter dem Namen der cytogenen Differenzirungen zusammen. Dieselben können nun in einigen Specialfällen noch weitere Modificationen erfahren. Stellen wir uns einmal vor, dass die Zellen der secernirenden Matrix nicht dauernd dieselbe Stelle einnehmen, sondern sich in ihrer Gesammtheit während des Secretionsprocesses langsam und allmählich nach einer bestimmten Richtung hin verschieben. In diesem Falle werden auch die von ihnen gebildeten Prismen — oder, wenn man will, Fibrillen — schliesslich nicht mehr zur Oberfläche des Epithels senkrecht stehen, sondern in einem spitzen Winkel gegen dieselbe geneigt sein, dessen Grösse umgekehrt proportional der Geschwindigkeit ist, mit welcher das secernirende Epithel fortschreitet. Nur in einem einzigen Falle könnte eine derartige Structur nicht entstehen: wenn nämlich die sich verschiebende Matrix nur aus einer einzigen Zellenreihe bestände, welche auf ihrer ganzen Länge mit gleich-

1) Meistens werden ja zwar auch die ältern Schichtungsebenen ebenso wie die jüngsten der Oberfläche des secernirenden Epithels parallel gerichtet sein, immerhin aber können in einzelnen Specialfällen doch Complicationen eintreten, welche einen derartig gleichmässigen Verlauf aller Schichten verhindern (cf. S. 124 Fussnote).

mässiger Schnelligkeit vorrückte. Bei einer solchen Anordnung werden die Prismen vielmehr zu langen Bändern werden, die senkrecht auf der Oberfläche des Epithels stehen und durch ihre Richtung den Weg bezeichnen, welchen die zugehörige Epithelzellen eingeschlagen haben.

Versuchen wir nun, uns an der Hand der so gewonnenen allgemeinen Begriffe eine Vorstellung darüber zu bilden, wie die speciellen Structurverhältnisse der *Solemya*-Schale entstanden sind. Was zunächst die chronogene Differenzirung anbelangt, so finden wir eine solche offenbar in sämmtlichen Schalentheilen vor: in den drei Abschnitten des Ligaments (Fig. 7, 8), im Periostracum (Fig. 12) und endlich auch in der Kalkschale. Wir sehen hier aber gleich, dass diese Structurform keineswegs in allen Schalentheilen mit gleichmässiger Deutlichkeit hervortritt; während sie im Periostracum die einzige erkennbare Differenzirung darstellt, ist sie in der kalkigen Schale, wenigstens der jüngern, fast vollständig von der prismatischen Structur verdeckt und nur durch die Querstreifung der Prismenwände und durch etwaige Querlamellen vertreten (Fig. 11 *pr*). Cytogene Structurverhältnisse finden sich ebenfalls in allen Schalentheilen, weisen aber sehr mannigfaltige Modificationen auf. Eine besonders typische Form zeigt sich in der mittlern Schicht des Ligaments, deren schräg von vorn und dorsalwärts nach hinten und ventralwärts gerichtete fibrilläre Structur jeden Falls darauf zurückzuführen ist, dass ihre Matrix sich während der Secretion allmählich nach hinten verschoben hat — ein Vorgang, dessen Nothwendigkeit ja ohne weiteres einzusehen ist, da alle hinter dem Schalenwirbel gelegenen Abschnitte des Ligaments sich beim Wachsthum der Schalen offenbar immer weiter von den Wirbeln nach hinten entfernen müssen. Auch die Uebereinanderlagerung der drei Abschnitte des Ligaments, die man als eine Schichtung der ganzen Ligamentmasse von vorn und dorsalwärts nach hinten und ventralwärts auffassen kann, ist wohl auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Denn wie ich bereits früher (1898 a, p. 372) näher erörtert habe, kann man annehmen, dass diese drei Abschnitte ursprünglich hinter einander gelegen haben und dass erst die durch das Schalenwachsthum bedingte Verschiebung der zu den einzelnen Ligamentabschnitten gehörigen Epithelregionen nach hinten jene Unterlagerung jeder Schicht durch das Hinterende der davor gelegenen bewirkt hat, welche wir an den fertigen Schalen vorfinden (cf. Fig. 7) [1]). Wir hätten darin also

---

1) Wenn man will, kann man diesen ontogenetisch nothwendigen Process auch als eine Recapitulation der phylogenetischen Vorgänge

ebenfalls eine durch Bewegung des Epithels modificirte cytogene Differenzirung zu sehen, welche sich von der in der Knorpelschicht bestehenden nur dadurch unterscheidet, dass sie nicht auf der Differenzirung einzelner Zellen, sondern auf dem Vorhandensein dreier grossen, hinter einander gelegenen Secretionscomplexe beruht, welche scharf gegen einander abgegrenzt sind und verschiedenartige Secretproducte erzeugen. Einen andern Modus der cytogenen Differenzirung als im Ligament finden wir in der primären Prismenschicht der Kalkschale. Fasst man zunächst ins Auge, dass die Dicke ihrer Prismen den Querschnittsumfang einzelner Epithelzellen beträchtlich übersteigt, so wird es klar, dass diese Structurelemente nicht die Producte einzelner Epithelzellen sein können, sondern dass jedes derselben einem ganzen Complex von Epithelzellen seinen Ursprung verdankt [1]). Da nun das Epithel, welches jene cytogene Structur der primären Prismenschicht hervorbringt, lediglich eine schmale Zone bildet, die beim Wachsthum des Thieres allmählich nach allen Seiten des Mantelrandes vorrückt, so können wir uns vorstellen, dass diese Zone im Allgemeinen nur aus einer einzigen Reihe von Secretionscomplexen besteht. Natürlich ist zwischen einer solchen vorwärts rückenden Reihe von Secretionscomplexen und einer sich ebenso bewegenden Reihe einzelner Secretionszellen hinsichtlich der Structur des erzeugten Secretproducts kein principieller Unterschied, und so lassen sich die vorliegenden Verhältnisse leicht in das oben gegebene Grundschema einreihen. Allerdings erleidet der Vorgang hier noch stellenweise dadurch eine weitere Modification, dass in zwei oben näher bezeichneten Regionen der Kalkschale die bandförmige Prismenform durch eine solche mit polygonalem Querschnitt verdrängt wird (cf. Fig. 10). Der Grund für diese Unregelmässigkeiten wird vermuthlich in dem ungleichseitigen Wachsthum der Schale zu suchen sein, das in der lang gestreckten Form derselben und besonders in der Lage des Wirbels an der fertigen Schale ja zu deutlichem Ausdruck kommt. Wenn nämlich während des Wachsthums die Zahl der ursprünglichen Secretionscomplexe dieselbe bliebe, so müssten sich die letztern an einigen Stellen sehr

---

auffassen, welche bei *Solemya* eine Verlagerung des Ligaments an das Hinterende der Schale zur Folge hatten (s. o.).

1) Man wird vielleicht das Richtige treffen, wenn man sich vorstellt, dass zwischen den Zellen eines solchen Secretionscomplexes eine Arbeitstheilung stattfindet, indem die besonders zu Kalkzellen differenzirten Elemente das unorganische Calciumcarbonat, alle übrigen dagegen die aus Conchiolin bestehenden Prismenwände liefern.

stark verbreitern, damit eine derartig lang gestreckte Schalenform zu Stande käme. Wie ein Blick auf Fig. 10 lehrt, hätte eine solche Verbreiterung sowohl in der hintern und ventralen Partie als auch besonders am Vorderende der Schale erfolgen müssen. Da nun aber eine in entsprechendem Maasse stattfindende Verbreiterung der einzelnen Prismen der Festigkeit der Schale bedeutenden Abbruch gethan hätte, so wurde sie — wie man nach den thatsächlichen Befunden wohl annehmen kann — an den bezeichneten Stellen durch eine Vermehrung der Secretionscomplexe vermieden. Eine solche Vermehrung war speciell am Vorderende noch aus dem weitern Grunde nöthig, weil in dieser Gegend der Peripherie, welche an der fertigen Schale am weitesten vom Wirbel entfernt ist, beim Wachsthum ein verhältnissmässig viel schnelleres Vorwärtsrücken der Kalkzellenzone erfolgen musste als an andern Stellen. So vertheilte sich hier die Ablagerung des Secrets auf grössere Strecken, und ohne eine Vermehrung der Secretionscomplexe hätte daher in dieser Gegend niemals die nöthige Dicke der Kalkschalen erreicht werden können. Man wird sich bei Berücksichtigung der thatsächlichen Verhältnisse die Art und Weise der Vermehrung wohl so denken müssen, dass an die Stelle jedes ursprünglichen Secretionscomplexes zwei oder mehrere neue treten, welche sich alsbald scharf gegen einander abgrenzen. Es werden sich dem zu Folge die neu entstandenen Secretionscomplexe nur kleine Strecken weit vorwärts bewegen können, und die Verschiebung der Kalkzellenzone wird in jenen Regionen des Mantelrandes im Wesentlichen durch die fortgesetzte Entstehung neuer Secretionscomplexe erfolgen. Da wir es hier also eigentlich gar nicht mit beweglichen, sondern vielmehr mit ruhenden Secretionscomplexen zu thun haben, so können wir an diesen Stellen der Kalkschale auch nur eine derartige cytogene Structur erwarten, wie sie ein ruhendes Epithel hervorbringt: nämlich Prismen, welche auf der Oberfläche des Epithels senkrecht stehen und polygonale Querschnitte besitzen. Die hier und da auch in den Regionen der bandförmigen Prismen vorkommenden Unregelmässigkeiten, wie Knickungen der Wände oder das Auftreten von polygonalen Prismen in gewissen, zum Mantelrand parallelen Zonen, sind wohl darauf zurückzuführen, dass in der Zeit, wo diese Bildungen entstanden, äussere Umstände das Vorwärtsschreiten der Kalkzellenzone vorübergehend aufhielten. Man sieht daraus, dass auch rein chronogene Ursachen eine an sich cytogene Secretdifferenzirung sehr wohl beeinflussen können.

Nachdem in Vorstehendem der Versuch gemacht worden ist, die

Art und Weise der prismatischen Differenzirung innerhalb der primären Prismenschicht zu erläutern, ist noch zu untersuchen, auf welche Weise denn eine nachträgliche Verdickung dieser ja zunächst nur am Mantelrand entstandenen Schalentheile erfolgen kann. Da nämlich die primäre Prismenschicht mit zunehmendem Alter in immer grösserer Dicke secernirt wird (was wohl auf eine — wenn auch geringfügige — Vergrösserung der Secretionscomplexe zu schieben ist), so bedürfen die in noch jugendlichem Alter erzeugten Theile der Kalkschale einer beträchtlichen spätern Verstärkung, wenn anders eine gleichmässige Dicke aller Schalentheile erzielt werden soll. Um das Zustandekommen der durch die chronogene Differenzirung von Querlamellen[1] documentirten Verdickungsschichten (cf. Fig. 11) zu erklären, müssen wir annehmen, dass die am Rande vorwärts rückende Reihe von Secretionscomplexen auf ihrem Wege über die äussere Manteloberfläche gewissermassen Spuren zurücklässt, durch welche die an ihre Stelle getretenen flachen Epithelien eine bestimmte Differenzirung beibehalten. Wenn sich daher im Laufe des Wachsthums eine Verdickung der ältern Schalentheile als nöthig erweist, so werden sich die Secretproducte dieser flachen Epithelien immer der Form der schon gebildeten anpassen. Nur so ist es erklärlich, dass auch unterhalb der Querlamellen eine Fortsetzung der Prismenwände erfolgt, und man vermag gleichzeitig einzusehen, warum diese Verlängerungen nicht ebenso deutlich und scharf begrenzt ausfallen wie die von den ursprünglichen Secretionscomplexen selbst gebildeten Wandabschnitte. Man kann sich nun leicht vorstellen, dass die Undeutlichkeit der später hinzukommenden Wandstücke mit zunehmendem Alter des Thieres allmählich grösser wird, und da andrerseits die Verdickung der Schale nur sehr langsam von statten geht, indem immer nur äusserst dünne Verdickungslamellen entstehen, so werden die dicht über einander gelagerten Querlamellen im Structurbilde der in höherm Alter gebildeten Schichten schliesslich überwiegen. Auf diese Weise ist wohl das Auf-

---

1) Bei Betrachtung von Fig. 11 erkennt man, dass zwar jede dieser doch sicherlich chronogenen Schichtungsebenen im Augenblick ihres Entstehens der secernirenden Epitheloberfläche genau parallel gewesen ist, dass sie aber, einmal abgeschieden, sehr bald in eine andere Richtung fällt. Der Grund dieses exceptionellen Verhaltens der ältern, chronogenen Schichtungsebenen ist leicht einzusehen: er liegt darin, dass die secernirende Matrix nicht nur ihre Stelle, sondern auch — wegen der Schalenkrümmung — ihre Lage im Raum fortwährend wechselt.

treten der lamellösen Verdickungsschichten an ältern Schalen am einfachsten zu deuten (cf. auch Fig. 11)[1]).

Werfen wir nun zum Schluss noch einen Blick auf die Genese der secundären, dorsalen und lateralen Verdickungsleisten, so tritt uns hier nicht allein eine ausgeprägte chronogene, sondern auch ausserdem eine cytogene Differenzirung entgegen, wie sie in typischer Form von einem ruhenden Epithel hervorgebracht wird. Die Secretionscomplexe dieses Epithels sind — wohl im Interesse der Festigkeit des Secretproducts — bedeutend kleiner als diejenigen der Mantelrandzone, und es muss angenommen werden, dass am lateralen und hintern Rande der dorsalen und am ventralen und hintern Rande der lateralen Verdickungsleisten entsprechend dem Schalenwachsthum eine fortwährende Vermehrung der Secretionscomplexe erfolgt.

Der mächtig entwickelte Fuss von *Solemya* gleicht im Allgemeinen demjenigen der Nuculiden und erscheint in jeder Beziehung dem Leben im tiefen Sande vorzüglich angepasst. Seine von ca. 34 Papillen umrandete Sohle hat im Gegensatz zu der länglich ovalen Fussohle der Nuculiden einen rundlichen Umriss und ist immer nach vorn gerichtet (Fig. 1 *s*): sie dient daher auch wohl niemals zum Kriechen, sondern lediglich zum Graben[2]). Wie bereits mehrfach (Philippi, 1835, p. 273, fig. 1 u. 2; 1836, fig. 14a, 14c; de Saulcy, 1838, p. 102; Deshayes, 1843—1850, p. 88; 1844—1858, p. 117, 118) beschrieben worden ist und ich auch theilweise selbst an lebenden Exemplaren in Neapel beobachten konnte, wird die Fussohle zu diesem Behufe zunächst in der Mediane so tief eingefaltet, dass sich ihre lateralen Ränder berühren und das Vorderende des Fusses eine stumpf kegelförmige Gestalt erhält. So wird der Fuss alsdann aus der vordern Circumferenz der Schale hervorgestreckt und möglichst tief in den Sand hineingebohrt. Darauf breitet sich die Sohle zu einer flachen Scheibe aus, und indem die Retractoren des Fusses sich contrahiren, wird der ganze Körper des Thieres leicht nachgezogen[3]), weil das Fussende durch

1) Vom phylogenetischen Standpunkt aus könnte man in der Aehnlichkeit dieser Schichten mit der Perlmutterschicht andrer Schalen wohl höchstens eine Convergenzerscheinung erblicken.

2) Dass die Solemyen auch durch plötzliches Einziehen des ausgebreiteten Fusses schwimmende und springende Bewegungen ausführen können, wie Gray (1857, p. 33) berichtet, ist zwar an sich nicht ausgeschlossen, dürfte aber wohl nur ausnahmsweise geschehen.

3) Wie Deshayes (1843—1850, p. 88; 1844—1858, p. 118) bemerkt, nimmt das Thier dabei mit Vorliebe eine solche Stellung im

die weit überstehenden Ränder der Sohle in der Sandmasse ziemlich fest verankert ist.

Da das Oberflächenepithel des Fusses fast nur aus drüsigen und sensoriellen Elementen besteht und wohl zu ähnlichen Functionen dient wie die pallialen Organe, so soll es erst weiter unten, im Zusammenhang mit den letztern, näher besprochen werden.

Ebenso wie die Nuculiden besitzt auch *Solemya togata* eine schwach entwickelte Byssusdrüse. Dieselbe mündet an dem topographisch ventralwärts gelegenen Hinterende der Fussohle in der Medianebene und stellt einen einfachen, proximalwärts wenig erweiterten Schlauch dar, welcher von der Mündung dorsalwärts und nach hinten gerichtet ist[1]). Während der Ausführungsgang regelmässig von dem unbewimperten und zuweilen drüsigen Fussohlenepithel ausgekleidet ist, zeigt das eigentliche Drüsenepithel bei verschiedenen Individuen ein auffallend verschiedenes Verhalten. Zuweilen findet man ein einfaches, cylindrisches Flimmerepithel und in dem darunter liegenden Muskel- und Bindegewebe vereinzelte Kernanhäufungen (Fig. 14). In andern Fällen dagegen sind nicht nur sämmtliche, stark vergrösserte Epithelzellen in mucöse Drüsenzellen umgewandelt, sondern auch an der Stelle der Kernanhäufungen im darunter liegenden Gewebe findet sich eine compacte Masse von subepithelialen Mucindrüsen, deren schmale Ausführungsgänge zwischen den Zellen des Epithels hindurch laufen (Fig. 15). Der fädige Inhalt aller dieser Drüsen färbt sich intensiv mit Hämatoxylin, so dass besonders in den Epithelzellen die Kerne selten deutlich erkennbar sind (Fig. 15). Ob die genannten, so auffallenden histologischen Verschiedenheiten der Byssusdrüsen verschiedener Exemplare lediglich auf Umwandlungen beruhen, denen die Byssusdrüse jedes Individuums unter gewissen Bedingungen ausgesetzt ist, oder ob von vorn herein eine Variabilität dieses Organs bei verschiedenen Individuen besteht, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Die letztere Annahme hat zwar bei einem so rudimentären Organ, wie es die Byssusdrüse von *Solemya* ist, viel Verlockendes, aber es müsste, um sie glaubhaft zu machen, doch jeden Falls vorher der Nachweis erbracht werden, dass die erstere Möglichkeit ausgeschlossen ist. Dadurch aber, dass ich an den 13 von mir darauf hin untersuchten Exemplaren keine constanten Beziehungen zwischen dem

---

Sande an, dass seine Längsaxe zur Oberfläche des Sandes senkrecht steht.

1) Wenigstens an den untersuchten Exemplaren, deren Fuss retrahirt war.

histologischen Verhalten der Byssusdrüse und andern individuellen Factoren (z. B. Geschlechtsreife, Fangzeit u. a.) erkennen konnte, halte ich diesen Beweis noch keineswegs für erbracht.

Die zur Schale ziehende Fussmusculatur unterscheidet sich im Wesentlichen dadurch von derjenigen der Nuculiden, dass die Protractoren vollständig fehlen — eine Eigenthümlichkeit, welche wohl mit der nach vorn gerichteten Stellung des Fusses zusammenhängt. Was Pelseneer (1891, p. 178) für die Protractoren gehalten hat, sind jeden Falls, wie aus seiner Figur (l. c. fig. 15 *II*) hervorgeht, Theile der Hautmusculatur gewesen. Die übrigen ventrodorsalen Fussmuskelpaare sind ebenso wie bei den Nuculiden gelegen. Es entfallen also auf jede Körperseite (von vorn nach hinten aufgezählt):

1) ein schräg nach vorn und dorsalwärts[1]) ziehender und dicht hinter dem vordern Adductor an der Schale dreieckig inserirender M. retractor pedis anterior (Fig. 1 *mrpa*);

2) ein fast senkrecht neben dem Anfangstheil des Oesophagus emporsteigender M. elevator pedis, welcher sich etwas weiter hinten und mehr medial als der vorige an der Schale ansetzt (Fig. 1 *melp*);

3) ein schräg nach hinten und dorsalwärts gerichteter und hier an der Ligament-Nymphe befestigter M. retractor pedis posterior (Fig. 1 *mrpp*). Im ventralen Theil ihres Verlaufs sind die beiderseitigen Retractoren vollständig zu einer Muskelmasse verschmolzen (Fig. 28 *mrpp*) und trennen sich erst in der Gegend des hintern Pericard-Endes, kurz vor ihren Ansatzstellen an den Nymphen.

Die gegenseitigen Grössenverhältnisse aller dieser Muskeln sind dieselben wie bei den Nuculiden: das vorderste Muskelpaar hat den geringsten, das hinterste den grössten Umfang.

Von sonstigen Dorsoventralmuskeln sind nur jederseits einige schwache, vordere Bündel entwickelt, welche dicht hinter dem vordern Schliessmuskel von der Hautmusculatur zu den dorsalen und lateralen Gegenden der Schale ziehen und deren Ansatzstellen sich zuweilen am Hinterrande des vordern Adductors deutlich markiren (Fig. 1 *mdva*).

Die beiden Adductoren liegen, weit von einander getrennt, am Vorder- und Hinterende des lang gestreckten Körpers. Der vordere übertrifft den hintern bedeutend an Grösse, und seine weit ausgebreitete Ansatzfläche hat ungefähr die Form eines Dreiecks, dessen eine Ecke nach vorn gerichtet ist (Fig. 1 *vsm*), während der Quer-

---

1) Diese und die folgenden Lagebestimmungen gelten nur für den Fall, dass der Fuss retrahirt ist.

schnitt des hintern Adductors eine länglich ovale, schräg von vorn und dorsalwärts nach hinten und ventralwärts gerichtete Gestalt besitzt (Fig. 1 *hsm*). Irgend welche histologische Differenzirung der Muskelmasse in dickfaserige und dünnfaserige Portionen ist an keinem der beiden Adductoren wahrzunehmen; die Muskelfasern zeigen durchgängig denselben histologischen Bau, wie ihn auch die gesammte übrige Körpermusculatur zu besitzen scheint: einen centralen Kern mit protoplasmatischem Hof, welcher auf allen Seiten von der contractilen Substanz umgeben ist.

An den Ansatzstellen aller sich zur Schale begebenden Muskeln ist das Mantelepithel stellenweise zu einer typischen „Stäbchenschicht" umgebildet (cf. meine Nuculiden-Arbeit 1898 a, p. 379, 380, fig. 23 *st*).

2. Verdauungssystem.

Die am Vorderrande der Fussbasis gelegene, winzige Mundöffnung besitzt ausser der vordern auch noch eine deutliche hintere Lippe, da die medialen Blätter der Mundlappen sich hier nicht, wie bei den Nuculiden, in die Mundöffnung selbst hinein erstrecken (cf. meine Nuculiden-Arbeit 1898 a, p. 380), sondern hinter derselben zusammenlaufen. An Mundlappen findet man bei *Solemya* ebenso wie bei andern Muscheln auf jeder Seite zwei, nicht nur einen, wie Deshayes (1843—1850, p. 89; 1844—1858, p. 119) und Pelseneer (1891, p. 178, 179, fig. 14, III, 15, VI) berichten[1]). Dieselben sind als schmale, fast leistenförmige, aber doch deutlich abgesetzte Blättchen an der Innenseite des über die Fussbasis weit vorstehenden Randes der Visceralmasse durch eine gemeinsame Axe so suspendirt, dass die mit Wimperepithel ausgekleidete Rinne, welche sie zwischen sich fassen, medialwärts und etwas ventralwärts gerichtet ist. Die Mundlappenaxe hat nur eine geringe Längenausdehnung: schon vor dem Hinterende der eigentlichen Visceralmasse hört sie auf, und es erscheint als ihre hintere Fortsetzung ein an der Hinterseite der Visceralmasse breit inserirter, aber ebenfalls nur kurzer, sichelförmiger Mundtentakel (Fig. 1 *mtt*). Derselbe erstreckt sich wenig weit über das vordere Kiemenende nach hinten und zeigt im Allgemeinen eine ähnliche Gestalt wie das entsprechende, allerdings viel grössere Organ der Nuculiden: er stellt ein etwas abgeplattetes, auf der einen Fläche concav,

1) Beide Autoren geben übrigens (l. c.) zu, dass der eine Mundlappen jeder Seite ventralwärts gespalten sei — warum sie da nicht lieber gleich von vorn herein zwei rudimentäre Mundlappen jederseits gelten lassen, vermag ich nicht einzusehen.

auf der andern convex gekrümmtes Gebilde dar. Die concave Seite ist gewöhnlich medial und dorsalwärts gekehrt und von einem ziemlich hohen Epithel bekleidet, welches oft bräunliche Körnchen enthält und dadurch ein drüsiges Ansehen gewinnt. Die ausserordentliche Kleinheit der Mundlappen und Mundtentakel bei *Solemya* ist auf die starke Entwicklung der Kiemen zurück zu führen, welche die Herbeistrudelung von Nahrungstheilchen an die Mundöffnung grössten Theils übernehmen.

Von der Mundöffnung, welche keinen M. retractor oris besitzt, wendet sich der enge und — wie ich im Gegensatz zu Pelseneer (1891, p. 179) besonders hervorheben will — nirgends schlundhöhlenartig erweiterte Oesophagus (Fig. 16 *oes*) sofort nach hinten und nur wenig dorsalwärts. Nach kurzem Verlauf erweitert er sich allmählich zu dem wenig umfangreichen, lang gestreckt schlauchförmigen Magen (Fig. 16 *mg*), in dessen vordern Abschnitt jederseits lateral und etwas ventralwärts fünf an dieser Stelle zusammenlaufende Leberschläuche mit einer einzigen, grossen Oeffnung münden (Fig. 16 *lm*). Der aus dem verjüngten Hinterende hervorgehende und hier etwas verdünnte Darm bildet nur in seinem Anfangstheil — ungefähr in der Transversalregion des vordern Kiemenendes — eine kleine S förmige Schlinge nach vorn und dorsalwärts (Fig. 16)[1]), verläuft aber sodann mit einem lang ausgezogenen Endstück in der Mediane des Rückens fast gerade nach hinten, wo er sich in typischer Weise um den Hinterrand des hintern Adductors herumbiegt (Fig. 16). Auf diesem Wege in der dorsalen Medianlinie durchsetzt er zunächst den äusserst lang gestreckten Ventrikel des Herzens (Fig. 16 *v*), zieht dann eine Strecke weit zwischen den beiden Mm. retractores pedis posteriores hin und liegt schliesslich dorsalwärts vom hintern Adductor. Bemerkenswerth ist, dass er schon innerhalb des Herzens eine bedeutende Verengerung seines Lumens erfährt und sich erst kurz vor dem After wieder etwas erweitert (cf. Fig. 16).

Im Grossen und Ganzen fällt sofort der einfache Bau und das verhältnissmässig geringe Volumen des gesammten Darmtractus auf, der auch mit seinem Vorderende und der ebenfalls sehr wenig umfänglichen Leber nirgends in den Fuss hinabreicht[2]) und nur einen

1) Es ist also noch zu viel gesagt, wenn Pelseneer (1891, p. 179) schreibt: „l'intestin ne montre qu'un petit nombre de circonvolutions", da dieser Ausdruck doch jeden Falls den Glauben erwecken muss, es sei wenigstens mehr als eine Windung vorhanden.

2) Die entgegenstehende Angabe von Deshayes (1844—1858, p. 120,

verschwindend kleinen Theil des Thierkörpers ausfüllt. Dass die Kleinheit des Darmcanals, ein an sich primitives Merkmal, sich bei *Solemya* überhaupt erhalten hat, hängt wohl, wie so vieles Andere in der Organisation dieser Muschel, mit dem Leben in der Tiefe des Sandes und Schlammes zusammen. Denn bei der Menge der sie umgebenden fauligen und in Folge dessen wohl leicht assimilirbaren Substanzen, welche im Bodensatz und Untergrund eines jeden Gewässers doch immer reichlich vorhanden sind, hatten die darin lebenden Thiere nur eine verhältnissmässig kleine assimilirende Oberfläche nöthig. Welche geringe physiologische Wichtigkeit die Grösse des Darmcanals für unsere Thiere hat, sieht man am besten daran, dass dieses Organsystem während des individuellen Lebens bedeutenden Rückbildungsprocessen unterliegen kann. Bei vergleichenden Messungen an einer genügend grossen Anzahl von Individuen ergiebt sich nämlich, dass Magen und Darmcanal unter dem Einfluss starker Gonadenentwicklung nicht nur relativ, sondern auch absolut an Grösse und Umfang ziemlich beträchtlich abnehmen können, wobei zuweilen sogar die hinter dem Magen gelegene Sförmige Krümmung des Darms fast ganz verstreicht.

Sehr deutlich kommt die Verlängerung des hintern Körperendes in der Gestalt des Darmrohrs zum Ausdruck: man vergleiche nur einmal in dieser Beziehung die in Fig. 16 gegebene Abbildung des *Solemya*-Darms mit derjenigen des Verdauungstractus von *Leda sulculata* (cf. meine Nuculidenarbeit 1898 a, tab. 24, fig. 24).

Histologisch sind Oesophagus und Darmrohr überall von einem deutlichen Wimperepithel ausgekleidet. Im Magen findet man bei solchen Exemplaren, welche nicht geschlechtsreif sind, und deren Darmcanal keine Rückbildungserscheinungen aufweist, genau dieselbe histologische Differenzirung und Anordnung der Epithelien angedeutet, wie sie bei den Nuculiden vorhanden ist (cf. meine Nuculidenarbeit 1898 a, p. 386, 387, fig. 28). Aber alle diese Verhältnisse sind bei *Solemya* viel weniger deutlich ausgeprägt und scheinen bei geschlechtsreifen Individuen fast ganz zu verschwinden. Selbst die „flèche tricuspide“, welche bei nicht geschlechtsreifen Individuen an den lateralen und dorsalen Wänden der hintern Magengegend über einem mit gelben Pigmenttröpfchen erfüllten Epithel [1]) oft deutlich hervortritt, ist bei Individuen mit weit vorgeschrittener Gonadenentwicklung nicht sicher

tab. 19 A, fig. 25; tab. 19 B, fig. 3 h) erklärt sich daraus, dass dieser Autor Theile der Gonaden für Lebermasse gehalten hat.

1) Eine derartige starke Pigmentirung findet sich übrigens zuweilen auch noch an andern Stellen des Magenepithels.

nachzuweisen. Ob ihre Reduction in diesen Fällen nur eine Folge der allgemeinen Rückbildung des Darmcanals ist, oder ob dieselbe in irgend einer directen Beziehung zu der Ausbildung der Geschlechtsorgane steht, war nicht zu ermitteln. Immerhin ist es keineswegs ausgeschlossen, dass die flèche tricuspide ein Reservematerial darstellt, das von dem Magenepithel an dieser Stelle assimilirt und bei der Entwicklung der Geschlechtsorgane verbraucht wird. Auf eine periodisch lebhafte Thätigkeit des betreffenden Epithels scheint mir wenigstens der schon erwähnte Umstand hinzudeuten, dass letzteres zeitweise mit grossen, gelben Pigmenttröpfchen vollkommen erfüllt ist, und die Möglichkeit einer schnellen Abgabe eventueller Stoffwechselproducte an den Körper ist ja durch die Nähe der vordern Aorta gegeben, welche der dorsalen Magenwand dicht anliegt. Leider war es mir an vorliegendem Material unmöglich, in dieser Richtung zu bestimmten Ergebnissen zu gelangen, welche in so fern von grossem Interesse sein würden, als sie vielleicht auch auf die physiologische Bedeutung des Krystallstiels anderer Muscheln einiges Licht werfen könnten.

Eine besondere Darmmusculatur tritt nur da hervor, wo der Darm innerhalb des Herzens liegt. Besonders in der Mitte dieses Verlaufs ist er nämlich von einer ziemlich starken Ringmuskelschicht umgeben, welche wohl die physiologische Bedeutung hat, Kothstauungen innerhalb des Herzens schnell zu beseitigen.

Das Epithel der wenig verästelten Leberschläuche besteht aus zwei differenten Zellenarten. Die eine Form, welche vielleicht den „Körnerzellen“ Frenzel's (1886, p. 115 ff.) entspricht, besitzt eine schmale, längliche Gestalt, und ihr Inneres erfüllen zahlreiche, stark lichtbrechende Kügelchen, deren gelbliche, mit Hämatoxylin unfärbbare Grundsubstanz nur undeutliche „Granula“ (cf. Frenzel, 1886, p. 136) aufweist (cf. Fig. 17). Von diesen Zellen unterscheiden sich diejenigen der andern Art sowohl durch ihre grössere Breite, als auch besonders durch die eigenthümliche Gestaltung ihres Secrets. Dasselbe bildet in jeder Zelle einen einzigen grossen, kugligen Körper, welcher sich intensiv durch Hämatoxylin tingirt und inmitten einer hellern Vacuole gelegen ist (cf. Fig. 17). Man kann die allmähliche Differenzirung des Secretballens und der ihn umgebenden Vacuole aus dem Protoplasma der Zelle durch Vergleichung verschiedener Stadien leicht verfolgen: zuerst hebt sich der Ballen nur undeutlich von dem durch Hämatoxylin ebenfalls stark gefärbten Protoplasma der Zelle ab, wird dann aber allmählich dunkler und deutlicher begrenzt,

während die ihn umschliessende, gleichzeitig entstandene Vacuole an Umfang bald so bedeutend zunimmt, dass sie zuletzt fast die ganze Zelle erfüllt (cf. Fig. 17)[1]. Dehnt sich die Vacuole noch weiter aus, so platzt sie und lässt die Secretkugel in das Lumen der Drüse gelangen, wo man sie in der That auch häufig antrifft. Man wird vielleicht nicht fehl gehen, wenn man die letztere Leberzellenform mit den „Keulenzellen" FRENZEL's (1886, p. 171 ff.) identificirt. Die Kerne treten auch nach Hämatoxylinfärbung bei beiden Arten von Leberzellen nur wenig deutlich hervor; sie liegen meist, von einem kleinen Protoplasmahof umgeben, in den proximalen Abschnitten der Zellen.

3. Circulationssystem.

Der lang gestreckt schlauchförmige, dorsoventral etwas abgeplattete Pericardialraum wird, wie bei allen Muscheln, von einer vollkommen continuirlichen Wand umschlossen[2]. Er beginnt mit einem stumpf zugespitzten Vorderende nicht weit hinter der Transversalregion der Lebermündungen, verbreitert sich gleich darauf in der Gegend der vordern Kiemenenden sehr beträchtlich, um von dieser Stelle ab nach hinten zu allmählich schmaler zu werden und am Vorderrande der schräg zum Rücken emporsteigenden und hier aus einander weichenden Mm. retractores pedis posteriores spitz zuzulaufen (Fig. 16 *p*). Er liegt in ganzer Länge dicht unter der Rückenhaut und wird wie diese vom vordern Abschnitt des Ligaments in der dorsalen Medianlinie tief eingebuchtet. Lateralwärts wird er zum grössten Theil von den Nieren, ventralwärts vorn ebenfalls von diesen und hinten von den Mm. retractores pedis posteriores begrenzt.

An derjenigen Stelle, wo die Pericardialhöhle die grösste Breitenausdehnung besitzt, also nicht weit hinter ihrem Vorderende, liegen in ihr die Vorhöfe des Herzens. Jeder derselben empfängt lateral- und ventralwärts das Kiemenblut durch eine von vorn nach hinten

---

1) Die hier geschilderten histologischen Details werden am besten durch FLEMMING'sche Flüssigkeit conservirt, da viele andere Fixationsmittel (Sublimat, Alkohol, Pikrinsalpetersäure) die grossen Secretkugeln fast vollständig zerstören.

2) Die irrthümliche Ansicht von DESHAYES (1844—1858, p. 115, 123, tab. 19, fig. 6 a, b), dass der Pericardialraum von *Solemya* durch eine Einfaltung des Mantels vom Rücken her zu Stande käme, ist jeden Falls dadurch verursacht worden, dass die beiderseitigen Mantelhöhlen in der hintern Region des Pericards am Rücken nur durch ein dünnes Septum von einander getrennt sind (cf. Fig. 28).

schlitzförmig verlängerte Branchioatrialöffnung (Fig. 16 *oba*), welche von einem Ringmuskel umgeben ist. Zieht sich dieser bei der Contraction der Vorhofmusculatur zusammen, so muss sich die schmale Spalte der Branchioatrialöffnung vollkommen schliessen und eine Rückstauung des Blutes wirksam verhindern. Durch die Wände der Branchioatrialöffnung sind die Vorhöfe allein an den Seitenwänden des Pericards befestigt; ein besonders zu diesem Zwecke dienendes Ligament, wie es Deshayes (1844—1858, p. 123, tab. 19 A, fig. 1 g) beschreibt, ist nirgends vorhanden. Die wenig musculösen (contra Pelseneer, 1891, p. 180) Vorhöfe (Fig. 16 u. 18 *at*) selbst sind in transversaler Richtung sehr stark verbreitert und haben, von dorsalwärts gesehen, eine annähernd dreieckige Gestalt (Fig. 18 *at*), die im Einzelnen natürlich durch den jeweiligen Contractionszustand der Vorhöfe bestimmt wird[1]). Immer aber liegt die ziemlich weite Atrioventricularöffnung (Fig. 16 u. 18 *oav*) ungefähr in der Mitte der medialen Seite jedes Vorhofs, und das Hinterende desselben ragt mit einem mehr oder minder langen Zipfel nach hinten über dieselbe hinaus (Fig. 16 u. 18 *at*). An der Grenze zwischen jedem Vorhof und dem Ventrikel finden sich zwei deutliche Atrioventricularklappen. Dieselben stellen zwei sehr dünnhäutige Membranen dar, von denen sich die eine an der dorsalen, die andere an der ventralen Wand der Atrioventricularöffnung ungefähr in sagittaler Richtung ausspannt, und deren freie Ränder medialwärts — nach dem Ventrikel zu — umgeklappt sind (Fig. 19 *kl*). Da diese Ränder der beiden Membranen sich gegenseitig berühren, so wird durch die ganze Vorrichtung ein Zurückströmen des Blutes aus dem Ventrikel in den Vorhof vollkommen unmöglich gemacht, während einer Bewegung im umgekehrten Sinne kein Hinderniss im Wege steht.

Der Ventrikel des Herzens selbst, an dessen vorderstem Ende die Atrioventricularöffnungen liegen, ist auffallend lang gestreckt und reicht bis an das Hinterende des Pericards (Fig. 16 u. 18 *v*). Er wird, wie schon bemerkt, in seiner ganzen Länge vom Darm durchbohrt, welcher besonders im vordern Abschnitt nicht genau die Mitte seines Lumens einnimmt, sondern der Ventralseite etwas genähert ist. Da der Ventrikel in dorsoventraler Richtung ziemlich stark comprimirt ist, so erscheint er, von lateralwärts gesehen, an seinem Vorderende

1) Davon und von dem Contractionszustand der ganzen umliegenden Körperpartie hängt es z. B. auch ab, ob sich die Vorhöfe im vordern Pericardialabschnitt beinahe gegenseitig berühren, wie Pelseneer (1891, p. 180) angiebt. Oft sind sie indessen auch wieder ziemlich weit von einander entfernt (cf. Fig. 18).

nur wenig umfangreicher als hinten (cf. Fig. 16 *v*); betrachtet man ihn dagegen von dorsalwärts, so sieht man, dass sein vorderer Abschnitt das Hinterende an Volumen bedeutend übertrifft (cf. Fig. 18 *v*). Dieser vordere, von DESHAYES (1844—1858, p. 120, tab. 19 A, fig. 1 d, 2 v) wohl für den ganzen Ventrikel gehaltene Abschnitt füllt in der Diastole den Pericardialraum in seiner Region fast vollständig aus, und da an seiner Dorsalwand eine mediane Einfaltung vorhanden ist, so besitzt sein Querschnitt eine ausgesprochen herzförmige Gestalt. Nach hinten zu tritt eine beträchtliche Verengerung des Ventrikels ein, welche ungefähr in der Mitte seiner Gesammtlänge am grössten ist, da sich sein Lumen in der hintern Hälfte abermals erweitert, ohne indessen hier dieselbe Grösse wie am Vorderende zu erreichen. Dieser merkwürdigen Zweitheilung des Ventrikels entspricht auch die Anordnung der Musculatur, welche in der verengten Mittelpartie nur sehr wenig hervortritt, während sie in den beiden erweiterten Abschnitten eine starke Ausbildung zeigt. Ungefähr umgekehrt verhält sich die den Darm innerhalb des Herzens umgebende Ringmuskelschicht; diese ist nämlich, wie schon erwähnt, gerade in der mittlern Region als ziemlich starker Sphincter entwickelt.

Von der Vorderseite des Ventrikels entspringt median die vordere Aorta (Fig. 16 u. 18 *aa*) dicht vor der Stelle, wo der Darm in den Ventrikel hineintritt. Sie geht in der Medianebene nach vorn und erreicht sehr bald die dorsale Magenwand, welcher sie in ihrem weitern Verlauf dicht angelagert ist. Erst am Oesophagus theilt sie sich: ein Ast begleitet den Oesophagus noch weiterhin bis zur Mundgegend, während ein anderer auf der rechten Seite des Oesophagus in den Fuss hinabsteigt, um hier die Pedalganglien und die Fussmusculatur zu versorgen. Bemerkenswerth ist, dass die vordere Aorta im Anfangstheil ihres Verlaufs von einem Ausläufer des Pericards scheidenartig umgeben wird (cf. Fig. 16 *aa*), welcher sie bis beinahe an die Stelle begleitet, wo sie die dorsale Magenwand berührt.

Ausser der vordern Aorta ist nun, wie ich im Gegensatz zu PELSENEER (1891, p. 180, 254, 255, fig. 15) hervorhebe, auch noch eine hintere vorhanden, und zwar entspringt dieselbe am hintern Ende des Herzschlauches dorsalwärts — nicht ventralwärts, wie DESHAYES (1844—1858, p. 124) vermuthet — vom Enddarm (Fig. 16 u. 18 *ap*). Allerdings ist es ziemlich schwer, das Vorhandensein einer solchen Aorta mit Sicherheit nachzuweisen, da sich das hintere Herzende bei conservirten Exemplaren gewöhnlich in einem Zustande besonders starker Contraction befindet, und es muss ferner auch betont werden,

dass diese hintere Aorta nur eine kurze Strecke weit deutliche Wandungen besitzt und bald in ein unregelmässiges Lacunensystem übergeht.

In histologischer Beziehung ist vor allem der dicke und etwas höckerige Pericardialüberzug der Vorhöfe von Interesse. Derselbe muss nämlich, wie Grobben (1888, p. 67) ganz richtig vermuthet hat, in der That als Pericardialdrüse aufgefasst werden, und zwar sind die in Betracht kommenden Verhältnisse immerhin so deutlich, dass die entgegenstehende Angabe von Pelseneer (1891, p. 251) nur durch die schlechte Conservirung seines Materials erklärlich ist. Die einzelnen Zellen des nach Deshayes (1844—1858, p. 123, tab. 19 B, fig. 1 b) im Leben röthlich gefärbten Epithels sind ziemlich hoch, und ihre distalen, kolbenförmig abgerundeten Enden, deren zart granulirtes Protoplasma auch den Kern enthält, sind durch Zwischenräume von einander getrennt (Fig. 19 *pep*) — wohl deswegen, damit bei starker Contraction der Vorhofsrand keine Quetschungen des Epithels entstehen können. An der Grenze zwischen Vorhof und Ventrikel geht diese Zellenform plötzlich in das gewöhnliche, flache Pericardialepithel des letztern über (cf. Fig. 19). Obgleich die Zellen der Vorhofswand eigentlich keinen ausgesprochen drüsigen Charakter zeigen, so wird man doch wohl kein Bedenken tragen dürfen, diese Bildungen als Pericardialdrüsen im Grobben'schen Sinne (1888) zu bezeichnen.

Erwähnenswerth ist ferner, dass sich unter den Blutkörperchen häufig solche finden, welche zwei oder sogar drei Kerne besitzen (Fig. 19 *bk*).

Was bei allgemeiner Betrachtung des Herzens und Pericards von *Solemya* zunächst in die Augen fällt, ist die ausserordentlich lang gestreckte Gestalt dieser Organe. Besonders bei einem Vergleich mit dem kurz gedrungenen Nuculidenherzen (cf. meine Nuculidenarbeit 1898 a, fig. 31) tritt die genannte Eigenthümlichkeit recht deutlich hervor, und es ist gleichzeitig unschwer zu erkennen, dass die Verlängerung bei *Solemya* nur in der Richtung nach hinten zu erfolgt sein kann. Einen directen Anhaltspunkt dafür liefert nicht allein die Lage der Vorhöfe am vordersten Ende des Herzschlauches und die Grösse des vordersten Herzabschnittes selbst, sondern auch die Verhältnisse des vordern Pericardialraums nöthigen indirect zu einer derartigen Annahme. Während nämlich die vordere Aorta bei den Nuculiden eine grosse Strecke weit innerhalb einer geräumigen Pericardialhöhle gelegen ist, wird sie bei *Solemya*, wie wir gesehen haben, nur von einem engen, vordern Ausläufer derselben umhüllt, und allein am Rücken

hat sich ein davon getrennter, ebenso weit nach vorn reichender, grösserer Abschnitt des Pericards um die Vorhöfe herum erhalten. Da nun die vordere Aorta an typischer Stelle liegt, ferner auch die Lage der Vorhöfe am Vorderende der Kiemen der Lagerung derselben Organe bei den Nuculiden vollkommen entspricht und jeden Falls als ursprünglich zu gelten hat, so kann an eine Verlagerung dieser Organe nach vorn schlechterdings nicht gedacht werden. Man wird vielmehr die in Rede stehenden Verhältnisse wohl am richtigsten so zu deuten haben, dass am Vorderende des Pericards Rückbildungsprocesse und eine Zurückziehung nach hinten stattgefunden hat, während sich das Hinterende gleichzeitig stark verlängerte. Der Grund dieser Verlängerung nach hinten ist derselbe wie bei den übrigen in jener Gegend gelegenen Organsystemen; er erfolgte im Anschluss an die Verlängerung des hintern Körperendes überhaupt, welche ihrerseits durch die Vergrösserung der Kiemen bedingt war (s. o.). Wenn daher auch das ganze Blutgefässystem von *Solemya* durch die innigen Beziehungen der Aorten zum Darmcanal, durch die lang gestreckte Form des Herzens und durch dessen circumrectale Lage dem als Ausgangspunkt für das Bivalvenherz dienenden Darmblutsinus (cf. darüber meine Nuculidenarbeit p. 391—395) noch sehr nahe steht, so wird man die lang gestreckte Form des Ventrikels an sich doch jeden Falls als einen secundären Anpassungscharakter betrachten müssen. Interessant ist, dass diese Verlängerung des Herzschlauchs die Differenzirung zweier deutlich gesonderten, hinter einander gelegenen Abschnitte gezeitigt hat, welche die Contractionsthätigkeit des langen Herzschlauches am Vorder- und Hinterende, d. h. an denjenigen Stellen verstärken, wo dem Blutdruck durch den plötzlichen Uebergang in die engen Aorten grössere Hindernisse entgegenstehen. Mit dieser physiologischen Erwägung ist aber meiner Ansicht nach die Bedeutung der fraglichen Verhältnisse vollkommen erschöpft. Denn wenn wir ähnliche Differenzirungen lang gestreckter Herzschläuche auch bei einigen andern Thiergruppen (z. B. den Anneliden) vorfinden, so dürfte es doch verfehlt sein, aus solcher Aehnlichkeit irgend welche phylogenetischen Schlüsse zu ziehen.

4. Respirationssystem.

Bei der Menge guter Beschreibungen, welche über den allgemeinen Bau der *Solemya*-Kieme bereits existiren [1]), sind es vor allem

1) Scacchi (1833, p. 5), Philippi (1835, p. 274, fig. 3 u. 4; 1836, p. 15, 16, fig. 14b, 14d; 1853, p. 351); Deshayes (1843—1850,

einige Details, mit denen sich die nachfolgende Darstellung zu befassen hat.

Die Kiemenaxen beginnen in der Region des vordern Pericardendes als kleine, am dorsalen Theil der innern Mantelfläche gelegene Wülste. Nach hinten zu rücken ihre Insertionslinien auf die lateralen Seiten von Pericard und Nieren, verlaufen dann, gegen einander convergirend, noch mehr medialwärts und ventralwärts dicht unter dem äussern Nierenporus vorbei, überkreuzen die Mm. retractores pedis posteriores lateralwärts und sind im weitern Theil ihres Verlaufs am ventralen Rande eines gemeinschaftlichen Septums befestigt, welches in der Medianebene von der Ventralseite des Körpers in die hintere Mantelhöhle senkrecht hinabhängt und als Suspensorium branchiale (Fig. 28 *sb*) bezeichnet sei. Dieses Septum wird nach hinten zu, wo die Retractoren dorsalwärts ansteigen, allmählich länger und repräsentirt hinter der Insertionsstelle der Retractoren, wo es bis an die Dorsalseite hinaufreicht und auch den Enddarm in sich aufnimmt, eine Strecke weit den ganzen Thierkörper. Erst am Vorderrand des hintern Adductors hört es auf, so dass die kurzen Endstücke der Kiemenaxen frei in die Mantelhöhle hineinragen. Die Kiemenaxen selbst sind etwas anders gestellt als bei den Nuculiden:. während sie nämlich bei den letztern in dorsoventraler Richtung herabhängen, erscheinen sie bei *Solemya* dagegen lateral- und dorsalwärts um 90° gedreht, so dass ihre distalen Ränder nahezu lateralwärts von den Insertionslinien zu liegen kommen. In ihrem Bau stimmen sie fast vollkommen mit denjenigen der Nuculiden überein. Es durchzieht sie proximalwärts, dicht an der Insertionslinie entlang laufend, eine Lacuna afferens [1]), welche gleich hinter dem Nierenporus eintritt und ihr Blut aus einer dorsalwärts von den Mm. retractores pedis posteriores gelegenen und auch die vordere Nierengegend umgebenden Lacune bezieht. Mit Ausnahme des vordersten Abschnitts durchzieht die Lacuna afferens die Kiemenaxe in ganzer Länge und scheint am Hinterende

---

p. 89; 1844—1858, p. 124—126, tab. 19, fig. 4n, 5 n, 6g, tab. 19A, fig. 1j, 2*a*, 3h, tab. 19B, fig. 4, tab. 19C, fig. 1—3; 1849, tab. 115, fig. Ic, h, Id, d, Ie, f, If, b, Ig); Woodward (1851—1856, p. 271); Gray (1857, p. 33, tab, 352, fig. 2a, 4, 4a); Récluz (1862, p. 111); Pelseneer (1888, p. 35, 36, tab. 4, fig. 10; 1889, p. 41, 43 u. 47; 1891, p. 180, 181, fig. 14 *V*, 15 *XII*, 24, 28 u. a.; 1894, p. 161, 162).

1) Deshayes bezeichnet (1844—1858, p. 124, 125, tab. 19, fig. 4m, 6c, d, tab. 19A, fig. 3fg, tab. 19B, fig. 1c, d, 4a, e, tab. 19C, fig. 1a, b; 1849, tab. 115, fig. Ig, a, b, If, c, d) dieselbe irrthümlicher Weise als Kiemenvene und die Lacuna efferens als Kiemenarterie.

auch mit den Blutgefässen der Siphonalmasse zu communiciren. Die Lacuna efferens, welche am distalen Rande der im Uebrigen schmalen und lumenlosen Kiemenaxe gelegen ist, mündet dicht hinter dem vordersten Ende der Kieme an derjenigen Stelle, wo diese letztere an der lateralen Wand des Pericards befestigt ist, mittels des schon erwähnten, lang gestreckten Ostium branchio-atriale in den Vorhof. Muskelstränge, welche vorn mit der Hautmusculatur zusammenhängen, sind in beiden Lacunen vorhanden. In der Lacuna afferens findet man deren zwei, welche, einander gegenüber liegend, an der topographisch dorsalen und ventralen Wand der Lacune entlang laufen, während in der Lacuna efferens nur ein einziges Bündel am distalen Boden der Lacune, also topographisch lateralwärts, entwickelt ist.

Entsprechend der lateralen Stellung der Kiemenaxen sind die beiden Blättchenreihen nicht lateral- und medialwärts, wie bei den Nuculiden, sondern dorsal- und ventralwärts von der Axe gelegen. Auch sind die einzelnen Blättchen beider Seiten nicht alternirend wie bei den Nuculiden, sondern vollkommen symmetrisch auf beiden Seiten der Axe angeordnet, so dass also jedem Blättchen der einen Seite ein solches der andern Seite entspricht (cf. Fig. 21). Die äusserst zahlreichen[1]), schräg nach hinten gegen die Axe geneigten Blättchen sind ziemlich dünn, besitzen dagegen — besonders in der Mitte der Kieme — eine bedeutende Flächen- und Längenausdehnung. Ihre distalwärts etwas zugespitzten Enden reichen auch dorsalwärts bis zum Rücken hinauf, und es werden so die hier gelegenen Theile der Mantelhöhle vollkommen von den Kiemen erfüllt (Fig. 1 u. 28 *k*). Uebrigens sind keineswegs überall die einander entsprechenden Blättchen beider Reihen von gleicher Länge: so findet man am Vorderende der Kieme die ventralen Blättchen stärker ausgebildet als die dorsalen, und am Hinterende besteht das umgekehrte Verhältniss (Fig. 1 *k*).

Das eigentlich respiratorische Epithel ist an den dorsalen Blättchen im Wesentlichen nur auf den lateralen Kanten, an den ventralen Blättchen dagegen auch noch auf den medialwärts gerichteten Kanten vorhanden. Es ist viel weniger differenzirt als dasjenige von *Leda sulculata* (cf. meine Nuculidenarbeit 1898a, p. 396, 397, fig. 33). An Querschnitten lassen sich auf dem Rande selbst einige durch kleine, runde Kerne ausgezeichnete, bewimperte Höhenzellen (Fig. 20 *hz*) unterscheiden. Dieselben werden auf jeder Seite von wenigen, gleich-

---

1) Ihre Zahl dürfte nicht constant sein, sondern mit dem Alter des Thieres beträchtlich zunehmen.

falls bewimperten, dicht gedrängt stehenden Zellen flankirt, deren ziemlich grosse, lang gestreckte Kerne sehr in die Augen fallen, so dass man diese Zellen wohl als Eckzellen bezeichnen kann (Fig. 20 *ez*). Da Schaltzellen nicht vorhanden sind, so schliessen sich daran unmittelbar die typisch ausgebildeten Seitenzellen, die eine ziemlich breite, von 15—20 Zellenreihen gebildete Zone bedecken (Fig. 20 *sz*). Ihre distalen Abschnitte zeigen eine Cuticula-ähnliche Differenzirung und einen gleichmässigen Wimperbesatz, welcher meistens deutlicher ist als derjenige der Höhenzellen. Jeden Falls sind es auch die Cilien der Seitenzellen, durch deren Bewegung vornehmlich die Wasserströmung an den Kiemen zu Stande kommt. Die von Pelseneer (1891, p. 181, 239, fig. 24 *III*) ausgesprochene Vermuthung, dass diese Cilien lediglich zur gegenseitigen Befestigung der Blättchenränder dienen, halte ich nicht für zutreffend, da es häufig vorkommt, dass sich die Cilien zweier neben einander liegenden Blättchen gegenseitig gar nicht berühren. Bei Betrachtung der Grundzellen, welche die ganze übrige Oberfläche der Kiemenblättchen bedecken, fällt sofort ihre verhältnissmässig grosse Höhe, die starke Färbbarkeit ihres Protoplasmas und die basale Lage der Kerne auf — alles Eigenschaften, welche auf den drüsigen Charakter dieses Epithels hindeuten (Fig. 20 *gz*). Zieht man ferner in Betracht, dass die Blättchen in der ganzen Region der Grundzellen einander immer dicht angelagert sind und dass sich bei manchen Exemplaren sogar grosse Klumpen eines mit Hämatoxylin stark färbbaren Secrets zwischen den Blättchen eingekeilt vorfinden, so wird man nicht mehr im Zweifel sein, dass es dieses Secret der Grundzellen ist, welches ein festes Zusammenhaften aller Kiemenblättchen vermittelt.

Im Grundzellenepithel bemerkt man ferner hier und da, wenn auch nicht allzu häufig und keineswegs bei allen Individuen, eigenthümliche Zellen von kugeliger Gestalt. Dieselben scheinen ganz innerhalb einer etwas grössern, hellen Vacuole zu liegen und lassen inmitten ihres zart granulirten Protoplasmas eine runde, kernähnliche Differenzirung erkennen, die aber in vielen Fällen nur undeutlich contourirt ist und sich auch gegen Farbstoffe etwas anders verhält als die übrigen Kerne des Epithels (Fig. 20 *kz*). Zwar sind diese Kerne der Kugelzellen, wie ich die betreffenden Gebilde nennen will, immer deutlich gefärbt, aber ihre Färbung hat regelmässig einen Stich ins Röthliche und würde sich schon dadurch von den andern, rein blau gefärbten Epithel-Kernen unterscheiden, wenn nicht das vollkommene Fehlen einer deutlichen chromatischen Substanz in den Kugelzell-Kernen den Unter-

schied noch augenfälliger machte. Bedenkt man ferner, dass derartige Kugelzellen vielen Individuen fehlen, so liegt die Annahme nahe, dass dieselben überhaupt keine integrirenden Bestandtheile des Kiemenepithels, sondern parasitäre Bildungen, vielleicht die Jugendstadien irgend eines Sporozoons, darstellen [1]).

Der spaltförmige Innenraum der Blättchen entbehrt jeglicher Musculatur; er ist überhaupt sehr wenig beträchtlich und erfährt nur am Rande in der Umgebung der sogenannten Chitinstäbchen eine geringfügige Erweiterung. Die Chitinstäbchen, welche an der Circumferenz der Blättchen ebenso weit herumreichen wie das respiratorische Epithel, liegen mit ihrer Hauptmasse etwas weiter vom Rande entfernt als bei den Nuculiden und erstrecken sich nur durch eine dünne, basalmembranartig erscheinende Ausbreitung unterhalb des respiratorischen Epithels bis zur Blättchenkante (Fig. 20 *chst*). Auch ihr Zusammenhang am Boden der Lacuna efferens gestaltet sich etwas anders als bei den Nuculiden. Während bei den letztern (*Leda sulculata* und *Malletia chilensis*) immer nur die einander zugekehrten Chitinstäbchen zweier benachbarten Blättchen einer Seite bogenförmig in einander übergehen, findet bei *Solemya*, wo ja die Blättchen auf beiden Seiten der Axe vollkommen symmetrisch angeordnet sind, ausserdem noch eine Verschmelzung der beiden einander entsprechenden Chitinstäbchen zweier sich an der Axe gegenüber liegenden Blättchen statt. Indem nun die auf diese Weise verbundenen vier Chitinstäbchen noch weiter verwachsen, kommt am Boden der Lacuna efferens unterhalb des Muskelstrangs — also topographisch lateralwärts von ihm — eine Reihe flacher, ungefähr quadratisch gestalteten Chitinplatten zu Stande, welche in der Mitte etwas verdünnt sind und mit jeder ihrer vier Ecken in ein Chitinstäbchen übergehen (Fig. 21 *chst*). Durch eine derartige Einrichtung wird natürlich eine grosse Festigkeit des ganzen Stützapparats erzielt — eine Eigenschaft, die wegen der Grösse und Länge der Kiemenblättchen bei *Solemya* erhöhte Wichtigkeit besitzt.

Die physiologischen Ursachen, welche diese im Vergleich mit der Nuculidenkieme sehr bedeutende Grösse und Ausdehnung der *Solemya*-Kieme im Laufe der phylogenetischen Entwicklung vermuthlich erzeugt haben, sind bereits weiter oben näher erörtert worden. Es genügt daher, hier noch darauf hinzuweisen, dass jeden Falls auch die Drehung

1) Für die Conservirung der sämmtlichen Kiemenepithelien haben mir Flemming'sche Flüssigkeit und kochender Alkohol die besten Dienste geleistet; viele andere Conservirungsmittel dagegen versagten.

der Kiemenaxen nach lateral- und dorsalwärts mit jener Vergrösserung der Kiemen in so fern zusammenhängt, als bei einer derartigen Stellung der Axen den Kiemenblättchen der grösste Spielraum zu einer ausgiebigen Entfaltung gegeben war. Wenn die Kieme von *Solemya* trotz aller dieser Anpassungsprocesse doch im Grossen und Ganzen den Charakter der fiederförmigen Protobranchier-Kieme beibehalten hat, so ist dies vom phylogenetischen Standpunkt aus nur so zu erklären, dass sich die Solemyen bereits sehr frühzeitig als selbständige Gruppe entwickelt haben.

5. Excretionssystem.

Die Nieren erstrecken sich von der Transversalregion des vordern Ventrikelendes bis fast an das Hinterende des Pericards, sie liegen lateral- und ventralwärts vor letzterm, dessen Wände sich ihrer Oberflächenform so innig anschmiegen, dass man auf den ersten Blick hin glauben kann, die Nieren seien vollkommen vom Pericard umschlossen (cf. Fig. 28 *ns*). Jede Niere bildet, wie der erste Beobachter dieses Organs, Pelseneer (1891, p. 181, 182)[1]), ganz richtig angiebt, einen einfachen, glattwandigen Schlauch, welcher U-förmig geknickt und im Thierkörper so gelagert ist, dass seine beiden verengerten Mündungen sich an seinem vordern Ende befinden (Fig. 22). Die eine dieser Mündungen, der Renopericardialtrichter (Fig. 22 *rpt*), liegt unmittelbar neben der Stelle, wo der Darm in den Ventrikel hineintritt. Dicht hinter ihr nimmt der Nierenschlauch (Fig. 22 *ns*) den von vorn her kommenden Ausführungsgang der Gonade auf (Fig. 22 *ag*), erstreckt sich dann unter allmählicher Erweiterung seines Lumens an der ventralen Wand des Pericards nach hinten, biegt vor dem Hinterende des Pericards, welches er mit einem lang ausgezogenen hintern Zipfel (cf. Fig. 22) fast erreicht, nach vorn und etwas dorsalwärts um, verläuft hierauf ohne merkliche Erweiterung seines Lumens an der lateralen Seite des Pericards nach vorn, bildet endlich lateralwärts vom Renopericardialtrichter einen geräumigen Blindsack, der sich noch ein wenig weiter als der innere Nierenschenkel nach vorn erstreckt, und mündet ventralwärts und wenig lateralwärts — nicht weit hinter dem Renopericardialtrichter — mit einem stark eingezogenen Nierenporus nach aussen (Fig. 22 *np*). Diese äussere Nierenöffnung ist von zwei lateral- und medialwärts liegenden Lippen umgeben, deren Insertionslinien an der ventralen Körperwand neben einander von vorn nach hinten verlaufen,

1) Deshayes (1844—1858) hat die Nieren vollkommen übersehen.

und welche besonders in der Zeit der Geschlechtsreife oft weit in den Raum zwischen Fuss und Kiemen hinabhängen. Die beiden einander dicht angelagerten Nierenschenkel sind nicht vollkommen drehrund, sondern etwas abgeplattet, und zwar ist der von vorn nach hinten verlaufende Schenkel in dorsoventraler, der von hinten nach vorn verlaufende in lateraler Richtung ziemlich stark comprimirt[1]). Endlich sei noch bemerkt, dass die von vorn nach hinten gerichteten Schenkel beider Nieren sich zwar in der Medianlinie berühren, aber nirgend wo mit einander communiciren.

Von histologischem Interesse ist zunächst die Beschaffenheit der Nierenspritzen. Dieselben besitzen nämlich nicht wie diejenigen der Nuculiden ein flaches, mit langen Geisseln besetztes Epithel, sondern ein gewöhnliches, mittelhohes Cylinderepithel, welches nur mässig lange Cilien trägt. Das Epithel der Nierenschläuche selbst hat eine ziemlich typische Form. In den distalen Abschnitten der vergleichsweise hohen Zellen finden sich helle Vacuolen, welche keineswegs, wie Pelseneer (1891, p. 182, 258, fig. 27 *II*) angiebt, nur mit Flüssigkeit erfüllt sind, sondern regelmässig kleine Concrementklumpen enthalten (Fig. 23). In einigen Fällen — nach Conservirung mit Flemming'scher Flüssigkeit — gelang es mir auch, deutliche Cilien auf den Zellen nachzuweisen (cf. dagegen Pelseneer, l. c.). Während der kurze, Ureter-artige, enge Endabschnitt der Nieren von einem niedrigen Epithel gebildet wird, ist das Epithel der äussern Nierenlippen auf den einander zugekehrten Flächen derselben zur Zeit der Geschlechtsreife sehr hoch und durch einen ausserordentlichen Reichthum an Mucindrüsen ausgezeichnet.

Wenn man die obige Schilderung, welche sich mit den Angaben Pelseneer's (1890b, p. 584; 1891, p. 181, 182, 255, 256, fig. 18 *VII*, 19 *VII*, 25 *I*, *II*, *V*, *VI*, *VII*) in der Hauptsache deckt, mit meiner Beschreibung der Nuculidenniere (1897, p. 22; 1898a, p. 398—401, fig. 34, 35) vergleicht, so springt zunächst der gewaltige Unterschied dieser Organe bei den beiden Gruppen der Protobranchier in die Augen. Zwei wesentliche Punkte seien hier besonders hervorgehoben: Bei den Nuculiden — *Leda sulculata*, *Leda pella* und *Malletia chilensis* — liegen äussere und innere Nierenöffnung am Hinterende der Niere und gleichzeitig auch am Hinterende des Pericards, bei *Solemya togata* finden wir sie gerade an den Vorderenden dieser Organe. Ferner

1) Aus diesem Grunde erscheint der erstere auch in Fig. 22 viel enger als der letztere, obgleich beide ungefähr die gleiche Weite besitzen.

münden die Gonaden bei den genannten Nuculiden mit den Nieren zusammen in eine Urogenitalkloake, bei *Solemya* dagegen in den pericardialen Anfangstheil der Nieren. Um diese fundamentalen Verschiedenheiten bei zwei doch jeden Falls verwandten Gruppen einigermaassen zu verstehen, muss man wiederum die schon öfters hervorgehobene starke Verlängerung des hintern Körperendes bei *Solemya* in Rechnung ziehen. Gleichzeitig mit dem Pericard werden sich nämlich auch die dem letztern dicht angelagerten Nierenschläuche in der Richtung nach hinten zu verschoben haben, während die innern und äussern Nierenöffnungen, für deren Verlagerung nicht dieselbe Nothwendigkeit vorlag, an ihren ursprünglichen Stellen verharrten und so an die Vorderenden des Pericards und der Nierenschläuche zu liegen kamen. Eine Tendenz zur Verlängerung nach hinten tritt ja auch, abgesehen von allen andern Lagebeziehungen, in der Gestaltung des Hinterendes jeder Niere deutlich zu Tage, welches, wie bemerkt, an der Umbiegungsstelle nach hinten zu zipfelförmig ausgezogen ist (cf. Fig. 22 *ns*). Ob die Niere von *Solemya* vor dem genannten Verlagerungsprocess ähnlich gestaltet war wie diejenige der Nuculiden oder ob sie nur aus einem kurzen und graden Schlauch bestand, ist natürlich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Immerhin scheint mir bei dem hohen paläontologischen Alter der Solemyen das letztere noch am meisten wahrscheinlich, und wir hätten also in diesem Falle als gemeinschaftliche Urform der Protobranchierniere einen einfachen, in der Mitte vielleicht ampullenförmig erweiterten Verbindungsgang zwischen Pericard und Aussenwelt anzunehmen. Von einem derartigen Standpunkt aus würde folglich weder die Nuculidenniere noch die Solemyenniere als die eigentlich ursprüngliche Nierenform zu betrachten sein, sondern beide erscheinen nur als verschiedenartige, aber immerhin ziemlich gleichwerthige Differenzirungen ein und desselben Grundschemas. Auch die Glattwandigkeit und geringe Länge, welche die Nierenschläuche von *Solemya* auf den ersten Blick hin primitiver erscheinen lässt als die Nuculidennieren, dürfte nur mit einiger Vorsicht in phylogenetischer Beziehung zu verwerthen sein. Denn wegen der starken Entwicklung der Kiemen, welche ausser der Verlängerung auch gleichzeitig eine Verschmälerung der hintern Körperregionen bedingte, konnten sich eben die Nieren nicht so ungehindert entwickeln und ausbreiten wie z. B. bei den Nuculiden, wo jene Ursachen nicht vorhanden waren. Wir hätten es daher hier mit Merkmalen zu thun, welche an sich zwar primitiver Natur sind, deren Er-

haltung wir aber allein secundären Bildungshemmungen zuschreiben müssen [1]).

Mit der Kürze der Nierenschläuche bei *Solemya* hängt nun jeden Falls auch der Umstand zusammen, dass die Ausführungsgänge der Gonaden nicht, wie bei den Nuculiden, in die Endstücke, sondern in die pericardialen Anfangstheile der Nierenschläuche münden, wodurch die Geschlechtsproducte gezwungen sind, die ganze Länge der Nierenschläuche zu passiren. Während nämlich bei den Nuculiden wegen der Länge und des complicirten Baues der Nierenschläuche eine derartige Benutzung derselben als theilweise Ausführungsgänge der Gonaden in hohem Grade unzweckmässig wäre, sind bei *Solemya* in der Kürze und in dem einfachen Bau der Nierenschläuche alle Vorbedingungen für eine solche Verwendung derselben als Gonadenausführungsgänge gegeben. Auch hier wird man gut thun, bei der phylogenetischen Bewerthung dieser Einrichtung äusserst vorsichtig zu verfahren. Die bei manchen Nuculiden (*Leda sulculata*) bestehenden Verhältnisse, wo jede Gonade durch je einen Gang mit dem Pericard einerseits und mit der Mantelhöhle andrerseits gleichzeitig in Verbindung steht, legen von vorn herein die Vermuthung nahe, dass der Gonadenausführungsgang von *Solemya* in seinem letzten Abschnitt nur dem Gonopericardialgang der Nuculiden entspricht. Ob nun die andere, bei den Nuculiden als eigentlicher Ausführungsgang functionirende Verbindung zwischen Gonade und Mantelhöhle bei *Solemya* noch nicht zur Entwicklung gelangt ist oder ob dieser Gang im Anschluss an die Kürze der Nierenschläuche bei *Solemya* erst secundär obliterirt ist [2]), lässt sich bis jetzt leider noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden, und es muss daher die Frage nach dem primitiven Verhalten des Ductus genitalis bei den Lamellibranchiaten vorläufig noch eine offene bleiben [3]).

1) Eine physiologische Folge dieser Kleinheit der Nierenschläuche ist wohl in dem Auftreten einer Pericardialdrüse am Vorhof zu sehen, welche einen Theil der excretorischen Functionen übernahm.

2) Da die Mündung der Gonade in den pericardialen Anfangstheil des Nierenschlauchs dem Endstück des letztern ausserordentlich dicht anliegt (cf. Fig. 22) und beide Räume nur durch eine sehr dünne Wand von einander geschieden werden, so ist es keineswegs ausgeschlossen, dass hier bei der Ausstossung der Geschlechtsproducte eine Ruptur erfolgt. Allerdings ist es mir niemals gelungen, irgend welche Spuren eines solchen Vorgangs nachzuweisen, aber andrerseits habe ich auch bei geschlechtsreifen Individuen niemals Eier oder Spermatozoen in den Nieren auffinden können.

3) Die von Pelseneer (1891, p. 256, 260) aufgestellte Ansicht,

6. Genitalsystem.

Die Gonaden der getrennt geschlechtlichen Thiere erreichen zur Zeit ihrer vollen Ausbildung eine sehr beträchtliche Grösse. Ihre stark verästelten Gänge erfüllen dann nicht nur den Fuss, wo sie die Musculatur bis auf wenige Transversalstränge vollkommen aus den innern Partien verdrängen, sondern sind auch innerhalb der eigentlichen Visceralmasse bis in die Gegend des vordern Adductors hin häufig so mächtig entwickelt, dass sie eine deutliche Rückbildung des Darmcanals veranlassen können (s. o.).

Ungefähr in der Transversalregion der vordern Kiemenenden entsteht durch Vereinigung der zahlreichen Ausführungsgänge jederseits ein gemeinsamer Ductus genitalis. Derselbe liegt anfänglich ventralwärts vom Cerebro-Pleuro-Visceralconnectiv, schlingt sich aber in seinem weitern Verlauf nach hinten medianwärts so weit um dasselbe herum, dass er zuletzt dorsalwärts von dem Connectiv gelegen ist, und mündet schliesslich dorsalwärts und wenig medianwärts in den pericardialen Anfangstheil der Niere (Fig. 22 *ag*).

Die Spermatozoen sind gewöhnlich mit den länglichen, vorn zugespitzten und hinten abgestutzten Kopftheilen an dem faltenreichen und mehrschichtigen Follikelepithel befestigt und besitzen je eine sehr lang gezogene Geissel.

Die histologische Structur der Eier ist deswegen von besonderm Interesse, weil sie während des Reifungsprocesses grossen Wandlungen unterworfen ist. Während nämlich die noch ganz jungen Eizellen keine weitern Eigenthümlichkeiten aufweisen und in ihrem durch Hämatoxylin ziemlich gleichmässig stark gefärbten Protoplasma nur einen hellern, bläschenförmigen Kern mit einem Kernkörperchen deutlich erkennen lassen (Fig. 24 a), treten bei weiterm Wachsthum folgende Veränderungen hervor. Man kann dann innerhalb des Protoplasmas zweierlei scharf getrennte Substanzen unterscheiden: erstens eine solche von wabenförmiger oder, wenn man will, spongiöser Structur, welche sich ziemlich intensiv mit Hämatoxylin tingirt, und zweitens eine nur wenig färbbare Grundsubstanz, welche die Maschenräume der erstern erfüllt. In der Mitte der Zelle fliesst die waben-

---

dass die Mündung der Gonaden in die pericardialen Anfangstheile der Nierenschläuche das ursprünglichste Stadium darstelle, entbehrt daher vorläufig ebenso sehr der Begründung wie meine eigene entgegenstehende frühere Hypothese (1898 a, p. 402), dass dieser primitive Zustand in der Bildung einer Urogenitalkloake zu sehen sei.

förmig structurirte Substanz zu einer grössern und compactern Masse zusammen, innerhalb deren auch der etwas verkleinerte, aber deutliche Kern gelegen ist (Fig. 24 b). Mit der Erreichung dieses Stadiums ist aber die Metamorphose der Eizellen noch nicht abgeschlossen. An den allergrössten und wohl bald zur Ausstossung reifen Eiern findet man nämlich einmal die Wabenräume stark vermehrt und gleichzeitig verkleinert, und es erscheint ferner an allen denjenigen Stellen der Eioberfläche, welche nicht an der Follikelwand befestigt sind, sondern frei in das Lumen des Eischlauchs hineinragen, eine besonders differenzirte, dünne Rindenschicht, die aus zahlreichen, dicht gestellten, durch Hämatoxylin dunkel gefärbten Körnchen besteht (Fig. 24 c). Das die ganze Eizelle überziehende Epithel, welches an jüngern Stadien gewöhnlich leicht zu erkennen ist (cf. Fig. 24 b), konnte in letzterm Falle nicht nachgewiesen werden — vielleicht aus dem Grunde, weil es hier von der körnigen Rindenschicht verdeckt wird. Hinsichtlich des Wesens und der Bedeutung dieser Rindenschicht möchte ich annehmen, dass sie durch eine schleimige Differenzirung der äussersten Protoplasmaschichten entsteht und im Wesentlichen dazu dient, das Hindurchgleiten der Eier durch den Eileiter zu erleichtern.

7. Nervensystem.

Die cerebralen Ganglien sind in typischer Weise gelegen; sie bilden eine ziemlich ausgedehnte Ganglienmasse, welche vorn und lateralwärts die Mundöffnung umgiebt. Ebenso wie bei den Nuculiden wird dieselbe jederseits durch eine seichte Furche in zwei Portionen zerlegt: nämlich in die medial und vorn liegenden, rundlichen Cerebralganglien (Fig. 25 *cg*) und in die lateralen und hintern, länglichen Pleuralganglien (Fig. 25 *pg*). Aus der cerebro-pleuralen Ganglienmasse gehen jederseits folgende Nerven ab (in der Reihenfolge von vorn nach hinten aufgezählt):

1) Der Nervus pallialis anterior major (Fig. 25 *npama*), welcher am Vorderende der Ganglien, lateralwärts (nicht medianwärts, wie es Pelseneer, 1891, p. 182, fig. 20 *v*, darstellt) von der Ganglienfurche, also eigentlich aus dem Vorderende des Pleuralganglions entspringt. Nicht weit von seinem Ursprung giebt er zunächst einen schwachen Nervus adductoris anterioris (Fig. 25 *naa*) ab[1]) und im fernern Ver-

1) Es ist ein Irrthum, wenn Pelseneer (l. c.) glaubt, dass der ganze vorn aus dem Cerebro-Pleuralganglion entspringende Nerv zum vordern Adductor gehe.

lauf mehrere starke Nerven, welche bald in den dünnhäutigen Theil des Mantels eintreten und sich dort verzweigen (cf. Fig. 25). Der Hauptstamm des Nerven aber geht nach vorn, nähert sich in der Gegend des vordern unpaaren Tentakels demjenigen der andern Seite beträchtlich und bildet hier ein kleines Ganglion, welches mit dem der andern Seite durch eine dünne Quercommissur verbunden ist und als vorderes Tentacularganglion (Fig. 25 *vtg*) bezeichnet werden muss, da es zahlreiche Aeste zum vordern unpaaren Tentakel entsendet. Ehe der Nerv in das Ganglion eintritt, pflegt er einen kleinen, lateralen Ast abzugeben, welcher indessen schon nach kurzem Verlauf wieder mit dem Hauptnerven verschmilzt [1]). Der Hauptstamm des Nerven, welcher aus dem Vorderende des Tentacularganglions hervorgeht, verläuft dann weiterhin parallel zum Mantelrand in der musculösen Verdickung desselben ungefähr in der Höhe des ventralen Kalkschalenrandes (Fig. 3 *rn*). Er bildet hier mit dem hintern Mantelnerven einen vollkommen geschlossenen Ringnerven, der stellenweise von kleinen Ganglienknoten besetzt ist (Fig. 25 *rn*). Derselbe anastomosirt einerseits mit allen grössern Aesten des vordern Mantelnerven und entsendet andrerseits zahlreiche feine Nervenfasern zum eigentlichen Mantelrand [2]).

2) Dicht hinter dem N. pallialis anterior major und etwas medialwärts ein schwacher Nerv, welcher sich gleich an seiner Wurzel in einen sehr kurzen vordern und einen längern hintern Ast spaltet und das weiter unten zu erwähnende adorale Sinnesorgan versorgt: er sei deswegen als Nervus adoralis (Fig. 25 *nad*) bezeichnet.

3) Unmittelbar hinter dem vorigen der Nervus appendicis buccalis (Fig. 25 *nab*), ein schwacher und nicht markstrangähnlicher Nerv, welcher in der Mundlappenaxe längs einer Blutlacune verläuft und dem N. adoralis dorsalwärts dicht anliegt.

4) Der Nervus otocysticus (Fig. 25 *no*). Ziemlich weit hinten und zwar nur wenig lateralwärts und nach vorn von dem Cerebro-Pleuro-

---

1) Dieser Seitenzweig zeigt bei verschiedenen Individuen, ja oft sogar auf beiden Seiten ein und desselben Exemplars, ein sehr variables Verhalten, indem er entweder schon hinter dem Ganglion oder erst vor demselben oder endlich auch im Bereich des Ganglions selbst wieder in den Hauptnerv zurücktritt. In Fig. 25 ist der letztere und wohl häufigste Modus dargestellt. Zuweilen ist der Seitennerv übrigens nur unvollkommen von dem Hauptnerv getrennt.

2) Wie ich hier nachtragen will, ist auch bei den Nuculiden (*Leda sulculata* und *Malletia chilensis*) ein solcher Ringnerv des Mantels vorhanden.

Pedalconnectiv (s. u.) entspringt ein äusserst feiner Nerv, welcher zunächst lateralwärts von letzterm die Fussmusculatur durchzieht, dann den Otocystengang nicht weit von dessen äusserer Mündung erreicht und ihn bis zur Otocystenblase begleitet. Obgleich die Verfolgung dieses Nerven wegen seiner ausserordentlichen Kleinheit niemals vollkommen einwandsfreie Resultate ergiebt, so halte ich doch seine Beziehungen zu den Otocysten für genügend erwiesen, um ihn als N. otocysticus zu bezeichnen. Uebrigens scheinen feine Anastomosen zwischen ihm und den Nn. pedales superiores (s. u.) zu bestehen.

5) Das Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv (Fig. 25 *cppc*). Dieser starke Nervenstrang entspringt ziemlich weit hinten medial und etwas ventralwärts aus der Furche zwischen Cerebral- und Pleuralganglion als ein äusserlich einheitlicher Nerv, der aber in so fern eine doppelte Wurzel besitzt, als er von beiden Ganglien Fasern erhält (cf. auch PELSENEER, 1891, p. 183, 264, fig. 29 *II* u. *VI*, u. LANG, 1894, p. 720). In seinem weitern, ventralwärts und nach hinten gerichteten Verlauf durch die Fussmusculatur nähert sich das Connectiv demjenigen der andern Seite beträchtlich, um bald darauf vorn und dorsalwärts in das Pedalganglion zu münden (cf. Fig. 25).

6) Der Nervus pallialis anterior minor (Fig. 25 *npami*). Er entspringt an der lateralen Seite des Pleuralganglions ungefähr in derselben Transversalebene wie das Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv — also nicht so weit hinten, wie PELSENEER (1891, p. 183, fig. 20 *IV*) angiebt. Er verläuft zunächst lateralwärts und nach vorn und zerfällt an der Stelle, wo er in den dünnhäutigen Mantel eintritt, in einen vordern und einen hintern Ast, welche beide die dünnhäutige Partie des Mantels durchsetzen und zum Ringnerven verlaufen (cf. Fig. 25).

7) Das Cerebro-Pleuro-Visceralconnectiv (Fig. 25 *cpvc*). Dieses ansehnliche Connectiv erscheint als hintere Verlängerung der Pleuralganglien und verläuft zunächst, dem Magen und der Leber lateralwärts angelagert, zum Hinterende der Visceralmasse. Hier wendet es sich, vom Gonadengang begleitet, mehr medialwärts und ist in der Gegend des äussern Nierenporus, an dem es medialwärts in geringer Entfernung vorbeiläuft, demjenigen der andern Seite stark genähert (cf. Fig. 25). In dieser Region nimmt es auch an Volumen ein wenig ab und verliert gleichzeitig den markstrangähnlichen Charakter, den es in seinem vordern Abschnitt besitzt. Nach einer kurzen Strecke derartigen Verlaufs wenden sich jedoch die Connective wieder lateralwärts und zugleich etwas ventralwärts, indem sie an den Seitenwänden der Mm. retractores pedis posteriores den Insertionslinien der Kiemen-

axen folgen; dabei nehmen sie allmählich an Stärke zu, erhalten auch wieder ein markstrangähnliches Aussehen und gehen schliesslich ohne scharfe Grenze in die Visceralganglien über (cf. Fig. 25).

Die Visceralganglien (Fig. 25 *vg*) sind weder von Deshayes (1844—1858, p. 126, 127, tab. 19 C, fig. 3 j, 4 f) noch von Pelseneer (1891, p. 183, fig. 15 *x*) in zutreffender Weise geschildert worden. Wie ein Blick auf Fig. 25 lehrt, kann man in der That zunächst im Zweifel darüber sein, wie die vorliegenden Verhältnisse zu deuten sind. Wir sehen nämlich, dass die beiden Cerebro-Pleuro-Visceralconnective hinter den Mm. retractores pedis posteriores — also weit vor dem hintern Adductor — zusammenlaufen, ohne dass irgendwo eine deutlich abgesetzte Anschwellung hervorträte (cf. dagegen Deshayes, l. c., und Pelseneer, l. c.), welche schlechthin als Visceralganglion gelten könnte. Wir werden dieses Ganglion daher weder mit Deshayes (l. c.) an der hintern Umbiegungsstelle noch mit Pelseneer (l. c.) an der Basis der Kiemennerven zu suchen haben, sondern den ganzen hintern Abschnitt der Connective, etwa von der Basis der Kiemennerven an, als ein lang gestrecktes und innig verschmolzenes Ganglienpaar auffassen müssen (Fig. 25 *vg*). Es entspringen von demselben folgende Nerven:

1) Vorn jederseits ein Nervus branchialis (Fig. 25 *nbr*), welcher nicht weit hinter dem Vorderende der Kiemen zusammen mit der Lacuna afferens in die Kiemenaxe eintritt, proximalwärts und medial in dieser Lacune nach hinten verläuft und dabei allmählich an Grösse abnimmt, indem er dorsalwärts und ventralwärts Aeste zu den einzelnen Blättchen entsendet[1]).

2) Die Nervi palliales posteriores (Fig. 25 *npp*). Sie entspringen am Hinterende der visceralen Ganglienschlinge median genau am Vorderende des Suspensorium branchiale als ein einheitlicher, ziemlich dicker Strang (also nicht getrennt, wie Deshayes, 1844—1858, p. 126, tab. 19 C, fig. 3 l, 4 g angiebt), welcher an seinem Ursprung nur wenig scharf gegen das Ganglion abgesetzt ist und wie eine hintere Verlängerung desselben erscheint. Er zieht in dem Suspensorium branchiale nach

---

1) In die Blättchen selbst hinein habe ich die Aeste nicht verfolgen können. Wenn es auch sehr wahrscheinlich ist, dass sie in diesen längs des Randes verlaufen, so habe ich sie doch niemals an letzterer Stelle mit Sicherheit nachzuweisen vermocht und glaube daher nicht, dass dasjenige, was Pelseneer (1891, fig. 28 *III*) an seinem mangelhaft conservirten Material für den Blättchennerv gehalten hat, wirklich dieser und nicht etwas anderes gewesen ist.

hinten und spaltet sich erst nach längerm Verlauf in die beiderseitigen Nerven, welche noch eine grosse Strecke weit im Suspensorium branchiale verlaufen und einander dicht angelagert sind (Fig. 25 u. 26 *npp*)[1]. Nachdem jeder von ihnen einen dorsal- und lateralwärts ziehenden N. adductoris posterioris (Fig. 25 *nap*) entsendet hat, wenden sie sich am Hinterende des Suspensorium branchiale lateralwärts und sind an der Basis des hintern unpaaren Tentakels durch eine Gangliembildung ausgezeichnet, welche derjenigen am vordern Körperende äusserst ähnlich ist. An dieser Stelle zweigt sich nämlich von jedem Hauptstamm medialwärts eine schwache Nervenfaser ab, welche dorsalwärts ansteigt, hier zu einem kleinen Ganglion, dem hintern Tentacularganglion (Fig. 25 *htg*), anschwillt und dann nach hinten zu wieder in den Hauptnerv zurückläuft. Die beiden hintern Tentacularganglien stehen ebenso wie die analogen Gebilde des vordern Körperendes durch eine Transversalcommissur mit einander in Verbindung (Fig. 25 *htg*), welche dicht hinter dem an dieser Stelle ventralwärts hinabsteigenden Enddarm entlang läuft. Der Hauptstamm des hintern Mantelnerven selbst begiebt sich unter Abgabe zahlreicher, zu den Tentakeln der Siphonalgegend gehenden Aeste an den Mantelrand, in dem er weiterhin als Ringnerv verläuft (Fig. 25 *rn*).

Die Pedalganglien (Fig. 25 *pdg*) sind zwar wegen der Kürze der Cerebro-Pleuro-Pedalconnective den Cerebro-Pleuralganglien ziemlich nahe gelegen, fallen aber keineswegs immer, wie Pelseneer (1891, p. 183, fig. 29 *r*) meint, in dieselbe Transversalebene wie diese, sondern sind bei allen Exemplaren mit retrahirtem Fuss beträchtlich weiter nach hinten gelegen (cf. Fig. 25)[2]. Die verhältnissmässig grossen Ganglien besitzen eine rundliche, lateralwärts wenig abgeplattete Gestalt und sind immer nur durch eine einzige kurze Commissur mit einander verbunden. Von jedem Ganglion entspringen ausser dem Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv (cf. Fig. 25): vorn 4 starke über einander liegende Nn. pedales anteriores (in Fig. 25 ist nur der am meisten dorsal gelegene Nervus pedalis anterior superior gezeichnet), lateralwärts ca. 4 kleine Nn. pe-

1) Gewöhnlich liegt derjenige der linken Seite dorsal- und lateralwärts von demjenigen der rechten Seite (cf. Fig. 25 u. 26 *npp*).

2) An dem Exemplar, welches dieser Figur zu Grunde gelegt ist, befanden sie sich z. B. in der Transversalregion der Lebermündungen. Uebrigens sei noch besonders darauf hingewiesen, dass an Fig. 25 die wirkliche Länge der Cerebro-Pleuro-Pedalconnective in so fern nicht zu erkennen ist, als diese Figur eine auf eine Ebene projicirte Dorsalansicht darstellt, an welcher dorso-ventrale Entfernungen natürlich nicht zum Ausdruck gelangen.

dales laterales, hinten ein kleiner N. pedalis posterior, ventralwärts ein sehr starker N. pedalis inferior und endlich einige kleine Nn. pedales superiores, welche, mit dem Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv vereint, eine Strecke weit dorsalwärts ziehen, um dann lateralwärts abzubiegen und sich in der lateralen Fussmusculatur zu verästeln.

Ueberblicken wir das Nervensystem in seiner Gesammtheit, so tritt uns auch hier, ähnlich wie bei vielen andern Organsystemen, eine eigenthümliche Mischung von primären und secundären Eigenschaften entgegen. Primitiv ist vor allem die gedrungene Gestalt des ganzen Centralapparats, die in der Grösse der beiden vordern Ganglienpaare sowie in der Kürze und Dicke[1]) sämmtlicher Connective zum Ausdruck kommt, primitiv ist ferner das Vorkommen deutlich gesonderter Pleuralganglien und vielleicht auch das Verhalten des N. otocysticus. In schroffem Gegensatz zu allen diesen primären Eigenschaften stehen einige andere, welche wohl mit Recht als secundäre Anpassungserscheinungen aufzufassen sind. Denn nur als solche und zwar als eine Anpassung an die Verlängerung des hintern Körperendes dürfte die eigenthümliche Form der Visceralganglien zu erklären sein. Wenn wir uns vor Augen halten, dass mit jener Verlängerung auch eine schrägere Stellung der Mm. retractores pedis posteriores nothwendig verbunden war, so können wir uns vorstellen, dass die am ventralen und hintern Rande der genannten Muskeln gelegenen Visceralganglien sammt der sie verbindenden Commissur stark in die Länge gezogen wurden und dabei ihre ursprünglich scharf abgesetzte Gestalt vollkommen verlieren mussten, während sie ihre primitive Lage weit vor dem hintern Adductor doch im Allgemeinen beibehielten. Eine andere Anpassungserscheinung an die Verlängerung des hintern Körperendes ist darin zu sehen, dass die Kiemenvenen hier nicht, wie bei den Nuculiden, nahe dem Hinterende, sondern dicht hinter dem Vorderende der Kiemen in dieselben eintreten und die letztern daher auch in der Richtung von vorn nach hinten durchziehen. Am allerdeutlichsten kommt endlich die Verlängerung und die damit zusammenhängende Verschmälerung des hintern Körperendes in dem lang gestreckten Verlauf und der theilweisen Verschmelzung der hintern Mantelnerven zum Ausdruck. Als eine theilweise Anpassungserscheinung an die

1) Uebrigens besitzen auch die Nervenconnective der Nuculiden eine ähnliche Stärke. Ich hebe diesen Umstand deswegen hier noch nachträglich hervor, weil an der halbschematischen fig. 37 meiner Nuculidenarbeit (1898 a) die Connective verhältnissmässig zu dünn gezeichnet sind.

lang gestreckte Form des Thierkörpers überhaupt wird man auch das Auftreten accessorischer, kleinen Ganglienpaare am Vorder- und Hinterende zu betrachten haben — eine Anpassung, welche ebenfalls in ziemlich scharfem Gegensatz zu der gedrungenen Anordnung der centralen Hauptganglien steht.

8. Sinnesorgane und palliale Organe.

Otocysten. Diese statischen Apparate sind bei allen Exemplaren vorhanden, zeigen aber eine sehr variable Lage. Während sie nämlich bei jungen und nicht geschlechtsreifen Individuen an typischer Stelle, dicht über dem Hinterende der Pedalganglien, liegen und nur durch wenige Muskelfasern von diesen getrennt sind, werden sie durch die starke Entwicklung der Geschlechtsorgane allmählich nach hinten gedrängt und finden sich bei ganz geschlechtsreifen Individuen weit hinter den Pedalganglien in den lateralen Partien eines Muskelstrangs, welcher das von den Geschlechtsproducten erfüllte Fussinnere durchzieht. Wenn sie bei dieser Wanderung auch keineswegs an Grösse einbüssen und nur dorsoventral ein wenig comprimirt werden, so ist ihre endgültige Lage doch so versteckt, dass sie Pelseneer, der (1891, p. 183) wohl nur geschlechtsreife Individuen untersucht hat, bei *Solemya* überhaupt nicht auffand, und dass auch ich ursprünglich (1898 b, p. 85) ihr Vorhandensein, wenigstens bei geschlechtsreifen Thieren, nicht zu constatiren vermochte. Immer steht jede der beiden Otocysten, wie Pelseneer (1891, p. 183) ganz richtig vorausgesetzt hat, durch einen Otocystengang mit der Aussenwelt in Verbindung, welcher vorn und lateralwärts die Otocystenblase verlässt, dann — je nach der Lage der Otocyste — mehr oder weniger weit nach vorn und lateralwärts die Fussmusculatur durchzieht und nahe der Fussbasis an der Lateralseite desselben durch einen Porus otocysticus nach aussen mündet. Die rundlichen Otocystenblasen selbst besitzen einen mittlern Durchmesser von 0,072 mm, sie bestehen aus einem cubischen Epithel, welches nur wenig höher ist als das Otocystenepithel der Nuculiden und in conservirtem Zustande keine deutlichen Sinneshaare erkennen lässt. Das Lumen der Blase wird von unregelmässig geformten Stücken erfüllt, welche nur selten — wohl in Folge Schleimüberzuges — eine schwache Hämatoxylinfärbung annehmen und jeden Falls als Fremdkörper, „Pseudotoconien“, zu betrachten sind.

Osphradien. Diese in der Gruppe der Lamellibranchiaten so weit verbreiteten Organe sind bei *Solemya* bis auf einige unbedeutende, medialwärts an der Basis des Kiemennerven gelegene Reste

vollkommen zurückgebildet [1]). Es kann dies um so weniger verwunderlich sein, als ja das Osphradium hier seine eigentliche Function, die Prüfung des Athemwassers, wegen seiner Lage in der Nähe des vordern Kiemenendes nur in sehr unvollkommner Weise erfüllen könnte. Jene Prüfung des Athemwassers wird wohl bei *Solemya* hauptsächlich durch die noch zu besprechenden hintern pallialen Organe besorgt.

Adorale Sinnesorgane. Schon vor der Mundöffnung erhebt sich an der ventralen Körperwand jederseits neben der Medianlinie ein kleiner Wulst, welcher nach hinten lateralwärts an der Mundöffnung vorbeizieht und schliesslich noch eine Strecke weit der Mundlappenaxe lateralwärts anliegt. An seiner Basis verläuft ein dünner Nervenstrang, der N. adoralis (Fig. 25 u. 26 *nad*), welcher durch einen besondern Ast auch den präoralen Abschnitt des Wulstes innervirt (cf. Fig. 25 *nad*). Aber nicht nur die starke Innervirung, sondern auch der ganze histologische Aufbau der Wülste spricht dafür, dass wir es hier mit speciellen Sinnesorganen zu thun haben. Die Wülste kommen nämlich durch eine starke Erhöhung des Epithels zu Stande und sind distalwärts von einer dicken, deutlich quer gestrichelten Cuticula (Fig. 26 *cut*) überzogen. Soviel sich an Schnitten von der feinern Structur erkennen lässt, sind die Kerne der lang gestreckten Zellen in der distalen Region stärker gehäuft als proximalwärts, wo sich übrigens einige kleinere Kerne durch ihre stärkere Färbbarkeit mit Hämatoxylin scharf von den übrigen abheben. Im Grossen und Ganzen ist die Aehnlichkeit dieser adoralen Sinnesorgane mit den von Thiele (1887, p. 413, 414; 1889) bei andern Lamellibranchiaten beschriebenen abdominalen Sinnesorganen nicht zu verkennen. Ihre physiologische Function dürfte in einer Prüfung des Wassers bestehen, welches mit der Nahrung zusammen der Mundöffnung zuströmt.

Palliale Organe. Drüsige und drüsig-sensorielle Differenzirungen des Mantelhöhlenepithels sind bei *Solemya* in sehr reichlicher Menge vorhanden. Sie bilden auf jeder Seite zwei getrennte und auch in histologischer Beziehung differente Complexe, von denen der eine als vorderes, der andere als hinteres palliales Organ zu bezeichnen ist.

Das erstere ist in der Zweizahl vorhanden und bedeckt im vordern

1) Ob Pelseneer, welcher (1891, p. 183) von dem Vorhandensein eines Osphradiums bei *Solemya* spricht, dabei diese Rudimente oder etwas anderes vor Augen gehabt hat, vermag ich leider nicht zu entscheiden.

Theil der Mantelhöhle jederseits die ganze Innenfläche der dünnhäutigen Mantellappen, indem es von der Befestigungsstelle des Mantels am Körper ventralwärts bis zu der Linie reicht, wo die musculöse Randverdickung des Mantels beginnt (cf. Fig. 3 $porg_1$). Nach hinten zu nimmt sein Ausdehnungsbezirk allmählich an Breite ab, indem er nicht mehr so weit dorsalwärts hinauf reicht, und hinter dem Hinterende des Fusschlitzes läuft er bald in einen schmalen Streifen aus, welcher längs des Randes noch eine Strecke weit nach hinten zieht[1]). In histologischer Hinsicht zeigen die vorliegenden pallialen Organe viel Aehnlichkeit mit den hintern pallialen Organen der Nuculiden (cf. meine Nuculidenarbeit 1898 a, p. 408—410, fig. 40 u. 41). Wir finden ein ziemlich hohes[2]), von einer dünnen Cuticula überzogenes Epithel, welches aus schmalen Stützzellen und breitern Drüsenzellen besteht. Die erstern besitzen einen distalwärts gelegenen Kern und scheinen meistens als Sinneszellen zu functioniren; wenigstens gelingt es bei besonders günstiger Conservirung zuweilen, auf ihnen ein Büschel feiner Sinneshaare nachzuweisen (Fig. 27 *snz*)[3]). Es sei noch bemerkt, dass diese Sinneszellen in ihrem Vorkommen keineswegs auf die vordern pallialen Organe beschränkt sind, sondern sich auch hier und da zwischen den flachen und nur an der Mundöffnung bewimperten Epithelien der übrigen vordern Mantelhöhle vorfinden. Die Drüsenzellen der vordern pallialen Organe sind bis auf einen basalen, den Kern umschliessenden Protoplasmarest vollkommen von einer Secretmasse erfüllt, deren Gestalt und Färbbarkeit mit Hämatoxylin nicht nur bei den Zellen verschiedener Individuen, sondern auch bei denjenigen desselben pallialen Organs mannigfach variirt. Im häufigsten Fall besteht dieses Secret aus einer grössern Anzahl gleichförmiger Tropfen, die sich indessen in verschiedenen Zellen oft sehr verschieden stark mit Hämatoxylin tingiren, zuweilen aber bildet der Drüseninhalt auch grössere, wenig färbbare Massen, die hellere Tropfen oder stark licht-

1) Bei manchen — nicht bei allen — Individuen ist dieser hinter dem Fusschlitz gelegene Theil des vordern pallialen Organs ventralwärts durch eine kleine Hautfalte abgegrenzt.

2) Bestimmte Angaben lassen sich über die Höhe dieser Zellen nicht machen, da hier, wie auch am hintern pallialen Organ und dem noch zu besprechenden Fussepithel, die schon beim Epithel der Aussenfalte (s. o.) erwähnte merkwürdige Thatsache besteht, dass die Höhe der Zellen mit der Grösse des Individuums beträchtlich zunimmt.

3) Die Conservirung dieser Sinnesborsten gelang nur in wenigen Fällen und zwar allein mittels kochender, kalt gesättigter Sublimatlösung.

brechende Pigmentkörner umschliessen (Fig. 27 *drz*). Dass wir in den vordern pallialen Organen wichtige Sinnesorgane vor uns haben, geht aus der ungewöhnlich starken Innervirung der ganzen, von ihnen bedeckten vordern Mantelbezirke deutlich hervor (cf. Fig. 25).

Das hintere palliale Organ, das von Deshayes (1844—1858, p. 121, 122, tab. 19, fig. 5 l, tab. 19 A, fig. 2 t, 3 e, 4, tab. 19 C, fig. 4 d, e) irrthümlicher Weise für das Ovarium gehalten wurde, ist vornehmlich in der hintern Körperhälfte entwickelt. Es beginnt vorn bald hinter der äussern Nierenöffnung an der ventralen Körperwand, bedeckt nach hinten zu die Kiemenaxen, das Suspensorium branchiale sowie die lateralen Seiten des Körpers und schlägt sich an dem dorsalen Septum, welches in dieser Gegend den ganzen Körper suspendirt, endlich auch ein kleines Stück weit auf die Innenfläche des Mantels über (Fig. 28 $porg_2$). Am hintern Ende überzieht es die Ventralseite des hintern Adductors, umgiebt den After und erstreckt sich auf den innern Seitenwänden der Mantelhöhle bis nahe an den Branchio-Analsipho. Es sei noch bemerkt, dass der ventralwärts am Suspensorium branchiale und an den Kiemenaxen gelegene Abschnitt der Drüse (cf. Fig. 28) vorn von der Hauptmasse derselben vollkommen getrennt beginnt und sich auch nach hinten zu nicht ganz bis ans Vorderende des hintern Adductors erstreckt. Das hohe, aber einschichtige Drüsenepithel, aus welchem das ganze, weit ausgedehnte Organ besteht, ist an seiner Oberfläche von zahlreichen Furchen durchzogen, welche theilweise durch die vielfach geknickte Gestalt der Unterlage des Epithels, theilweise auch dadurch zu Stande kommen, dass die einzelnen Zellen desselben eine ungleiche Höhe besitzen. Die Furchen verleihen der gesammten Oberfläche des Organs ein ähnliches Aussehen, wie es die Grosshirnoberfläche der höhern Säugethiere besitzt. Histologisch besteht auch dieses Epithel aus schmalen Stützzellen und breiten Drüsenzellen. Die cylindrischen, distalwärts oft etwas verbreiterten Drüsenzellen besitzen basale Kerne und einen fein gekörnelten Inhalt, der sich bei vielen Zellen fast gar nicht, bei andern dagegen wieder sehr stark mit Hämatoxylin tingirt (Fig. 29 *drz*). Merkwürdiger Weise überwiegen die heller gefärbten Zellen in den ventraleren Partien des vordern Drüsenabschnitts und sind besonders in dem unpaaren, ventralwärts von den Kiemenaxen isolirt gelegenen Theilstück der Drüse viel zahlreicher vorhanden [1]) als an den Seitenwänden des Körpers, wo wieder die ge-

1) Uebrigens kann ich an gut conservirten Exemplaren nicht finden, dass diese Drüsenpartie „sans structure nette“ sei, wie Pelseneer (1891, p. 177, fig. 18 *ll*) angiebt.

färbten Elemente am meisten hervortreten. In den hintern Regionen der Drüse gleichen sich diese localen Differenzirungen indessen vollkommen aus, und es sind hier beide Drüsenformen in annähernd gleicher Menge vorhanden (cf. Fig. 29). Die Stützzellen zeigen ein helles, deutlich granulirtes Protoplasma und einen meist länglichen Kern, scheinen aber an ihren distalen Enden nicht wie die entsprechenden Elemente der vordern pallialen Organe mit Sinnesborsten besetzt zu sein (Fig. 29 *stz*). Obgleich daher der sensorielle Charakter des hintern pallialen Organs keineswegs feststeht, so glaube ich doch, dass es dieselbe physiologische Aufgabe hat wie die an ähnlicher Stelle gelegenen hintern pallialen Organe der Nuculiden: nämlich das Athemwasser zu prüfen und etwaige, durch den Sipho eindringende Fremdkörper durch Umhüllung mit Schleimmasse oder durch Giftwirkung unschädlich zu machen. Demselben Zwecke dienen wohl in der vordern Körperhälfte die vordern pallialen Organe, deren Lage in der Umgebung des Fusschlitzes ja schon von vorn herein darauf hinweist, dass ihre Thätigkeit gegen die an dieser Stelle in die Mantelhöhle gelangenden Fremdkörper gerichtet ist.

Wie ich bereits in meiner Nuculidenarbeit (1898 a, p. 409, 410) dargethan habe, kann man bei der Homologisirung aller dieser pallialen Organe der Lamellibranchiaten mit Manteldrüsen anderer Mollusken nicht vorsichtig genug verfahren, und ich kann daher auch hier die von Pelseneer (1891, p. 177, 229, fig. 15 *XI*, 16 *I*, 18 *II*, *V*; 1894, p. 161) vorgeschlagene Bezeichnung des hintern pallialen Organs von *Solemya* als „glandes hypobranchiales“ nicht acceptiren. Denn erstens ist die Lage und Structur der hintern pallialen Organe bei den einzelnen Nuculidenspecies und bei *Solemya* keineswegs die gleiche, und zweitens deutet das Auftreten ganz ähnlicher Bildungen an andern Stellen der Mantelhöhle — sowohl bei Nuculiden wie auch bei Solemyen — doch zur Genüge an, dass den am Hinterende gelegenen Differenzirungen dieser Art keine exceptionelle Bedeutung zukommt.

Epithel des Fusses. Die ganzen vordern Seitenflächen des Fusses und bei vielen Exemplaren auch die Fussohle[1]) findet man von einem sehr hohen, vorwiegend drüsigen Epithel bedeckt. Unterhalb einer ausserordentlich dicken, lamellös geschichteten und gleichzeitig quer gestrichelten Cuticula (Fig. 30 *cut*) liegt eine Schicht grosser, eiförmiger Drüsenzellen, deren Theken sich distalwärts in je einen schmalen,

---

1) Nur bei wenigen Exemplaren ist die Fussohle von einem einfachen, nicht drüsigen Cylinderepithel bekleidet.

die Cuticula durchbohrenden Gang ausziehen. Der fein granulirte und oft fädige Inhalt dieser Zellen färbt sich mehr oder minder stark mit Hämatoxylin, und man kann besonders nach Sublimat- oder Alkoholfixirung[1]) eine sich stärker färbende und eine sich schwächer färbende Art unterscheiden (Fig. 30 *drz*). Die Vertheilung und das gegenseitige Mengenverhältniss beider Formen ist bei verschiedenen Individuen äusserst wechselnd; im Allgemeinen kann man aber sagen, dass an den Seitenwänden des Fusses die dunkler gefärbten Zellen überwiegen, während auf der Fussohle zuweilen nur die wenig färbbare Art vorhanden ist. Man ist daher nicht ohne weiteres berechtigt, beide Drüsenformen lediglich als verschiedene Secretionsstadien ein und derselben Zellenart aufzufassen, sondern es scheint, als ob sie in der That verschiedenartige Secretproducte erzeugten. Beide Drüsenarten enthalten basalwärts einen ziemlich grossen, rundlichen Kern, welcher bei der stärker färbbaren Art in Hämatoxylin-Präparaten gewöhnlich heller erscheint als das Secretproduct und fast regelmässig zwei Kernkörperchen aufweist (cf. Fig. 30 *drz*).

Zwischen den einzelnen Drüsen liegen Gruppen von Stützzellen, welche distalwärts je einen länglichen Kern aufweisen und proximalwärts ebenso wie die Drüsenzellen durch wurzelförmige Ausläufer im subcutanen Gewebe befestigt sind (Fig. 30 *stz*). An gewissen Stellen der Seitenwände des Fusses erscheinen diese Stützzellen zu Sinneszellen differenzirt und zu specifischen Sinnesorganen zusammengelagert. Jene Stellen sind schon makroskopisch durch deutlich erkennbare Furchen markirt, welche am Sohlenrand zwischen je zwei Papillen beginnen und sich über die Seitenflächen des Fusses mehr oder minder weit nach hinten und dorsalwärts erstrecken (cf. Fig. 1*f*). Im Bereich derselben ist die Cuticula stark eingezogen (Fig. 30), und man findet darunter viele lang gestreckte, spindelförmige Zellen, welche einander dicht angelagert sind und längs der Furche eine proximal- und distalwärts etwas verschmälerte Zone bilden, deren Querschnittsbild einigermaassen an die Geschmacksknospen der Säugethiere erinnert (cf. Fig. 30). Obgleich es an den Schnittpräparaten nicht möglich war, einen Zusammenhang dieser Zellen mit Nervenfasern sicher nachzuweisen, so lässt doch die ganze Gestalt dieser Organe kaum einen Zweifel darüber bestehen, dass wir es hier mit wirklichen Sinnesorganen zu thun haben.

---

1) Flemming'sche Flüssigkeit setzt die Färbbarkeit aller Elemente etwas herab.

Wie man sieht, weist das Fussepithel in seinem Bau viele Aehnlichkeiten mit den pallialen Organen auf, und es werden daher auch seine physiologischen Functionen sich nicht wesentlich von denjenigen der vordern pallialen Organe unterscheiden.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass jedweder Versuch, das vorliegende drüsige Fussepithel mit Fussdrüsen anderer Mollusken zu homologisiren, durch das Fehlen einer drüsigen Differenzirung grade an der Fussohle mancher Individuen wohl vollkommen vereitelt wird.

Vorderer und hinterer unpaarer Tentakel. Der Vollständigkeit halber mögen hier noch diese beiden, schon weiter oben beschriebenen Gebilde erwähnt werden, weil sie durch ihre innigen Beziehungen zum Nervensystem (s. o.) als wichtige Sinnesorgane erscheinen. Auch ihr Epithel ist — wie das Epithel der Mantelrand-Innenfalten überhaupt — bei manchen Individuen sehr stark drüsig differenzirt, während man bei andern Exemplaren an ihnen keine Spur irgend welcher Drüsenbildung vorfindet. Sinnesborsten konnten auf den schmalen Stützzellen in keinem Falle nachgewiesen werden.

Wie man sieht, treten drüsig-sensorielle und auch rein drüsige (cf. alveoläre Mantelranddrüsen) Differenzirungen des Epithels bei *Solemya* in grosser Ausdehnung und Mannigfaltigkeit hervor, und es darf angenommen werden, dass dieser Mannigfaltigkeit der Formen auch eine ebenso grosse chemische Verschiedenheit der einzelnen Secrete entspricht.

Schluss und Zusammenfassung.

Ein allgemeiner Ueberblick über die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung führt zunächst zu einer Bestätigung der von Pelseneer (1889; 1891, p. 274; 1894, p. 161) ausgesprochenen Ansicht, dass die Solemyen in ihrer Organisation sehr viele Züge mit den Nuculiden gemeinsam haben und man beide Gruppen unbedenklich zu einer Ordnung vereinigen kann. Diese gemeinsamen Züge, deren Gesammtbesitz also nach dem jetzigen Stande der Forschung der Ordnung der Protobranchier vor allen andern Lamellibranchiaten eigenthümlich ist, können kurz folgendermassen zusammengefasst werden:

1) das Vorhandensein einer flachen Fussohle,

2) der Besitz von Mundtentakeln,

3) der Umstand, dass die Branchioatrialöffnung am vordern Ende der Kiemenaxe gelegen ist,

4) der Besitz fiederförmiger Kiemen,

5) der gleichförmige histologische Bau der Nierenschläuche,

6) die Kürze der Connective des Nervensystems und das Vorkommen deutlich gesonderter Pleuralganglien,

7) das Persistiren des Otocystenganges,

Damit wären die beiden Gruppen gemeinschaftlichen Charaktere aber auch im Wesentlichen erschöpft, und es sind daher einige andere, von Pelseneer (1891, p. 274; 1894, p. 161)[1]) unter dieser Rubrik angeführte Punkte zu streichen:

1) Drüsengebilde, welche man mit Recht als Hypobranchialdrüsen bezeichnen könnte, sind den Protobranchiern keineswegs eigenthümlich.

2) Das Fehlen einer hintern Aorta ist nicht nur kein Allgemeincharakter der Protobranchier, sondern im Gegentheil, alle hierhin gehörigen Formen scheinen sogar eine solche zu besitzen.

3) Die Nieren fungiren nicht bei allen Protobranchiern als Ausführungsgänge der Geschlechtsproducte, und es sind auch häufig beide Nieren durch eine Quercommunication mit einander verbunden (cf. Nuculiden).

4) Auch die verhältnissmässig geringe Ausbildung und Kleinheit der Visceralganglien, welche Pelseneer (l. c.) als gemeinsames Kennzeichen aller Protobranchier auffasst, scheint mir keinen wesentlichen Allgemeincharakter abzugeben. Denn einmal sind die Visceralganglien bei einigen Nuculiden (z. B. *Leda sulculata*) nur wenig kleiner als die Cerebralganglien (cf. meine Nuculidenarbeit, 1898 a, p. 404, fig. 37), und ferner zeigen gerade diese Ganglien innerhalb der Gruppe der Protobranchier eine derartig mannigfaltige und weitgehende Differenzirung, dass man sie nicht so ohne weiteres als „peu développés" bezeichnen kann.

Verlieren so auch mehrere der von Pelseneer angeführten Merkmale ihre Allgemeingültigkeit, so bleibt doch, wie bemerkt, immerhin eine genügende Anzahl derselben bestehen, um die Ordnung der Protobranchier als eine hinreichend scharf begrenzte erscheinen zu lassen. Und sehen wir uns die typischen Merkmale dieser Gruppe genauer an, so werden wir die weitere Pelseneer'sche Annahme (l. c.), dass die Protobranchier die primitivsten und phylogenetisch ältesten aller lebenden Muscheln seien, nur bestätigen können.

Wenn wir nun weiterhin die beiden Familien der Protobranchier mit einander vergleichen, so tritt uns trotz aller gemeinsamen Charak-

---

1) cf. auch Harmer u. Shipley (1895, p. 447).

tere doch eine sehr grosse Verschiedenheit entgegen. So unterscheiden sich die Solemyen sehr wesentlich von den Nuculiden:

1) durch die starke Entwicklung ihrer Hautmusculatur und durch das Fehlen eines M. protractor pedis;

2) durch die ausgedehnte Verwachsung ihrer ventralen Mantelränder und die eigenthümliche Ausbildung eines Branchio-Analsiphos;

3) durch die gesammten gröbern und feinern Formverhältnisse ihrer Schalen (Mangel an Schlosszähnen, Lage des Ligaments, weites Ueberragen des Periostracums am ventralen Schalenrand, prismatische Structur der Kalkschale u. a. m.);

4) durch die rudimentäre Gestalt ihrer Mundlappen und Mundtentakel;

5) durch die Kleinheit und ganze Form ihres fast windungslosen Darmcanals;

6) durch die sehr lang gestreckte Gestalt ihres Herzventrikels;

7) durch den Besitz einer Pericardialdrüse an den Vorhofswänden;

8) durch die Lage und Grösse der Kiemen;

9) durch die Formverhältnisse der Nieren, welche gerade umgekehrt im Körper liegen wie bei den Nuculiden, keine Blindsäcke und Quercommunication besitzen;

10) durch das gänzlich abweichende Verhalten der Gonaden-Ausführungsgänge, welche in die pericardialen Anfangstheile der Nierenschläuche einmünden;

11) durch die abweichende Gestaltung ihres Nervensystems, das durch die Form der kleinen und weit vorn gelegenen Visceralganglien sowie durch das Auftreten der vordern und hintern Tentacularganglien ausgezeichnet ist.

Die meisten dieser Unterschiede, denen man noch manche andere hinzufügen könnte, beruhen, wie im Einzelnen gezeigt worden ist, darauf, dass speciell in der Gruppe der Solemyen eine ausgeprägte Anpassung an das Leben in der Tiefe des Sandes stattgefunden hat.

Da nun diese Anpassungscharaktere, welche von der Vergrösserung der Kiemen und einer excessiven Verlängerung des hintern Körperendes ihren Ausgangspunkt nahmen, bei *Solemya* in eigenthümlicher Weise mit sicherlich primären Eigenschaften vermischt sind, so ist die weitere Annahme berechtigt, dass jene Anpassung schon sehr frühzeitig erfolgt ist. Dadurch erklärt sich zugleich die ausgesprochene Einseitigkeit, welche in der Ausbildung vieler Organsysteme der Solemyen hervortritt und welche auch in der geringen Artenzahl der ganzen Gruppe bei grosser, aber zerstreuter geographischer Verbreitung

ihren Ausdruck findet[1]). Ganz anders bei den Nuculiden. Wenn auch bei dieser Familie immerhin zahlreiche Anpassungserscheinungen vorhanden sind, so tragen dieselben doch keineswegs ein vollkommen einseitiges Gepräge. Alle Organsysteme erscheinen hier, wenn man so sagen darf, noch viel mehr schematisirt, und wenn sie auch mannigfache Differenzirungen aufweisen, so führt doch die allgemeine Entwicklungsrichtung, die sich in ihren Differenzirungen kundgiebt, jeden Falls in grader Linie zu höher specialisirten Formen hin. Einige Beispiele mögen diesen wichtigen Unterschied zwischen Solemyen und Nuculiden näher erläutern. Man vergegenwärtige sich nur die Siphonenbildung in beiden Gruppen. Bei den Nuculiden finden wir alle Uebergangsstadien von einem vollständig offenen Mantelrand bis zur Ausbildung zweier Siphonalröhren, wie sie für viele andere Lamellibranchier typisch sind, während der Branchio-Analsipho von *Solemya* sich an keiner Stelle in jenes Entwicklungsschema einreihen lässt und wohl in der ganzen Classe der Lamellibranchier als vollkommen vereinzeltes Gebilde dasteht. Aehnlich verhält es sich mit den Kiemen. Die Filamente der *Nucula*-Kieme brauchen wir uns nur ventralwärts verlängert und an den Enden dorsalwärts herumgeschlagen zu denken, um die Kiemenform der Arciden zu erhalten; an der Kieme von *Solemya* dagegen hat eine Verlängerung der Filamente zwar schon stattgefunden, aber die gleichzeitig erfolgte Drehung der Kiemenaxe nach lateralwärts schliesst eine zur Filibranchier-Kieme führende Weiterentwicklung vollkommen aus (cf. auch Pelseneer, 1888, p. 34, tab. 4, fig. 10).

Wir werden daher die Nuculiden als diejenige Gruppe betrachten müssen, welche ihn ihrer Organisation den primitivsten Typus viel reiner bewahrt hat als die Solemyiden (cf. auch Pelseneer, 1891, p. 275). Wenn demnach die letztern auch als höher specialisirte Formen erscheinen, so wäre es aber doch verfehlt, daraus mit Pelseneer (1888, p. 39, tab. 4, fig. 10; 1891, p. 275, 279) auf eine directe Abstammung der Solemyiden von den Nuculiden zu schliessen. Dagegen spricht vor allem die Thatsache, dass vieles in der Organisation der Solemyiden an sich — von allen Anpassungscharakteren abgesehen — jeden Falls einfacher als bei den Nuculiden erscheint (Schlossrand, Darmcanal, Nierenschläuche u. a.). Wenn auch bei der eigenthümlichen Lebensweise der Solemyen und bei der starken Ent-

1) Schon Neumayr hatte (1891, p. 735) aus letzterm Umstand ganz richtig auf ein hohes geologisches Alter der Solemyen geschlossen.

wicklung ihrer Gonaden Rückbildungsprocesse keineswegs ausgeschlossen sind, so glaube ich doch nicht, dass aus solchen allein jene relativ primitiven Gestaltungsverhältnisse zu erklären sind — zumal bei einer Gruppe, welche schon aus ganz andern Gründen ohnehin als archaistisch zu bezeichnen ist. Wenn wir zunächst diejenigen Specialfälle ausscheiden, wo grade die für *Solemya* charakteristische Anpassungserscheinung, die Verlängerung und Verschmälerung des hintern Körperendes, bildungshemmend auf die Entwicklung der hier gelegenen Organe (z. B. die Nierenschläuche) gewirkt hat, so werden wir das Persistiren der übrigen primitiven Charaktere trotz einseitiger Anpassung wohl am einfachsten physiologisch und zwar folgendermassen begreifen können. Für die tief im Sande lebenden Thiere, welche vor Feinden ziemlich geschützt waren und deren Stoffwechsel durch die Gleichförmigkeit und leichte Assimilirbarkeit der umgebenden fauligen Substanzen sehr vereinfacht war, musste in vielen Fällen das Einfachste auch gleichzeitig das Nützlichste sein. Es blieben daher alle hierfür in Betracht kommenden Organsysteme auf einer verhältnissmässig niedrigen Stufe der Entwicklung stehen, und so wird es erklärlich, dass trotz aller Verlagerungen und Veränderungen der äussern Gestalt doch mache Organe an sich viel einfacher gebaut sind als die entsprechenden Organe der Nuculiden.

Wir werden uns also die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der Nuculiden und Solemyiden keineswegs als eine directe Descendenz der letztern von den erstern, sondern vielmehr so vorzustellen haben, dass beide Gruppen sich bereits sehr frühzeitig aus einer gemeinschaftlichen Urform als selbständige Gruppen differenzirt haben.

Anhang.

Anhangsweise sollen hier einige in der vorliegenden Abhandlung mitgetheilte Gelegenheitsbeobachtungen noch einmal kurz recapitulirt werden, welche zwar nur in einem losen Zusammenhang mit dem eigentlichen Thema dieser Arbeit stehen, aber für die Histologie und Biologie aller Mollusken doch ein gewisses Interesse besitzen. Man kann sie in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Drüsenbildungen des Lamellibranchier-Epithels brauchen, wenn sie auch noch so ausgedehnt sind, doch keineswegs bei allen Individuen einer Species constant vorzukommen, sondern können oft voll-

kommen fehlen (cf. Epithel der Mantelrand-Innenfalten, Byssusdrüse, Fussohlenepithel von *Solemya*).

2) Nicht alle zum Hautsystem gehörigen und von ihm abstammenden Drüsen der Mollusken enthalten Stützzellen (cf. einfach alveoläre Mantelranddrüsen von *Solemya*).

3) Die Muschelschale ist ein Secretionsproduct, dessen Structurverhältnisse durch chronogene und cytogene Differenzirung entstehen. Die kalkigen Bestandtheile der Schale werden von besondern Kalkzellen des äussern Mantelepithels secernirt (*Malletia chilensis*, *Solemya togata*).

4) Wie an einigen Epithelien von *Solemya* (Epithel der Mantelrand-Aussenfalte, Fussepithel, vorderes und hinteres palliales Organ) beobachtet wurde, erfolgt das Wachsthum des thierischen Körpers nicht immer allein durch Zellenvermehrung, sondern kann auch an eine bedeutende Vergrösserung einzelner Zellelemente geknüpft sein, deren Grösse in einem bestimmten Verhältniss zu der Grösse des ganzen Thierkörpers steht.

Berichtigung.

S. 110, Z. 14 von oben ist zu lesen statt (cf. Fig. 12 *r*) (cf. Fig. 12 *pr*); S. 111, Z. 1 von oben für 1898 1898a; S. 113, Z. 17 von oben für (Fig. 12 *ls*) (Fig. 13 *ls*); S. 114, Z. 7 von unten für 1898 1898a; S. 136, Z. 20 von oben hinter „Nuculidenarbeit“ 1898a.

Chronologisches Verzeichniss der citirten Literatur.

NB. Die innerhalb eines Jahres erschienenen Abhandlungen sind alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnet. Wo in einem Jahre zwei von demselben Autor herrührende Arbeiten vorhanden sind, habe ich sie — wie auch im Text — durch Buchstaben (a, b u. s. w.) von einander unterschieden. Die mit † bezeichneten Abhandlungen haben mir nicht im Original vorgelegen.

1791. Poli, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome, V. 1, Parma.
1793. v. Salis Marschlins, Reisen in verschiedene Provinzen des Königreichs Neapel, V. 1.
1818. Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 1. éd., V. 5, Paris.
1820. Sowerby, The genera of recent and fossil shells, V. 1, London.
1829. Delle Chiaje, Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli, V. 4, Napoli.
†1830—1832. Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des Vers, Coquilles, Mollusques et Zoophytes par Bruguière et de Lamarck, continuée par Deshayes, V. 3.
1830. Menke, Synopsis methodica Molluscorum, Pyrmont.
1831. Deshayes, Considérations générales sur les Mollusques. Extrait du Tome II de l'histoire naturelle des Vers de l'encyclopédie méthodique, Paris.
1833. Scacchi, Osservazioni zoologiche, Napoli.
1835. Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, 2. éd. par Dæshayes et Milne-Edwards, V. 6, Paris.
1835. Philippi, Ueber das Thier von Solenomya mediterranea, in: Arch. Naturg., Jg. 1, V. 1.
1836. — Enumeratio Molluscorum Siciliae, V. 1.
1838. de Saulcy, Note sur l'animal de la Solémye, in: Revue zool. p. l. Soc. Cuviérienne.
1843—1850. Deshayes, Traité élémentaire de Conchyliologie, V. 1, 2. partie, Paris.
1844. Philippi, Enumeratio Molluscorum Siciliae, V. 2.

1844—1858. Deshayes, Histoire naturelle des Mollusques, in: Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841 et 1842, Zoologie, V. 1, Mollusques acéphalés, Texte et Atlas.
1847. Carpenter, On the microscopic structure of shells, Part 2, in: Rep. Brit. Assoc. London, 1848.
1848. Leuckart, R., Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere, Braunschweig.
1849. Cuvier, Le règne animal. Les Mollusques par Deshayes, V. 10, (Atlas), Paris.
1851—1856. Woodward, A Manual of the Mollusca, London.
1853. Philippi, Handbuch der Conchyliologie und Malacozoologie, Halle.
1857. Gray, Figures of molluscous animals selected from various authors, V. 5, London.
1862. Bronn, Kopflose Weichthiere, in: Bronn, Classen u. Ordn. Thierr., V. 3, Abth. 1.
1862. Récluz, Sur la place que doivent occuper dans la méthode les genres Solémye, Vénéricarde et Léda, in: Journ. Conchyl. Paris, (Sér. 3. T. II) V. 10.
1867. Weinkauff, Die Conchylien des Mittelmeers, V. 1, Mollusca acephala, Cassel.
1868—1875. Carus und Gerstaecker, Handbuch der Zoologie, V. 1.
1883. Leunis, Synopsis der Thierkunde, 3. Aufl. von Ludwig, V. 1, Hannover.
1886. Frenzel, Mikrographie der Mitteldarmdrüse der Mollusken, 1. Theil, in: Nov. Acta Acad. Leop.-Carol., V. 48.
1887. Fischer, Manuel de Conchyliologie, Paris.
1887. Thiele, Ein neues Sinnesorgan bei Lamellibranchiaten, in: Zool. Anz., Jg. 10.
1888. Grobben, Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 7.
1888. Pelseneer, Report on the anat. of the deep-sea Moll. coll. by H. M. S. Challenger in the years 1873—1876, II. Pelecypoda.
1889—1893. Carus, Prodromus faunae mediterraneae, V. 2.
†1889. Pelseneer, Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes, Comm. prél. in: Bull. sc. France Belg., V. 20.
1889. Rawitz, Leitfaden für histiologische Untersuchungen, Jena.
1889. Thiele, Die abdominalen Sinnesorgane der Lamellibranchiaten, in: Z. wiss. Zool., V. 48.
1890. Jackson, Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies, in: Mem. Boston Soc. nat. Hist., V. 4, 1886—1893.
1890a. Pelseneer, Sur l'identité de composition du système nerveux central des Pélécypodes et des autres Mollusques, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 111.
1890b. — Sur la conformation primitive du rein des Pélécypodes, ibid.

1891. Neumayr, Beiträge zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven, in: Denkschr. Akad. Wien, math.-naturw. Cl., V. 58.

1891. Pelseneer, Contribution à l'étude des Lamellibranches, in: Arch. Biol., V. 11.

1894. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, Jena.

1894. Pelseneer, Introduction à l'étude des Mollusques, Bruxelles.

1895. Harmer and Shipley, The Cambridge Natural History. V. 3.

1897. Stempell, Vorläufige Mittheilung über die Anatomie von Leda sulculata Gould, in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, Jg. 1897.

1897. Thiele, Beiträge zur Kenntniss der Mollusken, III. Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate, in: Z. wiss. Zool., V. 62.

1898a. Stempell, Beiträge zur Kenntniss der Nuculiden, in: Zool. Jahrb., Suppl. IV, Heft 2. (Der erste Abschnitt: „Haut- und Muskelsystem" erschien bereits 1897 als Inaug.-Diss. zu Berlin.)

1898b. — Ueber Solenomya togata Poli (vorläufige Mittheilung), in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, Jg. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 8—10.

Abkürzungen.

aa Aorta anterior
afr Aussenfalte des Mantelrandes
ag Ausführungsgang der Gonade
an After
ap Aorta posterior
ard einfach alveoläre Mantelranddrüse
at Atrium des Herzens
bas Branchio-Analsipho
bk Blutkörperchen
cg Cerebralganglion
chst Chitinstäbchen der Kiemenblätter
cpo circuläre Bildungsstätte des Periostracums
cppc Cerebro-Pleuro-Pedalconnectiv
cpvc Cerebro-Pleuro-Visceralconnectiv
cut Cuticula
drz Drüsenzelle
dvl dorsale, secundäre Verdickungsleiste der Prismenschicht (Ligament-Nymphe)
ez Eckzelle
f Fuss
gz Grundzelle
hl hintere Schicht des Ligaments
hm Hautmusculatur der Visceralmasse
hsm hinterer Schliessmuskel
htg hinteres Tentacularganglion
hut hinterer unpaarer Dorsaltentakel
hz Höhenzelle
ifr Innenfalte des Mantelrandes
k Kieme
kdr Kalkdrüsenzelle
kl Atrioventricular-Klappe
kz Kugelzelle der Kiemenblättchen
laff Lacuna afferens der Kiemenaxe
lm Lebermündungen
ls lamellöse Verdickungsschicht älterer Schalen
lvl laterale, secundäre Verdickungsleiste der Prismenschicht
mdva Musculi dorsoventrales anteriores
melp Musculus elevator pedis
mfr Mittelfalte des Mantelrandes
mg Magen
ml mittlere Schicht des Ligaments („Ligament-Knorpel“)
mrpa Musculus retractor pedis anterior
mrpp Musculus retractor pedis posterior
mtt Mundtentakel
n Nerv
naa Nervus adductoris anterioris
nab Nervus appendicis buccalis
nad Nervus adoralis
nap Nervus adductoris posterioris

nbr Nervus branchialis
no Nervus otocysticus
np äusserer Nierenporus
npama Nervus pallialis anterior major
npami Nervus pallialis anterior minor
npas Nervus pedalis anterior superior
npp Nervus pallialis posterior
ns Nierenschlauch
oav Ostium atrioventriculare
oba Ostium branchioatriale
oes Oesophagus
os Mundöffnung
p Pericard
pdg Pedalganglion
pep Pericardialepithel des Vorhofs (Pericardialdrüse)
pg Pleuralganglion
po Periostracum (Epicuticula)
porg$_1$ vorderes palliales Organ
porg$_2$ hinteres palliales Organ
pr primäre Prismenschicht
r Rectum
rn Ringnerv des Mantelrandes
rpo radiäre Bildungsstätte des Periostracums
rpt Renopericardialtrichter (Nierenspritze)
s Sohle des Fusses
sb Suspensorium branchiale
schn Schnittrand
snz Sinneszelle
sst Suprasiphonaltentakel
st Siphonaltentakel
stz Stützzelle
sz Seitenzelle
v Ventrikel des Herzens
vg Visceralganglion
vl vordere Schicht des Ligaments
vp vordere Gegend des Pericards
vsm vorderer Schliessmuskel
vtg vorderes Tentaculargangliion

Tafel 8.

Alle Figuren beziehen sich auf *Solemya togata* Poli.

Fig. 1. Weichkörper, von der linken Seite aus gesehen. Mantellappen der linken Seite grösstentheils entfernt. Besonders grosses Exemplar des Berliner Museums für Naturkunde. 1 : 1.

Fig. 2. Branchio-Analsipho desselben Exemplars, von hinten und etwas dorsalwärts gesehen. 3,5 : 1.

Fig. 3. Transversalschnitt durch den linken Mantelrand im Bereich des Fusschlitzes. Kochende Sublimatlösung (kalt gesättigt), Hämatoxylin Delafield, Zeichenapparat. 90 : 1.

Fig. 4. Schnitt durch eine einfach alveoläre Mantelranddrüse mit dem Ausführungsgang. Kochender Alkohol 90 proc., Hämatoxylin Delafield, Zeichenapparat. 350 : 1.

Fig. 5. Transversalschnitt durch eine einfach alveoläre Mantelranddrüse. Flemming'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin Delafield. 1000 : 1.

Fig. 6. Schnitt durch den vordern Mantelrand parallel zu demselben (sog. Tangentialschnitte), so dass die radiären Bildungsstätten des Periostracums quer getroffen sind. Flemming'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin Delafield. 420 : 1.

Fig. 7. Medianschnitt durch die hintere Gegend des Rückens und Ligaments. Kochende Sublimatlösung (kalt gesättigt), Hämatoxylin Delafield, Zeichenapparat. 90 : 1.

Fig. 8. Transversalschnitt durch Rücken, Schale und Ligament dicht hinter dem Vorderende der mittlern Ligamentschicht. Kochender Alkohol 90 proc., Hämatoxylin Delafield, Zeichenapparat. 90 : 1.

Fig. 9. Transversalschnitt durch Rücken, Schale und Ligament, dicht vor dem Vorderrande des hintern Adductors. Aus Raumrücksichten ist nur die linke Seite der Zeichnung ausgeführt. Kochender Alkohol 90 proc., Hämatoxylin Delafield, Zeichenapparat. 90 : 1.

Fig. 10. Rechte Schale von aussen, bei durchfallendem Licht betrachtet. Schematisches Bild: Die Schale ist so dargestellt, als ob sie nicht gewölbt, sondern in einer Ebene ausgebreitet wäre. Aus Raumrücksichten wurde eine ca. 1 mm lange Schale als Grundlage der Zeichnung angenommen, in welche die — an grössern Schalen erkannte — Structur der primären Prismenschicht unter entsprechender Verkleinerung ihrer Prismenzahl bei ca. 100 facher Vergrösserung schematisch eingezeichnet wurde. Die secundären Verdickungsleisten der Prismenschicht, sowie die hintere Verbreiterung der hintern Ligamentschicht sind fortgelassen, und von den 15 Radiärstreifen des Periostracums wurden der Deutlichkeit halber nur 8 angegeben.

Tafel 9.

Fig. 11. Schematischer Transversalschnitt durch die Hälfte einer ältern Schale zur Darstellung der lamellösen Verdickungsschicht und des Verlaufs der Querlamellen, resp. Querstreifung innerhalb der primären Prismenschicht. Periostracum hellgrau, primäre Prismenschicht weiss, lamellöse Verdickungsschicht dunkelgrau. Beliebige Vergrösserung.

Fig. 12. Aus einem Schnitt durch die entkalkte Schale und das anliegende äussere Mantelepithel eines jüngern Individuums. Der Schnitt ist senkrecht zur Schalenoberfläche, und etwas schräg zur Längsrichtung der Prismenleisten geführt. Pikrinsalpetersäure, Hämatoxylin Delafield. 1000 : 1.

Fig. 13. Aus einem senkrecht zur Schalenoberfläche gerichteten Dünnschliff durch eine ältere Schale. 400 : 1.

Fig. 14. Aus einem Schnitt durch die Wand einer nicht drüsig differenzirten Byssusdrüse. Kochender Alkohol 90 proc., Hämatoxylin Delafield. 1000 : 1.

Fig. 15. Aus einem Schnitt durch die Wand einer stark drüsig differenzirten Byssusdrüse. Kochende Sublimatlösung (kalt gesättigt), Hämatoxylin Delafield. 1000 : 1.

Fig. 16. Verdauungscanal und Herz in ihrer natürlichen Lage, von der linken Seite aus gesehen. Contouren der verdeckten Theile und schematischer Verlauf des Pericards durch Punktlinien markirt. Contouren des Thierkörpers theilweise durch Linien angedeutet. Reconstruction nach Messungen an einer Transversalschnittserie mit Benutzung der durch Sagittalschnittserien gewonnenen Bilder. 50 : 1.

Fig. 17. Aus einem Transversalschnitt durch einen Lebertubulus. Flemming'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin Delafield. 420 : 1.

Fig. 18. Herz und Aortenwurzeln in ihrer natürlichen Lage, von dorsalwärts gesehen. Reconstruction nach Messungen an einer Transversalschnittserie. 50 : 1.

Fig. 19. Aus einem Transversalschnitt durch die vorderste Herzgegend: Atrioventricularöffnung mit den Klappen. Kochende Sublimatlösung (kalt gesättigt), Hämatoxylin DELAFIELD, Zeichenapparat. 1000 : 1.

Fig. 20. Schnitt durch die Randpartie eines Kiemenblättchens senkrecht zu dessen Rand und Fläche. Kochender Alkohol 90 proc., Hämatoxylin DELAFIELD, Oel-Immersion. 1000 : 1.

Fig. 21. Stück aus einem — im Thierkörper sagittal liegenden — Längsschnitt durch die topographisch laterale Wand der Lacuna efferens der Kiemenaxe. Es sind die am Boden der Lacune gelegenen Verbindungen der Chitinstäbchen unter einander getroffen. Kochende Sublimatlösung (kalt gesättigt), Hämatoxylin DELAFIELD. 200 : 1.

Fig. 22. Niere der linken Seite, von links gesehen. Contouren der verdeckten Theile punktirt. Reconstruction nach Messungen an einer Transversalschnittserie. 100 : 1.

Fig. 23. Aus einem Schnitt durch die Wand des Nierenschlauchs: Epithel desselben. FLEMMING'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin DELAFIELD, Oel-Immersion. 1000 : 1.

Tafel 10.

Fig. 24 a—c. Schnitte durch verschieden alte Eierstockseier; a junges, b mittleres, c älteres Stadium. Kochender Alkohol 90 proc., Hämatoxylin DELAFIELD. 600 : 1.

Fig. 25. Centrales Nervensystem mit den Hauptstämmen der peripheren Nerven in der natürlichen Lage, von der Dorsalseite aus gesehen. Die Mantelhälften sind dorsalwärts auseinandergeklappt. Reconstruction nach Messungen an einer Transversalschnittserie. 33 : 1.

Fig. 26. Transversalschnitt durch das adorale Sinnesorgan einer Seite dicht vor der Mundöffnung. Kochende Sublimatlösung (kalt gegesättigt), Hämatoxylin DELAFIELD, Oel-Immersion. 1000 : 1.

Fig. 27. Aus einem Schnitt durch das vordere palliale Organ. Kochende Sublimatlösung (kalt gesättigt), Hämatoxylin DELAFIELD, Oel-Immersion. 600 : 1.

Fig. 28. Transversalschnitt durch den Weichkörper nicht weit vor dem Hinterende des Pericards. Von den Kiemen sind nur die Contouren angegeben. FLEMMING'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin DELAFIELD, Zeichenapparat. 26 : 1.

Fig. 29. Aus einem Schnitt durch das hintere palliale Organ. FLEMMING'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin DELAFIELD. 400 : 1.

Fig. 30. Aus einem Schnitt durch das laterale Fussepithel mit einem Querschnitt durch eine Fussfurche. Kochende Sublimatlösung (kalt gesättigt), Hämatoxylin DELAFIELD. 1000 : 1.

NB. Alle mikrometrischen Messungen, welche den nur wenig schematisirten Reconstructionszeichnungen Fig. 16, 18, 22 und 25 zu Grunde liegen, sind an einem und demselben Exemplar vorgenommen.

Die Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica.

Histologische und physiologische Studien.

Von

Alexander Petrunkewitsch,

cand. rer. nat. d. K. Univ. Moskau.

Hierzu Tafel 11.

Bekanntlich ist der feinere Bau der Verdauungsorgane und die Physiologie der Verdauung bei den Insecten von vielen Forschern beschrieben. Aus diesem Grunde will ich in meiner Arbeit nur die Thatsachen hervorheben, welche noch unbekannt oder wenig behandelt worden sind. Die Beobachtungen sind im Herbst 1898 angestellt und beziehen sich hauptsächlich auf den Zusammenhang der Verdauungsorgane mit dem Tracheensystem, die Absorption und die Secretion im Kropf[1]). Dabei will ich fast gar nicht die Muscularis berücksichtigen, die schon so exact von Van Gehuchten, Mingazzini und Andern für verschiedene Insecten beschrieben worden ist. Auch finde ich, dass der feinere Bau der Muscularis viel mehr Zeit und Arbeit zu seiner Ergründung fordert, als er Interesse darbieten kann.

I. Der Schlund. Oesophagus.

Der Schlund ist äusserlich sehr schwer vom Kropf zu unterscheiden und zeichnet sich vor letzterm nur durch sein engeres Lumen und seinen histologischen Bau aus. Das Epithel besteht aus cubischen Zellen mit je einem grossen Kern, in dem während der Herbstzeit

---

1) Vorläufige Mittheilung siehe: Zool. Anz., V. 22, 1899.

keine Theilungsprocesse zu beobachten sind. Die Grenzen zwischen den Zellen sind bei Fixirung durch Alcohol absolutus leicht zu constatiren, während sie meistens verschwinden, wenn man sich anderer Flüssigkeiten bedient. Die Cuticula, welche eine stark entwickelte Intima bildet und durch Ausscheidung der Zellen entsteht, was an jungen Thieren sehr gut beobachtet werden kann, besteht aus einer homogenen Chitinschicht von beträchtlicher Dicke und trägt lange, schön gelbe Nadeln. Poren sind nicht wahrzunehmen. Die Nahrung bleibt auf kurze Zeit im Schlund, nur wenn der Kropf voll ist, und man kann sich durch Schnittserien und Experimente überzeugen, dass hier weder Secretion noch Absorption stattfindet. Auf der Grenze zwischen dem Schlund und dem Kropf schwinden die Chitinnadeln völlig, was sehr gut auf Flächenpräparaten sowie auf Längsschnitten zu sehen ist[1]).

II. Der Kropf. Ingluvies.

Die Intima des Kropfes ist etwas dünner als die des Schlundes; sie trägt keine Chitinnadeln, besteht aber ganz deutlich aus zwei Schichten, einer innern, dem Lumen des Kropfs zugewendeten, die von Eosin, Fuchsin S, Hämatoxylintinction nach Heidenhain und Rodamin stark gefärbt wird und grob porös ist, so dass die Farben in den Poren leicht einen Niederschlag bilden; und einer äussern, welche mit den Epithelzellen eng verbunden ist und nur schwer abgetrennt werden kann. Diese Schicht sieht auf den Schnitten homogen aus, ohne jede Spur von Poren. Dennoch muss man ihre Existenz annehmen, wenn man die histophysiologischen Präparate betrachtet, auf denen es klar zu sehen ist, wie Fettröpfchen durch die Intima in die Epithelzellen gelangen. Da die Chitinsubstanz der Intima leicht durch Kochen in Aetzkali zu constatiren ist, so ist somit auch für die andern Nahrungsstoffe die directe Osmose ausgeschlossen. Entnimmt man aber die Intima, ohne sie zu beschädigen, dem Kropf, bindet ihr eines Ende fest zu und injicirt durch das andere Provenceröl, bis sich die Intima stark dehnt, so kann man am andern Tage das Austreten der Oeltröpfchen an der Aussenseite durch Reaction feststellen. Somit ist die Intima als ein sehr feines Sieb an-

1) Diese und die folgenden Beschreibungen gelten für beide Arten von Schaben; nur sind selbstverständlich bei *Peripl. orientalis* die Elemente viel grösser als bei *Blatta germanica*. Ein Unterschied findet sich im Bau des Kaumagens; er ist aber nicht von Wichtigkeit.

zusehen, welches aber unerklärlicher Weise im lebendigen Zustand die Stoffe viel schneller durchlässt als im todten.

Betrachten wir einen Querschnitt durch den Kropf, so finden wir, dass die Muscularis einen Ring bildet und aus getreiften Muskelfasern aufgebaut ist, unter denen nur wenige glatte Muskeln anzutreffen sind. Dagegen ist die Epithelschicht in grosse Falten gelegt. Der Raum zwischen diesen Falten und der Muscularis steht mit der Leibeshöhle in directem Zusammenhang, da die Quer- und Längsmuskeln nicht eine Wand, sondern nur ein weitmaschiges Netz bilden. Ist der Kropf überfüllt, so wird die Muscularis stark gedehnt, und die Epithelfalten können fast gänzlich verschwinden. In diesen Räumen, die von den Autoren als Blutlacunen bezeichnet werden, finden wir Bindegewebsfasern, grosse und kleine Tracheenäste und Blutkörperchen.

Oefteres Präpariren zeigt uns bald, dass bei manchen Exemplaren die Intima leicht abgehoben werden kann. Bei andern kann man sich helfen, indem man den Kropf auf eine Minute bis eine halbe Stunde lang in eine stark verdünnte wässrige Lösung von Ferrum sesquichloratum ca. 1 : 5000 mit Zusatz von 2—3 Tropfen HCl legt. Schneidet man dann den Kropf der Länge nach auf, so kann man ihn mittels einer Lancette und einer Pincette zwar mit Mühe, doch recht rein in drei Schichten zerlegen: die Intima, die Epithelschicht und die Muscularis. Jetzt werden sie auf verschiedene Objectgläschen in destillirtes Wasser gebracht und mit Deckgläschen bedeckt. Uebt man auf das Deckgläschen einen starken Druck, so breiten sich alle Falten aus einander, ohne dass die histologischen Elemente beschädigt werden. Dann muss das Ganze in das Gemisch von Flemming gebracht werden, um die Gewebe zu fixiren und auch das Austreten der Luft aus den Tracheen zu vermeiden, was bei andern Härtungsmethoden immer stattfindet. Hat man das Object mit dem Deckgläschen bis 24 Stunden lang in dem Gemisch ruhig liegen lassen, so fixirt die Flüssigkeit die Gewebe ohne Schrumpfung. Das Deckgläschen wird jetzt durch leichtes Schieben ohne Beschwerde entfernt; die weitere Manipulation ist die gewöhnliche.

Ist das Präparat gut gelungen, so werden wir in der Epithelschicht bald drei Arten verschiedener Zellen gewahr: 1) gewöhnliche polygonale Zellen mit je einem grossen Kern und fein punktirtem Plasma, 2) grosse Zellen mit mehreren runden Kernen und 3) Zellen mit 1—3 sichelförmigen Kernen. Dasselbe kann man auch auf Schnitten constatiren.

Die grossen vielkernigen Zellen sind bereits von Mingazzini für

die Lamellicornierlarve beschrieben worden: „E così possonsi notare tutti i gradi di passagio tra l'una e l'altra varietà di epitelio. Io credo che la regione di tale mutamento di forma e dimensione sia da ricercare nella funzione da esse acquisita di secernere il succo salivare.“ Wie dort, können wir auch hier bei beiden Schabenarten alle Uebergänge von den gewöhnlichen zu den grossen Zellen finden. Beobachten wir aber schärfer und combiniren Flächenpräparate mit den Quer- und Längsschnitten, so sehen wir, dass die grossen Zellen nur ein Stadium der Entwicklung der Epithelzellen darstellen. Die Kerne der gewöhnlichen Zellen fangen an sich direct, ohne Karyokinese, zu theilen, und bald liegen 2 Kerne in einer Zelle. Geht der Process weiter, so entsteht eine vielkernige Zelle, doch kann man nie mehr als 6 Kerne finden. Die Zelle wird gross und fast rund, die Theilung des Plasmas aber findet augenscheinlich erst viel später statt. Dann zerfällt die vielkernige Zelle in gleich grosse, einkernige, polygonale Zellen, die in einer Reihe mit den andern Epithelzellen liegen.

Viel beachtenswerther sind die Zellen mit den sichelförmigen Kernen. Sie kommen viel seltner vor, doch ist ihre Entstehungsart leicht zu beobachten, wenn auch ihre Function dunkel und unverständlich bleibt. Es ist höchst wahrscheinlich, dass jede gewöhnliche polygonale Epithelzelle sich in eine solche „Ringzelle“, wie ich sie bezeichnen will, verwandeln kann. Im Plasma einer polygonalen Zelle bildet sich eine Vacuole, die den Kern allmählich an die Wand drückt und immer grösser wird (Fig. 1 *Vc*). Der Kern, der Anfangs nicht von den andern zu unterscheiden ist, nimmt immer mehr eine sichelförmige Gestalt an und färbt sich jetzt viel stärker, was auf eine Vermehrung oder Concentration des Chromatins deutet. Das Plasma reisst, und nur eine feine Plasmaschicht bleibt an der Zellwand zurück (Fig. 1 *Rz*). So entsteht ein „Fenster“, das in die Blutlacune, resp. die Leibeshöhle führt und nur durch die Intima verschlossen ist. Oft nehmen an diesem Process 2, höchstens 3 Zellen Antheil, wovon man sich durch die Zahl der Kerne überzeugen kann. Betrachtet man Quer- oder Längsschnitte, so sieht man Anfangs stark vacuolisirte Zellen, deren äussere, der Muscularis zugewendete Wand allmählich dünner wird und zuletzt völlig schwindet.

Ein anderer Process ist oft in den Epithelzellen des Kropfes zu beobachten, aber nur auf Schnitten gut zu sehen. Augenscheinlich kann sich jede beliebige polygonale Zelle zu dehnen anfangen und erhält dadurch die Form eines Schlauchs, dessen bauchiger Grund in die Blutlacune immer mehr hinausragt (Fig. 2). Jetzt fliesst diese

Zelle mit der benachbarten zusammen, indem die Zellwand resorbirt wird, was auf Fig. 3 deutlich zu sehen ist. Der Process schreitet fort. Mehrere Zellen nehmen an ihm Theil, bisweilen sogar 11, doch öfter 6 oder 7 (Fig. 4). Die so entstandene vielkernige Zelle ist beträchtlich grösser als die umgebenden. Von Gestalt unregelmässig, oft mit grossen Ausstülpungen, ragt sie weit in die Blutlacune hinein und bildet gewöhnlich Vacuolen im Plasma. Endlich platzt das Ganze, und das Innere mit den Kernen wird in die Blutlacune entleert (Fig. 5). Der Complex geht zu Grunde, die Zellwand wird resorbirt und der zwischen den benachbarten Zellen entstandene Raum durch den oben beschriebenen Theilungsprocess von Neuem mit Epithelzellen gefüllt. Zu welchem Zweck dieser Process dem Organismus dienen kann, ist leider auf experimentellem Wege schwer festzustellen, besonders wenn wir in Betracht ziehen, dass diese Zellen noch kurz vor der Entleerung Fett absorbiren.

Der ganze Kropf ist von Tracheenästen durchdrungen, die zu drei grossen Stämmen gehören. Diese stehen mit dem ganzen Tracheensystem in directem Zusammenhang, indem sie in die Hauptstämme münden, gehen aber zugleich hier zu je einem Seitenast, der sich im Fettkörper verzweigt.

Die meisten Tracheen dringen durch die Muscularis und verbreiten sich zwischen ihr und dem Epithel in den Blutlacunen. Hat man ein gutes Flächenpräparat der Muscularis erhalten, so sieht man hier prachtvoll die Tracheenendigungen, was auf Schnitten nicht zu erzielen ist. Der Luftcanal wird durch eine Zelle geschlossen, die von den Autoren als „Tracheenendzelle“ bezeichnet wird. Sie enthält einen Kern, der sich immer sehr dunkel färbt. Das Plasma ist in einen oder zwei höchst feine und lange Fortsätze ausgezogen, die mit den Muskelfibrillen der Muscularis im Zusammenhang stehen, so dass hier ein directer Uebergang der Fibrillensubstanz in die der Tracheenendzelle stattfindet. Die Methode von Ramón y Cajal hat mir hier keine guten Resultate geleistet, obwohl der berühmte Forscher sie zu diesem Zweck mit Erfolg angewendet hat.

Wie gesagt, bildet solch eine Zelle oft zwei protoplasmatische Fortsätze (Abbildung siehe: Vorläufige Mittheilung, fig. 1). Oefter finden wir jedoch nur einen Fortsatz; dann bildet den zweiten die letzte Peritrachealzelle. Es kann auch der Fall beobachtet werden, wo die Tracheenendzelle und die letzte Peritrachealzelle fast neben einander liegen und beide von einander nur durch den Luftcanal geschieden sind (Fig. 6 *Trz*). Diese Fortsätze sind von Ramón y Cajal, v. Wie-

LOWIEJSKY u. A. als „capillari tracheales“ bezeichnet. So schreibt CAJAL auf Grund seiner Forschungen: „KÖLLIKER et CAJAL ont reconnu que les plus fines trachées peuvent traverser le sarcolème s'insinuant entre les colonnettes primitives de la matière contractile.“ Doch werden sie gewöhnlich zu kurz und zu dick gezeichnet. Bei den stärksten Vergrösserungen sehen sie wie Spinngewebefäden aus. Daher ist es sehr schwer zu constatiren, wie weit sich das Tracheenlumen in die Capillaren hinein erstreckt. Jeden Falls kann man sie manchmal auch hier im Anfang verfolgen.

Etwas anders sehen die Tracheenendzellen im Epithel aus. Zwar haben sie auch hier ebenso feine Capillaren, doch sind diese viel kürzer. Die Endzelle selbst liegt öfters zwischen den Epithelzellen und ist von diesen leicht zu unterscheiden, weil sie viel enger ist und oft einen gestreckten, sich dunkel färbenden Kern enthält (Fig. 7 *Trz*). Lässt man die Schaben eine Woche lang hungern, so zieht sich das Plasma der Epithelzellen zusammen, und die Seitenwände derselben trennen sich von einander. Findet man einen glücklichen Schnitt, so sieht man, dass die Tracheenendzelle an der Intima haften bleibt; sie steht also mit dieser in engem Zusammenhang.

In andern, aber viel seltenern Fällen liegt die Endzelle in der Blutlacune und nur an einen Fortsatz der Epithelzelle angelehnt, indem sie diese mit ihren eigenen Fortsätzen, oder Capillaren, umfasst.

Nachdem wir den feinern Bau des Kropfes näher kennen gelernt haben, drängt sich von selbst die Frage auf: wozu dient denn der Kropf? Ist es ein Apparat, der nur passiv an der Verdauung Theil nimmt, oder geschieht schon hier die Verdauung? Wir finden bei den Autoren verschiedene Antworten auf diese Frage. Schon im Jahre 1875 behauptete PLATEAU, dass im Kropf der Insecten wirkliche Verdauung stattfinde. Dasselbe hat er auch im Jahre 1876 für *Cryptops* beschrieben. Auf p. 83 lesen wir: „Chez les *Cryptops* seuls, en raison de la grande capacité de cette région du canal et de l'obstacle opposé momentanément par l'appareil valvulaire, ils s'y accumulent, comme dans le jabot des Coléoptères carnassiers, et y sont soumis à l'action d'un liquide digestif a réaction neutre, provenant de l'intestin moyen et filtrant au travers de l'appareil valvulaire. La digestion, ou du moins une de ses phases principales étant terminée dans l'intestin buccal des *Cryptops*, la tunique musculaire de l'apparail valvulaire se relâche, et les résidus, sable, débris de téguments, poils, etc. traversent celui-ci malgré les soies et les pointes chitineuses, pour arriver enfin dans l'intestin moyen où on les retrouve avec les mêmes formes et les mêmes dimensions, preuve évidente que,

de même que chez les Insectes, l'appareil valvulaire n'a d'un gésier triturateur que l'apparence."

Diese Beobachtung wurde im nächsten Jahre (1877) von Jousset de Bellesme bestätigt. Er fand nämlich, dass Zucker, welcher den Insecten als Nahrung dargeboten wird, in den Zellen des Kropfs durch Reactionen constatirt werden kann. Dennoch wollen die meisten neuern Beobachter aus theoretischen Gründen keine Verdauung im Kropf zulassen, anstatt Experimente anzustellen. Als Beispiel kann ich auf die im Jahre 1895 erschienene und von der französischen Akademie preisgekrönte Arbeit von Cuénot hinweisen. Auf p. 306 lesen wir: „Il paraît improbable, au moins dans l'état actuel de nos idées sur l'osmose, qu'il puisse y avoir la moindre absorption dans le jabot et l'intestin terminal." „C'est dans l'intestin moyen seul et ses diverticules que se fait toute l'absorption, aussi bien celle des produits solubles (comme la peptone et le glucose) que celle de la graisse." Dieses Beispiel ist sehr instructiv, indem es uns zeigt, wie gefährlich es ist, die experimentelle Bahn zu verlassen und auf Grund blosser Vermuthungen Beweise aufzubauen. Und wahrlich, bedient man sich derselben histophysiologischen Methode, der Cuénot bei seiner Arbeit am Mitteldarm der Insecten folgte, so ist es leicht zu beweisen, dass die Verdauung auch im Kropf vor sich geht, und zwar ist hier die Absorption noch viel stärker als im Mitteldarm.

Ich setze in verschiedene Gläser je eine Schabe und lasse sie 24 Stunden hungern. Gebe ich ihnen jetzt Futter, so fressen sie es bald mit Gier, und man kann den ganzen Verdauungsprocess der Zeit nach ziemlich genau beobachten. Als Futter diente hauptsächlich Fett, welches in grossen Stücken an den Boden der Gläser gelegt wurde. Die Schaben nagen am Fett mit Vergnügen und ohne Schaden für sich, was man gut sieht, wenn man sie mehrere Tage bis Wochen lang diesem Regime unterwirft. Gute Resultate giebt auch Carmin. rubrum pulv., das in Wasser fein zerrieben wird. Durchtränkt man mit diesem Gemisch ein Stück Schwarzbrot, so ist das Futter fertig. Ueberhaupt ist es besser, sich solcher Mittel zu bedienen, die in Wasser und Blutplasma unlöslich und dem Organismus nöthig oder wenigstens indifferent, nicht aber schädlich sind. Die schädlichen und besonders auch die wasserlöslichen Stoffe geben oft der Diffusionen und Osmose wegen falsche Bilder. Deshalb habe ich das Tannin völlig verworfen, wenngleich es so schöne Reaction mit den Eisenverbindungen giebt. Die Zahl der als Futter brauchbaren Stoffe ist demgemäss nicht gross: sie beschränkt sich auf Fett, Oel, Brot und Karmin.

Hat die Schabe am Fett gut genagt und ihren Kropf damit gefüllt, so tödte ich sie durch Aether oder heisses Wasser und schneide schnell die Verdauungsorgane heraus oder thue das auch am lebendigen Thier, um eine zufällige Verbindung des Aethers mit dem Fett zu vermeiden. Jetzt wird das Ganze in FLEMMING'schem Gemisch fixirt und wie gewöhnlich weiter bearbeitet. Die Schnittserien werden in einer rothen Farbe gefärbt, um den Unterschied zwischen dem von der Osmiumsäure schwarz gewordenen Fett und den andern Elementen stärker hervorzuheben. Als solche Farben können Eosin, Fuchsin S, Carbolfuchsin nach ZIEHL, Rodamin und Parakarmin dienen.

Die Fig. 8 zeigt, wie gross die Absorption im Kropf ist. Alle Epithelzellen werden von Fett ganz überfüllt, so dass sogar der Kern kaum sichtbar ist. Vergehen aber mehrere Stunden, nachdem die Schabe zu essen aufgehört hat, so finden wir schon viel weniger Fett in den Zellen. Es ist in Tropfen zerfallen (Fig. 9). Jetzt ist der Kern deutlich zu sehen und das Plasma ganz klar geworden, nur um den Kern scheint es fein körnig zu sein. Viele Fettröpfchen schwimmen jetzt frei in den Blutlacunen.

Weitere Experimente zeigen uns, dass auch andere Nahrungsmittel im Kropf absorbirt werden. Hat z. B. die Schabe Karmin gefressen, so fixiren wir den Kropf mit Alkohol oder Sublimat und färben die Schnitte in einer blauen Farbe, wozu sich ganz vorzüglich Hämalaun nach P. MAYER eignet. Es entsteht ein prachtvolles Bild. Das Karmin wird auf dem hell blauen Grunde des Zellplasmas noch deutlicher.

Fragen wir uns aber, auf welche Weise Karmin und Fett die Chitinintima durchdringen, so müssen wir als wahrscheinlich Poren annehmen. Solche Poren sind in der Intima des Schlundes bei manchen Insecten schon beschrieben worden; ich aber konnte histologisch keine Spuren von Poren im Kropf nachweisen. Dennoch habe ich viele Präparate, wo Fettröpfchen in der Intima stecken und zwar in verschiedenen Schichten derselben.

Somit betrachte ich es auf Grund meiner eigenen Beobachtungen und der Experimente von PLATEAU und BELLESME als bewiesen, dass der Kropf als Absorptionsapparat dient. Berücksichtigen wir dabei, dass die Fläche des Epithels im Kropf fast 20 mal so gross ist wie die des Mitteldarms, dass das ganze Epithel des Kropfes zur Absorption dient, während im Mitteldarm nur die ältesten Zellen absorptionsfähig sind, wie wir es weiter unten sehen werden, so dass die Zahl noch wenigstens auf 40 steigen wird, und dass alle Stoffe, d. i. Fett, Zucker,

Eiweissverbindungen und indifferente, wie Karmin, im Kropf absorbirt werden, so müssen wir daraus den Schluss ziehen, dass fast die ganze Verdauung im Kropf geschieht und nur ein geringer Theil im Mitteldarm absorbirt wird. Der Kropf der Insecten ist also das Hauptorgan der Absorption.

Ehe wir den Process der Verdauung weiter verfolgen, müssen wir uns einige Beobachtungen ins Gedächtniss rufen, die schon Mitte dieses Jahrhunderts beschrieben, dann eine Zeit lang bestritten und endlich in Vergessenheit gerathen sind. Ich meine nämlich die „circulation péritrachéenne", mit der im Jahre 1848 Blanchard die Naturforscher bekannt gemacht hat.

Im Jahre 1847 hat Alessandrini, Professor der Naturgeschichte in Bologna, bemerkt, dass bei Raupen von *Sphinx ocellata* und *Bombyx mori*, die Indigo gefressen haben, dasselbe die Peritrachealzellen blau färbt und sogar im Luftcanal der Tracheen gefunden werden kann. Er konnte für diesen Process keine Erklärung geben. Auf seinen Vorschlag aber wurden Bassi und Filippi vom Congress der Naturforscher erwählt, um den Process näher zu studiren. Während Filippi zu negativen Resultaten gekommen ist, konnte dagegen Bassi seine Beobachtungen in folgenden 4 Sätzen zusammenfassen:

1) „Les matières colorantes introduites dans le tube intestinale des vers à soie sont absorbées et de là se manifestent dans le système trachéen.

2) La coloration ne se limite pas seulement aux trachées du ver, mais elle persiste aussi dans le Chrysalide et dans le papillon.

3) Le phénomène ne se manifeste pas toujours chez tous les individus, et quelquefois il se limite à quelques parties d'un même individu.

4) La coloration des trachées, quand elle a lieu, se limite toujours aux tuniques seules et ne peut jamais être attribuée à une injection dans leur cavité interne."

Im nächsten Jahre 1848 stellte Blanchard seine Experimente an Insecten an. Er injicirte verschiedene Farben in die Leibeshöhle der Insecten und suchte sie dann immer zwischen der Spiralintima und der Membrana peritrachealis auf. Er glaubte hier auf diese Weise eine besondere Bahn für Blutströmungen gefunden zu haben und gab dem Process die Benennung „circulation péritrachéenne".

Im Jahre 1851 veröffentlichen Blanchard und Agassiz zu gleicher Zeit ihre Beobachtungen.

Blanchard hat seine Injectionsexperimente wiederholt und ausser-

dem neue mit künstlicher Fütterung der Raupen von *Vanessa io* durch Indigo und Garance angestellt. Dabei wurden die Tracheen immer vom Indigo blau und von Garance roth gefärbt. Was die Unregelmässigkeit betrifft, von der Bassi schreibt, so deutet sie Blanchard anders: „J'ai vu aussi quelquefois cette irrégularité; mais je crois qu'elle ne se remarque que chez les vers qui n'ont absorbé qu'une petite quantité de substance colorée."

Durch diese Thatsachen bewogen, hat Agassiz die Experimente von Alessandrini und Blanchard wiederholt und den Bau der Tracheen bei verschiedenen Insecten untersucht und ist zu dem Schluss gekommen, dass es zwei Arten von Tracheen giebt: „Nous devons les distinguer en deux sortes: les trachées respiratoires comme je les appellerai, et les trachées circulatoires ou les trachées pour la circulation des particules nutritives."

„Les véritables trachées, ou trachées respiratoires, se terminent par des renflements qui . . . . . se montrent comme de très petits poumons dispersés dans le corps, et composés de cellules sur lesquelles se terminent les dernières branches des trachées . . . ."

„[Les] trachées [circulatoires] n'ont pas de semblables vésicules aériennes: ce sont de simples tubes qui se terminent en vaisseaux des plus déliés. Et dans celles-ci encore le fil spiral qui caractérisait la trachée disparaît dans les dernières petites ramifications du tube, que je puis appeler les capillaires de la trachée."

Was den Unterschied zwischen den zwei Arten von Tracheen betrifft, so kann diese Auffassung jetzt nicht als richig angenommen werden. Doch werden wirklich verschiedene Arten von Tracheenendigungen beschrieben. So lesen wir bei Sadones: „Il est donc certain pour tous que les trachées [bei den Odonaten] ne se terminent pas librement dans les lames, mais y forment toujours des anses.

Cela est exact. Il suffit pour constater le fait d'examiner une lamelle extirpée à frais et simplement étalée sur un porte-objets. Les trachées plaines d'air se voient parfaitement et on n'y trouve jamais de bout libre."

Noch anders beschreibt Faussek die Tracheenendigungen im Mitteldarm bei *Eremobia* und *Aeschna*-Larven. Auf p. 204 lesen wir: „Diese in das Epithel eindringenden Tracheenästchen haben keine Chitinschicht und bestehen nur aus einer feinen Matrixröhre mit Kernen; die Kerne verkleinern sich nicht und scheinen deshalb im Verhältniss zu der Röhre gross. Die Röhre geht aufwärts, den Zellen des Epithels entlang, und endigt fast unter der Intima, eine blinde

Erweiterung in Form einer Blase, deren Hülle 1—2 Kerne enthält, bildend. Die Umrisse der Röhre sind sehr deutlich zu sehen, und ebenso leicht ist es, ihre Vereinigung mit den Tracheenästen des Bindegewebes zu beobachten."

Was die Schaben betrifft, so ist hier in den Verdauungsorganen nur eine Form von Tracheenendigungen zu beobachten, nämlich die Tracheenendzelle, wie ich sie oben beschrieben habe. Ich will die Beobachtungen von Sadones und Faussek nicht bestreiten, da ich nicht an denselben Insectenarten gearbeitet habe, doch glaube ich in der Blasenform von Faussek ein Zerrbild zu sehen. Solche Bilder entstehen leicht, wenn das Reagens falsch gewählt ist. Das Plasma zieht sich dann in der Endzelle stark zusammen, es haftet nur noch an der Zellwand, und das Ganze bekommt wirklich das Aussehen einer Blase. Es ist um so leichter, sich zu täuschen, als die Auswahl der Reagentien nicht ohne Vorsicht geschehen darf. So fixirt z. B. das Flemming'sche Gemisch prachtvoll den Kropf, verdirbt aber die Epithelzellen des Mitteldarms und der Coeca gänzlich.

Nachdem ich die Frage in ihrer historischen Entwicklung dargestellt habe, gehe ich jetzt zu meinen eigenen Beobachtungen und Experimenten über.

Genaues Durchmustern einer ganzen Reihe von Schnittserien zeigte mir, dass die Tracheen des Kropfes nicht immer leer, d. i. nur mit Luft gefüllt sind. Oft finden wir hier einen feinen Niederschlag, der wie Chylus aussieht und durchaus nicht für ein Kunstproduct gehalten werden kann. Davon überzeugt uns das ausschliessliche Vorkommen des Niederschlags in den Tracheenlumina und seine höchste Aehnlichkeit mit dem Chymus, der im Kropf auf Querschnitten immer gut zu sehen ist. Auch wird er bei jeder Bearbeitungsmethode beobachtet. Ausserdem habe ich in den Tracheenlumina Zellen gefunden, die den Leucocyten höchst ähnlich sind. Als ich diese bemerkt hatte, stellte ich einige Fütterungs- und Injectionsversuche an, die mir folgende Resultate geliefert haben.

Fett, Karmin und andere Stoffe, die von den Schaben gefressen werden, gelangen immer in beträchtlicher Menge ins Innere der Tracheen sowie in die Peritrachealzellen. Zuerst finden wir diese Stoffe in den Tracheenendzellen, von denen sie absorbirt werden, wie es Fig. 9 uns deutlich zeigt. Besonders gut ist der ganze Process dann zu beobachten, wenn als Futter Fett angewendet worden ist. Je später wir die Schaben nach der Nahrungszunahme untersuchen, desto weiter finden wir das Fett in den Tracheenästen, bis es endlich

in die drei grossen Aeste gelangt, und sogar hier kann es in einer beträchtlichen Länge constatirt werden. Auf Schnitten sehen wir also das Fett Anfangs nur an der Intima, an der dem Lumen zugewendeten Seite (Fig. 10 *ti*) und manchmal auch im Tracheenlumen (Fig. 12); später tritt es tröpfchenweise aus der Intima in die Peritrachealzellen aus, wie es Fig. 13 darstellt, und wird jetzt nur hier getroffen, während die Intima und das Lumen allmählich ganz frei von Fett werden (Fig. 14)[1].

Es war aber höchst wichtig, auf experimentellem Wege die Frage zu lösen, ob das Fett wirklich durch die Tracheenendzelle in das Tracheenlumen gelangt und von hier sich schon in die Peritrachealzellen verbreitet oder ob es durch das Epithel in die Blutlacunen kommt und aus ihnen erst durch die Peritrachealzellen ins Innere der Tracheen gelangt, kurz, ob es ein centripetaler oder ein centrifugaler Process ist.

Ich spritze mehreren Schaben Karmin oder Oel in die Leibeshöhle und untersuche die Verdauungsorgane sammt den Tracheen so, dass jedes Thier eine halbe Stunde später als das vorhergehende getödtet wird. Die ersten aber werden ungefähr jede 5 Minuten untersucht. — Keine Spuren von Oel oder Karmin sind in den Tracheen oder Peritrachealzellen zu finden, obgleich sogar eine Verwundung dieser leicht möglich ist.

Hält man mir entgegen, dass es sich bei der Injection nicht mehr um einen normalen Process handelt, da mit der Nadel eine Wunde gemacht wird, so erwidere ich erstens, dass die Thiere sich nach dem Experiment sehr wohl fühlen und bald gesund werden, wovon man sich überzeugen kann, indem man sie längere Zeit leben lässt. Zweitens können wir ein neues Experiment zum Beweis anstellen. Kennen wir die topographische Anatomie der Schaben gut, so ist es leicht, die Injection so zu führen, dass die Nadel den Kropf durchsticht und die Masse in sein Lumen eingeführt wird. Ist das Experiment richtig ausgeführt, so finden wir immer die injicirten Stoffe in den Tracheen und Peritrachealzellen und zwar in beträchtlicher Menge. Diese zwei Experimente zeigen klar genug, dass wir es hier mit einem centrifugalen Process zu thun haben. Auch ist die ganze Erscheinung ganz normal, da sie immer beobachtet wird, wenn die Schaben in genügendem

1) Nachdem meine Präparate Herrn Prof. Kulagin bekannt geworden sind, durchmusterte dieser seine Schnitte durch die Verdauungsorgane von *Dytiscus* und war so liebenswürdig mir mitzutheilen, dass auch dort Fettröpfchen in den Peritrachealzellen zu sehen sind.

Maasse Futter gefressen haben. Alle möglichen Fehler sind durch verschiedene Tödtungs- uud Bearbeitungsmethoden ausgeschlossen.

Betrachten wir den auf Fig. 11 dargestellten schrägen Schnitt durch eine Trachee, so sehen wir, dass nicht die ganze Intima schwarz geworden ist. Im Gegentheil, schwarz sind nur die Vertiefungen zwischen den Taenidien, diese aber bleiben von Fett frei. Das Bild giebt uns also die Möglichkeit, den ganzen Process zu reconstruiren. Ich fasse ihn demnach in folgender Weise auf:

Die Stoffe werden von den Tracheenendzellen im Kropf absorbirt und gelangen dann ins Innere der Tracheenäste. Hier entsteht eine „intratracheale Spiralströmung", wie ich sie nennen will, und die Stoffe rücken, der Spiralrinne der Taenidien folgend, immer weiter vor, bis sie die drei grossen Tracheenäste erreichen[1]). Ist die Strömung zu stark, so lösen sich Tröpfchen von der ganzen Masse ab und füllen das Tracheenlumen, wo sie von den Leukocyten gefressen werden, wie es die Fig. 12 bei *Lc* zeigt. Nun werden die Stoffe auf ihrem ganzen Wege allmählich von den Peritrachealzellen absorbirt, bis die Intima völlig frei von ihnen wird.

Wie erklären wir uns aber den Unterschied zwischen meinen Experimenten und denen von Blanchard? Unstreitig liegt er darin, dass Blanchard zu seinen Injectionen wasserlösliche Stoffe und Farben gebraucht hatte. Hier liegt also die Ursache in der chemischen Wirkung auf eine bestimmte Substanz; injiciren wir z. B. in die Leibeshöhle in Wasser aufgelöstes Tannin, so finden wir es in den Peritrachealzellen. Darum hebe ich besonders den Unterschied zwischen der „circulation péritrachéenne" von Blanchard und der von mir beschriebenen „intratrachealen Spiralströmung" hervor; wissen wir doch, dass bei physiologischen Injectionen, z. B. von Methylenblau, das Nervensystem die Farbe aufnimmt und trotzdem nicht als ein für Blut- oder Nahrungsstoffcirculation geeignetes Organ anerkannt werden kann.

Haben wir also bewiesen, dass es sich um einen normalen centrifugalen Process handelt, so müssen wir demselben noch eine Erklärung geben. Hier muss man drei Möglichkeiten berücksichtigen. Entweder

1) Hätte die Strömung nicht die Form einer spiralen Bewegung, so wäre die ganze Tracheenintima schwarz geworden; es könnte dann so ein Bild nicht entstehen, wie wir es auf Fig. 11 gesehen haben.

übernehmen die Tracheen die Function von Excretionsorganen, oder sie bilden bei den Insecten ein System, das dem lymphatischen System der höhern Thiere analog ist; oder die Tracheen selbst werden auf diese Weise ernährt. Leider kann uns hier kein Experiment zu Hülfe kommen, da ja die Stoffe aus dem Kropf nicht nur in die Tracheen gelangen, sondern in noch viel grösserm Maasse durch die Epithelzellen direct in die Leibeshöhle. Wir müssen uns also mit blossen Vermuthungen begnügen.

Betrachten wir ein frisches Flächenpräparat, so sehen wir, dass die Zahl der Tracheenendigungen viel geringer ist als die der Epithelzellen. Wir haben aber schon oben gesehen, dass jede Epithelzelle absorptionsfähig ist, so dass nur ein kleiner Theil der Stoffe aus dem Kropf in die Tracheen gelangt, der andere grössere aber direct in die Leibeshöhle durch die Epithelzellen kommt und von hier durch das Blut im ganzen Körper verbreitet wird. Demnach wäre es unwahrscheinlich, den Tracheen eine dem lymphatischen oder Excretionssystem eigene Function zuzuschreiben; es bleibt also nur eine Möglichkeit: wir müssen den Process als Selbstnährung der Tracheen auffassen.

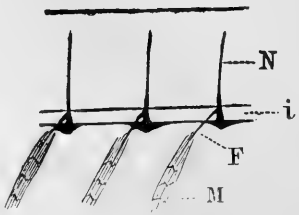
Die Tracheen werden also auf zwei verschiedenen Wegen ernährt: durch die tracheale Verdauung und durch die Osmose der im Blutplasma gelösten Stoffe. Im ersten Falle bekommen sie alle Stoffe, die im Kropf verdaut werden; im letzten nur die Eiweissverbindungen und Kohlehydrate.

III. Der Kaumagen. Proventriculus.

Der Kaumagen von *Periplaneta orientalis* besteht aus zwei scharf abgegrenzten Theilen, dem vordern und dem hintern. Die Intima des erstern bildet 6 starke Chitinzähne und zwischen diesen gelegene Chitinbürsten. Sie besteht aus zwei Schichten, von denen die äussere sehr dick und gelbbraun, die innere aber viel zarter ist und von Eosin gut gefärbt wird. Unter dem hoch cylindrischen Epithel liegt structurloses Bindegewebe, das aussen von einer dicken Schicht Ringmuskeln umgeben ist. Grosse Tracheenstämme durchdringen das Bindegewebe, und ihre Endzellen umflechten mit feinen Fortsätzen die Epithelzellen.

Die Intima des zweiten Abschnitts des Kaumagens ist nicht so dick und grob und bildet auch keine Zähne; dagegen ist sie mit langen, grell gelben Nadeln besetzt, deren Basis aber etwas in die Intima eingesenkt ist. Fibrillen der Muscularis, von Radialmuskeln abstammend, durchdringen die ganze Intima und heften sich an die

Nadeln, wie es das folgende Schema darstellt, so dass diese durch ihre Contraction bewegt werden. Da jede Nadel nur an der dem Mitteldarm zugewendeten Seite mit ihrer Fibrille verbunden ist, so können alle Nadeln nur eine Bewegung ausüben, vom Kropf zum Mitteldarm, und gelangen durch Elasticität in ihre frühere Lage zurück.



Meine physiologischen Experimente am Kaumagen können nur die Beobachtungen von Plateau bestätigen. Er dient als Hemm- und Filtrirapparat und kann nicht harte Theile zerreiben. Hier ist weder Secretion noch Absorption vorhanden. Der vordere Theil spielt eine ganz passive Rolle in der Verdauung, der hintere aber dient zum Weitertreiben der Speise in den Mitteldarm mittels der Nadeln.

IV. Der Mitteldarm. Ventriculus.

Der feinere Bau des Mitteldarms ist bei verschiedenen Insecten von den Autoren so gut studirt worden, dass ich nichts Neues hinzuzufügen vermöchte. Was die „Crypten" von Frenzel betrifft, so schliesse ich mich völlig den Forschern an, die sie als Stellen der Zellenregeneration auffassen. Ich konnte nie auf meinen Schnitten solche Bilder sehen, wie sie Frenzel und Faussek zeichnen. Dagegen simmen meine Präparate völlig mit denen von Mingazzini überein.

Die Verdauung im Mitteldarm ist sehr eigenthümlich. Nur die ältesten, zwischen den Regenerationsstellen regelmässig liegenden Zellen sind absorptionsfähig. So entsteht ein Bild, welches auf Fig. 15 dargestellt ist. Nach dem, was oben vom Kropf gesagt worden ist, sehen wir, dass die Absorption dort viel stärker ist als im Mitteldarm.

Die Tracheenäste, die den Mitteldarm umspinnen, gehören auch zu drei grossen Stämmen. Die feinsten Zweige durchdringen die Muscularis, so dass die Endzellen zwischen den Epithelzellen liegen und ihre Fortsätze bis in die Stäbchenintima, das sogenannte Plateau, schicken. Aehnlich wie im Kropf, so gelangen auch hier die gefressenen Stoffe durch die Tracheenendzelle in die Trachee und bilden die intratracheale Spiralströmung.

Die Coeca gehören zum Mitteldarm und sind ähnlich gebaut, nur hat hier die Muscularis ein ganz besonderes Aussehen. Man könnte die Muskeln am besten mit dem Bambuck vergleichen. Die Tracheen-

endzellen dringen hier nie so weit in das Epithel wie im Mitteldarm vor, und ihre Fortsätze sind viel kürzer. Die Function der Coeca bezieht sich hauptsächlich auf die Secretion, doch wird hier auch Absorption beobachtet, was schon von Cuénot constatirt worden ist.

V und VI. Colon und Rectum.

Noch weniger will ich von den letzten Theilen der Verdauungsorgane sprechen, weil sie keine wichtige Rolle im Verdauungsprocess spielen. Was Frenzel vermuthet hat, ist ganz falsch. Einfache histo-physiologische Experimente zeigen uns, dass im Colon keine Absorption stattfindet. Die Epithelzellen sind von einer stark stachligen Chitinintima bekleidet. Die Tracheenendzellen bilden pseudopodienartige, aber natürlich unbewegliche Fortsätze und liegen hier nie zwischen den Epithelzellen, sondern lehnen sich nur an diese an (Fig. 16).

Das Rectum besteht aus zwei Theilen, den sogenannten Rectaldrüsen und dem hintern Theil, der bei jungen Schaben die Form eines S romanum hat. Die Rectaldrüsen besitzen ein vielschichtiges, hoch cylindrisches Epithel, zwischen dessen Zellen Tracheenästchen liegen. Ihre Endzellen sehen denen des Mitteldarms ähnlich. Der Drüsensaft dient zweifellos dazu, die Bewegung der Fäcalmassen durch das S romanum bei der Defäcation zu erleichtern.

Moskau, 12./24. Februar 1899.

Literaturverzeichniss.

1. Ramdohr, K. A., Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insecten, 1811.
2. Suckow, F. W. L., Respiration der Insecten, insbesondere über die Darmrespiration der Aeschna grandis, in: Z. organ. Physik, Heusinger, V. 2, 1828.
3. Bassi, C. A., Rapporto . . . sul passaggio delle materie ingerite nel sistema tracheale, in: Gazetta Milano, V. 6, 1847.
—, idem. Trad. franç., in: Ann. Sc. nat., Zool., (3. sér.) V. 9, 1848.
4. Blanchard, E., De la circulation dans les insectes, in: 1) Ann. Sc. nat., Zool., (3. sér.) V. 9, 1848; 2) in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 28, 1849.
5. Joly, N., Mémoire sur l'existence supposée d'une circulation péritrachéenne, in: Ann. Sc. nat., Zool., (3. sér.) V. 12, 1849.
6. Blanchard, E., Nouvelles observations sur la circulation du sang et la nutrition chez les insectes, ibid. 1851.
7. Agassiz, Louis, Note sur la circulation des fluides chez les insectes, ibid. 1851.
8. Kölliker, Zur feinern Anatomie der Insecten, in: Verh. physik.-med. Ges. Würzburg, V. 3, 1857.
9. Sirodot, S., Recherches sur les sécrétions chez les insectes, in: Ann. Sc. nat., Zool., (4. sér.) V. 10, 1858.
10. Basch, Samuel, Untersuchungen über das chylopoëtische und uropoëtische System der Blatta orientalis, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., V. 33, No. 25, 1858.
11. Leydig, Zur Anatomie der Insecten, in: Arch. Anat. Physiol., 1859.
12. Weismann, A., Die Metamorphose von Corethra plumicornis, in: Z. wiss. Zool., V. 16, 1866.
13. Verson, E., Beiträge zur Anatomie von Bombyx Yama-mai, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Abth. 1, Mai, Jahrg. 1870.
14. Moseley, H. N., On the circulation in the wings of Blatta, in: Quart. J. micr. Sc., V. 11, 1871.
15. Plateau, Félix, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes, in: Mém. Acad. Roy. Belg., V. 11, 1875.
16. —, Note sur les phénomènes de la digestion chez la Blatta americana, in: Bull. Acad. Roy. Belg., (2) V. 41, 1876.

17. Plateau, Félix, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Myriapodes de Belgique, Bruxelles 1876.
18. Jousset de Bellesme, Physiologie comparée. Recherches experimentales sur la digestion des insectes et en particulier de la Blatta, V. 7, Paris 1876.
19. Marcel de Serres, Observations sur les usages des diverses parties du tube intestinale des insectes, in: Ann. Mus. Hist. nat. Paris, V. 20, 1813.
20. Chun, Ueber den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insecten, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M., V. 10, 1876.
21. Wilde, Ueber den Kaumagen der Insecten, in: Arch. Naturg., V. 43, 1877.
22. Simroth, H., Ueber den Darmcanal der Larve von Osmoderma eremita, in: Z. ges. Naturw. Halle, V. 51, 1878.
23. Mac Lead, J., La structure des trachées et la circulation péritrachéenne, Bruxelles, 1880.
24. van Lidth de Jeude, Th., De spijsverteringsorganen der phytophage Lamellicornienlarven, Utrecht 1882.
25. Frenzel, Joh., Der Verdauungstractus der Larve des Tenebrio molitor, 1) in: Berlin. entom. Z., 1882; 2) in: Zool. Anz., V. 5.
26. Schiemenz, P., Ueber das Herkommen des Futtersafts und die Speicheldrüsen der Biene, in: Z. wiss. Zool., V. 38, 1883.
27. Rovelli, Alcune ricerche sul tubo digerente degli Atteri, Ortotteri e Pseudonevrotteri, Como 1884.
28. Vangel, Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparats des Wasserkäfers Hydrophilus piceus, in: Termész. Füset., Nat. Hefte, Pest, V. 10, 1886.
29. Frenzel, J., Einiges über den Mitteldarm der Insecten sowie über Epithelregeneration, 1) in: Arch. mikr. Anat., V. 25, 1885 2) ibid. V. 28, 1886.
30. Lubbock, On the digestive system, in: Proc. Roy. Soc., V. 9, 1886.
31. Faussek, V., Beiträge zur Histologie des Darmcanals der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 45, 1887.
32. Schneider, A., Ueber den Darm der Arthropoden, besonders der Insecten, 1) in: Zool. Anz., V. 10, 1887; 2) in: Zool. Beitr., V. 2, 1887.
33. Wertheimer, Sur la structure du tube digestif de l'Oryctes nasicornis, in: CR. Soc. biol. Paris, (sér. 8) V. 4, 1887.
34. Emery, C., Ueber den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.
35. Casagrande, D., Sulle transformazioni che subisce il sistema digerente dei Lepidotteri, in: Bull. Soc. ent. Ital., Anno 19, 1888.
36. Fritze, Ueber den Darmcanal der Ephemeriden, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, V. 4, 1888.
37. Mingazzini, P., Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 9, 1889—91.

38. Mingazzini, P., Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti. Ibid.
39. Balbiani, E., Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops, in: Arch. Zool. expér. génér., (2. Sér.) V. 8, 1890, No. 1.
40. Beauregard, H., Recherches sur les insectes vésicants; 1) Tube digestif, in: J. Anat. Physiol., V. 22, 1886; 2) Les Insectes vésicants, Paris 1880.
41. Van Gehuchten, A., Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata, in: La Cellule, V. 6, 1890.
42. Cajal, S. R., Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes, in: Z. wiss. Mikrosk., V. 7, 1890.
43. Visart, Digestive canal of Orthopt., in: Atti Soc. Toscana Sc. natur., 1) V. 7, 1891; 2) V. 13, 1894.
44. Eberli, Untersuchungen am Verdauungstractus von Gryllotalpa vulgaris, in: Vierteljahrschr. nat. Ges. Zürich, Jahrg. 37, 1893.
45. Cuénot, L., Etudes physiologiques sur les Orthoptères, in: Arch. Biol., V. 14, 1895.
46. Bordas, Appareil digestif des Blattidae, in: Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1896.
47. Miall, L. C., and Alfred Denny, The structure and life-history of the cockroach, London 1886.
48. Sadones, J., L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. Dissertation inaugurale, in: La Cellule, V. 11, 1896.
49. Griffiths, Physiology of invertebrates.
50. Packard, Textbook of entomology, 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Periplaneta orientalis.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

Ar absorbirende Epithelzellen
Ch Chitinzähne
Cvs Blutlacune
d Chylus
↓ *E* Lumen der Verdauungsorgane
ep Epithel
Ez Tracheenendzelle
i Intima
ig junge Epithelzellen
Lc Leucocyten
ms Muskeln
n Chitinnadeln
Pz Peritrachealzellen
Rz Ringzelle
SR Membrane péritrophique von Balbiani
ti Tracheenintima
tr Trachee
Vc Vacuole.

Tafel 11.

Fig. 1. Flächenpräparat. Ein Stück aus dem Epithel des Kropfes. Alcohol absolutus. Pikrokarmin. Obj. $\frac{1}{12}$ Imm., Oc. 4.

Fig. 2. Kropf, Querschnitt. Nur das Epithel gezeichnet. Eine Zelle stark gedehnt. Sublimat nach Lang, Hämalaun. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 3. Idem. Zwei Epithelzellen zusammengeflossen. Die resorbirte Scheidewand noch zu sehen.

Fig. 4. Idem. Sechs Epithelzellen zusammengeflossen.

Fig. 5. Idem. Der ganze Zellencomplex geplatzt und zerstört. Das Innere in die Leibeshöhle entleert.

Fig. 6. Tracheenendzelle, Flächenpräparat. Flemming's Gemisch. Säurefuchsin-S. Diese Zellen gehören nur der Muscularis an. Obj. $\frac{1}{12}$ Imm., Oc. 4.

Fig. 7. Kropf, Querschnitt. Tracheenendzelle zwischen den Epithelzellen liegend. Flemming's Gemisch. Hämatoxylintinction nach Heidenhain. Obj. $\frac{1}{12}$ imm., Oc. 2.

Fig. 8. Kropf, Querschnitt. Flemming's Gemisch. Die Schabe hat Fett gefressen, welches von der Osmiumsäure schwarz geworden ist. Präparat nicht gefärbt. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 9. Idem. Parakarmin. Fett in der Tracheenendzelle. Obj. 7, Oc. 2.

Fig. 10. Kropftrachee, Querschnitt. Flemming's Gemisch. Eosin. Die Schabe hat Fett gefressen. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 11. Idem. Schräger Längsschnitt. Das Präparat ist nicht gefärbt. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 12. Mitteldarmtrachee. Flemming's Gemisch. Parakarmin. Die Schabe hat sehr viel Fett gefressen. Obj. 7, Oc. 2.

Fig. 13. Tracheenästchen aus dem Kropf. Austreten des Fettes in die Peritrachealzellen. Eosin. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 14. Kropftrachee. Fett in den Peritrachealzellen. Eosin. Obj. 7, Oc. 4.

Fig. 15. Verdauung im Mitteldarm. Flemming's Gemisch. Keine Färbung. Die Schabe hat Fett gefressen. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 16. Querschnitt durch das Colon. Sublimat nach Lang. Hämalaun. Tracheenendzelle. Obj. $\frac{1}{12}$ Imm., Oc. 4.

Intracellular Canals in the Skin of Phascolosoma.

By

Margaret Lewis Nickerson, Minneapolis.

With Plate 12.

A paper containing a description of the various organs found in the skin of *Phascolosoma gouldi*, including those discussed in this paper, will appear in a forthcoming number of the Journal of Morphology. After the plates for that article had been sent to the lithographer, further observations upon new material gave a number of new details which are here presented.

In the skin of this Gephyrean are found several well-marked forms of epidermal organs, one of which, the largest and most conspicuous, is characterized by the presence of a system of intracellular sacks or ampullæ leading into communicating canals. Such organs are found abundantly in all parts of the body of the worm, with the exception of the anterior portion of the proboscis. They show no plan of arrangement or distribution. Each is ovoidal in shape and is surrounded by a delicate membrane which is probably to be regarded as an invagination of the membrana propria.

Each organ contains, besides certain sensory cells which will not be discussed here, a large number, often as many as twenty or thirty large gland cells, each of which is broadened at the base and narrowed somewhat toward the peripheral end. The nucleus is situated near the base of the cell and above the nucleus is an intracellular ampulla opening into a canal which unites with similar canals coming from adjacent cells. By the union of several such canals, a duct is formed which communicates with the exterior through a pore in the cuticula at the summit of the organ (Pl. 12, Fig. 1).

So much may be said in the way of a general description of these organs, but for a correct understanding of the individual cells and intracellular structures, the various conditions presented by different phases of activity must be considered. At what is probably a comparatively early stage in the activity of one of these gland cells, there are present in the upper portion of the cell two membranous sacks lying one within the other and separated by a considerable space. This space is traversed by many delicate radiating filaments which connect the walls of the two sacks. The inner sack becomes continuous at its outer end with a narrow canal, while the outer sack is continuous with a sheath surrounding this canal. The main duct resulting from the union of the several canals is in turn enveloped by a broad sheath which is a continuation of the sheaths surrounding the individual canals (Fig. 2). The walls of ampullæ, canals, and main duct, present the appearance of homogeneous membranes staining uniformly. The sheath of the main duct and its branches consists of finely granular protoplasm, limited on the outside by a delicate homogeneous membrane which is a direct continuation of the wall of the outer ampulla.

At the side of the main duct, near the junction of its branches, is situated a large nucleus within the sheath, which broadens markedly just at this point. This nucleus is surrounded by a very clear sharply limited area which probably represents a vacuole. When, as is frequently the case, the ampullæ in the cells of one half of the organ are larger and older than those of the other half, this nucleus lies on the same side of the main duct as the larger ampullæ.

As already stated, the description given of the gland cells and their intracellular ampullæ, applies to only one of the various conditions shown by these organs, and this condition is probably early in the process of secretion. The appearances presented by different organs and by different cells of the same organ vary widely, corresponding with the stage of activity. At a period in the history of the cells, somewhat later probably than the one described, both inner and outer sacks are much enlarged and the space between them is reduced to a narrow zone. The radial filaments between the two sacks are shorter and less distinct and the protoplasm of the cell now much reduced in quantity by reason of the enlargement of the sacks, shows large vacuoles which are in some cases confluent with the outer sack.

At a still later phase, both inner and outer walls of individual

sacks are seen to be broken down, several sacks have become confluent; the vacuoles in the protoplasm have joined with the confluent sacks and in all probability the whole cell disintegrates. Some evidence that this is the case is afforded by the fact that in the same organ in which these old cells with the huge sacks are found, there are also found new young cells with small concentric sacks separated by a broad space which is traversed by delicate filaments. In these young cells no large vacuoles are present (Fig. 4).

Besides these two extreme phases, there may be found in a single organ a number of intermediate conditions. On account of these wide differences existing among the individual cells, it would seem that the whole organ never becomes broken down at one time, for as old cells disintegrate, it is probable that new cells are formed in the upper or peripheral portion of the organ and that these cells are pushed downward later as other new cells are formed above them. Thus the oldest cells occupy the deepest parts of an organ, the youngest the peripheral parts.

The cytoplasm of these gland cells shows characteristic differences corresponding with the size of the ampullæ. In the young cells with small ampullæ, the protoplasm of the entire cell shows a granular condition while in the old cells the cytoplasm is without granules or shows only a small granular area in the vicinity of the nucleus, the rest of the cell possessing a coarse alveolar, non-granular structure (Fig. 4). Again there is a marked difference in the staining properties of the young and old cells. With the Biondi-Ehrlich triple mixture, while the nuclei of all cells take the red stain, the cytoplasm of the young cells shows a preponderance of the red color, that of the old cells a preponderance of the green. The walls of the ampullæ and radial vesicles, the delicate filaments traversing the vesicles, the sheaths of the canal and main duct always take the red color.

The large nucleus lying within the sheath of the main duct is constantly present. Regarding the cell body to which it belongs, two interpretations are possible. According to one, the sheaths of the main duct and its branches, including the radial vesicles surrounding the ampullæ, together constitute a cell of very irregular shape; a cell which in form may be compared to a bunch of grapes with its stem. The nucleus of the cell is the nucleus already described as lying within the sheath near the point of union of the several canals. According to this hypothesis, we have a single cell containing the main duct, its branches and their terminal ampullæ, and itself sending

down flask-shaped processes containing the ampullæ into other cells. The walls of the outer sack and their continuation as the outer wall of the sheath, represent the boundary of the cell. This interpretation has not, I believe, been offered by any other writer on the subject of intracellular canals. Another and perhaps more satisfactory explanation of the conditions is, that the ampullæ, their sheaths and the primary canals leading from them, are differentiations of the large gland cells in which they lie, and that only the common duct with its chief branches belongs to the cell containing the large nucleus surrounded by the vacuole, which cell constitutes a sheath for the main duct. Which of these is the true interpretation cannot be decided from sections of adult worms, as in such sections it is impossible to make out cell boundaries in the region where the several canals converge to join the main duct. A comparison with the somewhat analogous condition described by ZIMMERMANN (1898) for *Phronima*, which will be referred to in the latter part of this paper, renders the second interpretation more probably correct.

So far as I have been able to ascertain, intracellular ampullæ with their radial vesicles and canals, have not been noted previously for the Gephyreans. That ANDREWS (1890) in his study of the anatomy of *Phascolosoma* failed to find the intracellular structures described in this paper, was probably due to the fact that his material had not been well preserved. The vacuoles which he notes as belonging to one form of epidermal organ, probably represent the remains of the ampullæ here described, although no mention is made of any radiating threads, concentric sacks, or branching canals. Structures in many respects similar to those found in these glands of *Phascolosoma* are known to exist in certain glands of the Crustaceans and Insects, and probably in the nephridia of the leeches. A few instances which show marked resemblances to the structures described in this paper will be briefly discussed.

GILSON (1889) describes for the odoriferous apparatus of *Blaps mortisaga*, a condition which in its details shows many likenesses to that found in *Phascolosoma*. The four parts which he mentions as belonging to these intracellular structures, "une vésicule radiée, une ampoule centrale, un tube excréteur mince et une gaîne du tube qui est une formation analogue à la vésicule radiée", are all present in the case of *Phascolosoma*. In *Blaps*, however, there is no uniting of canals, each one opening by its own duct to the exterior. GILSON holds that the radiations surrounding the ampullæ are continuations

of the reticulum of the cell — that the outer wall of the vesicle, the wall of the ampulla and the wall of the tube, are formations of the cytoplasm analogous to cell and nuclear membranes.

Manille Ide (1891) published extensive comparative studies upon the intracellular canals found in the cutaneous glands of various Crustaceans, together with a careful review of the literature upon the subject of intracellular canals. He concludes that gland cells with intracellular canals are to be traced back to the simple type of unicellular glands. He conceives that in case of certain secreting cells, one end of the cell becomes a neck by reason of mechanical pressure — that such a neck may take on a chitinous wall and come to serve a purely conducting purpose — that differentiation may go still farther until the product of secretion localizes itself and takes on a wall similar to that of the conducting canal, of which it is simply a prolongation. Other differentiations may follow in the cytoplasm, for example, a radial vesicle and sheath such as Gilson describes for *Blaps*.

In a recent paper Zimmermann (1898) describes for the Crustacean *Phronima* some peculiar three-celled glands, containing a complicated system of intracellular canals. The duct resulting from the union of this system of canals traverses a long thread-like cell in which the nucleus lies closely applied to the duct. This elongated cell is probably comparable to the cell forming the sheath for the main duct in *Phascolosoma*.

Concerning the origin of these intracellular canals, there may be offered the two hypotheses already suggested by Bolsius (1890), for the intracellular canals in the nephridia of leeches: 1) that the intracellular cavity is formed within by a special differentiation of the cytoplasm, and is secondarily brought into communication with the exterior; or, 2) that an invagination of the membrane of the cell has taken place. For the solution of the question, embryological material must be studied, and this I have unfortunately been unable to obtain.

University of Minnesota,
April, 1899.

Literature.

ANDREWS, E. A., 1890, Notes on the anatomy of Sipunculus gouldii POURTALÈS, in: Stud. biol. Labor. Johns Hopk. Univ., V. 4, No. 7.

BOLSIUS, H., 1890, Recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées, in: La Cellule, V. 5.

GILSON, G., 1889, Les glandes odorifères du Blaps mortisaga, ibid. V. 5.

IDE, MANILLE, 1891, Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les Crustacées édriophthalmes, ibid. V. 7.

ZIMMERMANN, K. W., 1898, Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien, in: Arch. mikr. Anat., V. 52.

Explanation of Figures.

All figures were drawn with ZEISS' apochromatic lenses with the aid of the camera lucida.

c.d	common duct	*o.a*	outer ampulla
ep	epidermis	*r.v*	radial vesicle
i.a	inner ampulla	*sh*	sheath
n.c	nerve cell	*vac*	vacuole
n.sh	nucleus of sheath		

Plate 12.

Fig. 1. Section through an organ showing only those details seen at one focal plane. The cuticula over the organ is not represented. × 890.

Fig. 2. Portion of the section shown in figure 1, combining the details to be observed at different focal planes. × 1380.

Fig. 3. Single gland cell showing vacuoles confluent with outer sack. × 890.

Fig. 4. Two cells from same organ, to show difference in character of protoplasm of young and old cells. × 890.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1965

Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien.

Von

Dr. **Fritz Schaudinn,**
Privatdocent und Assistent am zool. Institut zu Berlin.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Hierzu Tafel 13—16.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.
Zur Geschichte der Forschungen über die Coccidien-Entwicklung.
Historisches über die Coccidien des *Lithobius forficatus.*
Material und Untersuchungsmethoden.
Kurze Uebersicht des Zeugungskreises von *Coccidium schubergi n. sp.*
Die künstliche Reininfection der Lithobien mit *C. schubergi.*
Specielle Schilderung des Zeugungskreises von *C. schubergi* (Vergleich desselben mit andern Coccidien).
1. Die Sporozoiten.
2. Die Bewegungen der Sporozoiten und das Eindringen in die Epithelzellen.
3. Das Heranwachsen der Sporozoiten zu Schizonten.
4. Die Schizogonie.
5. Die Bildung der Mikrogameten.
6. Der Bau der ausgebildeten Mikrogameten.
7. Das Heranwachsen und die Reifung der Makrogameten.
8. Die Befruchtung.
9. Die Bildung der Sporocysten.
10. Die Bildung der Sporozoiten.
Die natürliche Infection der Lithobien mit den Coccidien.
Pathologie.
Systematisches.
Die Beziehungen der Coccidien zu andern Sporozoen.
Literaturnachweis.

Einleitung.

Seit der Entdeckung der Coccidien durch VOGEL im Jahre 1845 haben sich zahlreiche Forscher mit dem Studium des Baues und der Entwicklung dieser Organismen beschäftigt. Da die bekannten Kaninchen-Coccidien leicht zu beschaffende Untersuchungsobjecte sind, haben diese nicht nur bei dem Hausthier der wissenschaftlichen Medicin, sondern auch beim Menschen gelegentlich schmarotzenden Organismen schon frühe die Aufmerksamkeit der Mediciner erregt und zu Untersuchungen veranlasst. Ja, die literarische Production auf diesem Gebiet wuchs immens, als sich aus dem Studium der pathologischen Veränderungen, welche die Kaninchen-Coccidien hervorrufen, die Idee ergab, dass ähnliche Organismen die Erreger von manchen bösartigen Geschwülsten des Menschen, wie Carcinom, Sarcom etc., sein könnten. Wenn nun auch diese lebhafte literarische Thätigkeit wenig oder gar nichts direct zur Förderung der Coccidienforschung beigetragen hat, wie überhaupt das auf diesem Gebiet Geleistete zu den traurigsten Capiteln der Protozoenforschung gehört, so hatte die Jagd nach Geschwulst-Coccidien doch das Verdienst, das Interesse an diesen unscheinbaren Protozoen wach gehalten zu haben, und gerade dieses unentwirrbare Chaos von falschen und unkritischen Beobachtungen mag wohl in neuester Zeit einer bedeutenden Anzahl von Forschern die Veranlassung gegeben haben, durch genauere Untersuchungen an echten Coccidien dieser unfruchtbaren Coccidienforschung eine gesündere Basis zu geben.

Die Entdeckung einer Amöbe (*Leydenia*) in der Ascitesflüssigkeit bei einem mit Carcinom behafteten Menschen zwang mich, nicht nur diese perniciösen Geschwülste des Menschen genauer zu untersuchen, sondern auch die höchst unerquickliche Literatur über diesen Gegenstand durchzuarbeiten. Bei beiden Objecten, den Geschwülsten und der Literatur, kam ich zu demselben Resultat, dass Protozoen sich nicht in den carcinomatösen Geschwülsten finden und dass alle die zahlreichen in der Literatur als parasitäre Protozoen gedeuteten Gebilde theils pathologisch veränderte Gewebszellen, theils Zerfallsproducte derselben sind, was auch von medicinischer Seite inzwischen in überzeugender Weise nachgewiesen worden ist. Mir gab die Beschäftigung mit den vermeintlichen Coccidien der Carcinomliteratur die Veranlassung, mich in der Folgezeit mit verschiedenen Sporozoen näher zu beschäftigen, weil ich auf die Lücken in der Kenntniss ihrer Organisation und Fortpflanzung aufmerksam geworden war.

Im Jahre 1896 kam Herr Dr. Siedlecki aus Krakau hierher, um sich im Berliner Zoologischen Institut mit Foraminiferen zu beschäftigen und dabei die von mir angewandten Untersuchungsmethoden kennen zu lernen. Um letztern Zweck bequem zu erreichen, schlug ich ihm vor, mit mir gemeinsam ein Thema vorzunehmen, und wir wählten die Coccidien des *Lithobius*, mit dessen Gregarinen ich gerade beschäftigt war. Dieses Object war so günstig, dass wir ohne grosse Schwierigkeiten schon im Zeitraum eines Jahres die geschlechtliche Fortpflanzung und den ganzen Entwicklungscyclus zweier verschiedener Coccidien ermitteln konnten. Ueber unsere Resultate berichteten wir bereits im Mai 1897 in Kürze auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Kiel. Da ich meiner Militärdienstpflicht genügen musste und Herr Dr. Siedlecki inzwischen Berlin verlassen hatte, konnten wir die ausführliche Arbeit nicht gemeinsam verfassen, deshalb nahmen wir eine Arbeitstheilung vor: während Herr Dr. Siedlecki über *Adelea* weiter arbeiten wollte und auch die Publication hierüber ihm zufiel, sollte ich *Coccidium* übernehmen. Inzwischen entdeckte ich aber im Darm von *Lithobius* noch eine zweite Species von *Coccidium*, deren Organisation und Entwicklung eingehend untersucht werden musste, um sie von dem andern *Coccidium* in allen Stadien unterscheiden zu können, was nicht ganz leicht war. Hieraus erklärt es sich, dass die nachfolgende ausführliche Arbeit später erscheint als der von Siedlecki bearbeitete Theil unserer gemeinsamen Untersuchungen [1]).

Meinem Freunde Siedlecki möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank für seine Mitarbeit und die hieraus resultirenden Anregungen aussprechen.

Zur Geschichte der Forschungen über die Coccidien-Entwicklung.

Ich beabsichtige nicht, eine erchöpfende Uebersicht der bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Coccidien zu geben, da dies schon von anderer Seite geschehen ist. Ich verweise nur auf die ausgezeichnete kritische Bearbeitung der ältern Literatur in Bütschli's Protozoenwerk (82), auf Balbiani's (84) Leçons sur les Sporozoaires und v. Wasielewski's (96) Sporozoenkunde sowie auf die ziemlich erschöpfende Zusammenstellung der gesammten Coccidienliteratur in Labbé's Coccidien-Monographie (97a). Hier will ich nur in Kürze

1) Einzelne Theile aus dem Inhalt der folgenden vier Capitel wurden als vorläufige Mittheilung schon in den SB. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1899, No. 7, veröffentlicht.

auf die wichtigsten Untersuchungen über den Zeugungskreis dieser Protozoen eingehen, die für das Verständniss der nachfolgenden Untersuchung in Betracht kommen.

Eine grundlegende Arbeit der Coccidienforschung ist die Monographie von Kloss (55) über die Coccidien der *Helix*-Niere; in derselben wurden zum ersten Mal nicht nur viele Organisationseigenthümlichkeiten dieser Formen, sondern auch ein grosser Theil ihres Entwicklungscyclus auf Grund sorgfältiger Beobachtungen geschildert.

Einen wichtigen Beitrag lieferte dann Eimer (70) durch die Entdeckung seiner *Gregarina falciformis*, bei welcher er zum ersten Mal die endogene, directe Entwicklung von Sichelkeimen schilderte.

Aimé Schneider hat später die Eimer'sche Form zu seiner Gattung *Eimeria* gestellt.

Alles, was über die Coccidien des Kaninchens bekannt geworden war, wurde, um viele eigene Beobachtungen vermehrt, von Leuckart (79) in seinem Parasitenwerk in klarer Weise zusammengestellt. Dieser Forscher führte auch den Namen *Coccidia* für diese Protozoen ein, die man bisher meistens als Psorospermien bezeichnet hatte, und schilderte zum ersten Mal im Zusammenhang den Entwicklungscyclus von *Coccidium*, wie er ihn sich vorstellte. Nach seiner Auffassung encystirt sich das ausgebildete intracelluläre *Coccidium*, bildet Sporen und in letztern die Sichelkeime; die Dauersporen dienen zur Infection anderer Thiere, indem sie mit der Nahrung in den Darmcanal gelangen: hier platzen in Folge der Einwirkung der verdauenden Säfte die Sporenhüllen, die Sichelkeime werden frei, dringen in die Epithelzellen ein und entwickeln sich hier zu den ausgebildeten Coccidien, welche zum Ausgangspunkt des geschilderten Zeugungskreises dienten.

Diese Vorstellung, die bald allgemeine Anerkennung fand, vermochte nicht die Masseninfection zu erklären, welche man beim Kaninchen häufig findet; denn wenn man auch annahm, dass selbst sehr viele Cysten in den Darmcanal des inficirten Thieres gelangt seien, genügten sie doch nicht, um das Vorhandensein der oft ungeheuren Mengen von Coccidien im Darmepithel und in der Leber zu erklären. Zur Lösung dieser Schwierigkeit brachte erst die ausgezeichnete Untersuchung der Kaninchen-Coccidien von R. Pfeiffer (92) welche einen Wendepunkt und grossen Fortschritt der Coccidien-Forschung bezeichnet, eine neue Idee. Dieser Forscher fand nämlich im Darmepithel des Kaninchens eine Coccidie mit ganz ähnlicher Fortpflanzung, d. h. Zerfall in viele Sichelkeime, wie sie Eimer bei der *Eimeria falciformis* des Mäusedarms beschrieben hatte, und kam

nun auf den genialen Gedanken, dass diese Form nur ein Entwicklungsstadium des bekannten *Coccidium perforans* sei. Die *Eimeria*-ähnliche Form sollte durch endogene „Schwärmersporen-Cysten" die Verbreitung der Parasiten im Wirthsthier, die sog. Autoinfection, bewirken, während die bisher bekannte *Coccidium*-Form durch exogene „Dauersporen-Cysten" die Infection anderer Individuen vermittelte.

L. Pfeiffer (91) dehnte diese Theorie des Dimorphismus auf Grund eigener Beobachtungen in seinem Protozoenwerk auf alle Coccidien aus und stellte verschiedene schon als besondere Species beschriebene *Eimeria*-Formen zu den entsprechenden Coccidien, welche aus denselben Wirthsthieren bekannt waren, so *Eimeria schneideri* zu *Adelea ovata*, *Caryophagus salamandrae* zu *Coccidium proprium*.

Die Forscher, welche sich seither mit der Coccidienentwicklung beschäftigten, sind nun in zwei Lager getheilt. Die einen hielten an dem Leuckart'schen Entwicklungsschema fest, fassten den *Eimeria*- und *Coccidium*-Cyclus als zwei getrennte, geschlossene Zeugungskreise auf und behandelten die beiden Formen als getrennte Gattungen. Der Hauptvertreter dieser Anschauung war Aimé Schneider, der sie sogar zum Ausgangspunkt seines Coccidiensystems machte, indem er in seiner Gruppe der „Monosporées" die *Eimeria*-Formen allen andern Coccidien gegenüber stellte. In neuester Zeit hat sich besonders Labbé (94—97) dieser Auffassung angeschlossen und in einer Reihe von Arbeiten dieselbe durch neue Gründe zu stützen versucht, auf die ich im Laufe der nachfolgenden Untersuchung näher zu sprechen kommen werde. Die Thatsache der Autoinfection sucht dieser Autor durch die Annahme der Vermehrung der Coccidien durch einfache Zweitheilung zu erklären, indessen ist der Nachweis dieses Vorgangs bisher nicht erbracht worden, die angeblichen Theilungsstadien sind auf multiple Infection derselben Epithelzelle zurückzuführen. Der andere, grössere Theil der Coccidienforscher schloss sich der Pfeiffer-schen Theorie des Dimorphismus an, so Mingazzini (90—92), der in einer Reihe von Untersuchungen namentlich zur Kenntniss der Kernverhältnisse einiger Coccidien wichtige Beiträge lieferte. Auch Podwissozky (94—95), Clarke (95) und vor allem Schuberg (92, 95) stellten sich auf die Seite Pfeiffer's.

In der sorgfältigen Untersuchung Schuberg's (95) über die Coccidien des Mäusedarms findet sich zum ersten Mal die Idee von einer geschlechtlichen Fortpflanzung der Coccidien ausgesprochen. Schon vorher hatte Labbé (94a) bei Tritonen ausser den gewöhnlichen Sichelkeimen der *Eimeria*-Form (von Labbé hier *Pfeifferia* genannt)

abweichende, sehr kleine Sporozoiten, die er Mikrosporozoiten nannte, entdeckt. Auch PODWISSOZKY (95) hatte bei *Coccidium oviforme* die Bildung sehr winziger Sporen beobachtet. SCHUBERG fand solche kleinen abweichenden Sporozoiten nun auch bei der *Eimeria falciformis*, schilderte sie eingehend und machte auf ihre specifische Natur und die Möglichkeit einer Geschlechtsfunction aufmerksam, indem er sagt: „Es wäre nicht unmöglich, dass diese kleinen Sporozoiten eine besondere Phase in der Entwicklung der Coccidien darstellten; namentlich könnte man daran denken, dass die Formen eventuell eine Copulation vermitteln möchten."

LABBÉ schloss sich in seiner Monographie (97a) der Auffassung SCHUBERG's für *Pfeifferia* an, während er bei *Klossia* die wahre Natur der Mikrosporozoiten vollständig verkannte, indem er sie für pathologische Bildungen ansah (cf. SIEDLECKI, 98c).

Der wirkliche Nachweis der geschlechtlichen Fortpflanzung der Coccidien wurde aber erst 1897 durch SCHAUDINN u. SIEDLECKI (97) für zwei Coccidien des *Lithobius*, *Adelea ovata* und *Eimeria schneideri*, erbracht und damit zugleich bewiesen, dass die *Eimeria*-Formen mit den Coccidienformen durch den Geschlechtsact zu einem Zeugungskreis verbunden sind, der sich durch den Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung als echter Generationswechsel documentirt.

Gleichzeitig und unabhängig gelangte SIMOND (97b), nachdem er schon im Jahre vorher (96) bei *Caryophagus salamandrae* zu dem Schluss gekommen war, dass diese Form nur der endogene Vermehrungszustand eines echten *Coccidium* sei, bei dem Kaninchen-*Coccidium* durch exacte Fütterungsversuche zu einem ähnlichen Resultat, indessen hatte dieser Autor die Copulation nicht direct beobachtet und haben die von ihm als Copulationsstadien gedeuteten Zustände nichts mit derselben zu thun. Die Mikrosporozoiten befruchten nicht die andern Sichelkeime, wie er meint, sondern die ausgebildeten Coccidien. — Kurz nach unserer Publication kam auch LÉGER (97b) bei den Coccidien des *Lithobius*, bei dem er schon vor uns (97a) ein echtes viersporiges *Coccidium* entdeckt hatte, zu dem Resultat, dass die *Eimeria*-Form nur ein Stadium der *Coccidium*-Form sei, ohne die geschlechtliche Fortpflanzung zu kennen, auf Grund von Fütterungsversuchen.

Seither sind unsere Beobachtungen bereits von verschiedenen Autoren, wie SIEDLECKI (98a—c u. 99), HAGENMÜLLER (98) und LÉGER (98a—c) bei andern Coccidien bestätigt worden, so dass man

kaum noch an der weitern Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung innerhalb der Coccidiengruppe zweifeln wird. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung hingegen scheint in einzelnen Fällen unterdrückt zu werden, wie es Siedlecki (98 c) in seiner neuesten Arbeit für *Benedenia* nachgewiesen hat.

Historisches über die Coccidien von *Lithobius forficatus*.

Man kennt bisher 2 verschiedene Coccidien-Species mit Sicherheit aus dem Darm des *Lithobius forficatus*, deren differente Entwicklungscyklen von Siedlecki und mir im Jahre 1897 in unserer vorläufigen Mittheilung geschildert wurden. Die eine dieser Formen war die von Aimé Schneider entdeckte *Adelea ovata*, die andere ein *Coccidium*, welches wir für identisch mit der von Bütschli beschriebenen *Eimeria schneideri* hielten. Im Folgenden soll gezeigt werden, dass diese Identificirung ein Irrthum war, zugleich soll in Kürze eine Uebersicht der bisherigen Untersuchungen über diese beiden Formen gegeben werden.

Aimé Schneider (79, p. 599) beschrieb aus dem Darmcanal des *Lithobius* unter dem Namen *Adelea ovata* ein eiförmiges Sporozoum, welches er in seiner Gregarinen-Monographie zu den Monocystiden stellte. Die Beschreibung ist sehr flüchtig und unvollständig, die Abbildungen sind, wie der Autor selbst zugiebt, zu klein und undeutlich. Trotzdem hat Schneider gut beobachtet und richtig gezeichnet, so dass seine Abbildungen Manches zeigen, was erst die neuesten Untersuchungen haben deuten können. Seine figg. 1—6 zeigen nämlich bereits Stadien der Befruchtung und der darauf folgenden Sporulation, wie sie von Siedlecki und mir erst beschrieben worden sind. Der terminal an einem Pol gelegene Zellkern des reifen Makrogameten ist als heller Fleck deutlich zu erkennen, ebenso der aufgelagerte Mikrogametocyt, dessen geschrumpfte Ueberreste auf einem spätern Sporulationsstadium (fig. 6) noch erkennbar gezeichnet sind. Die Bedeutung seiner Beobachtungen ist dem Autor noch ganz unklar gewesen, wie aus seinen Worten hierüber hervorgeht; er sagt: „Quelques individus présentent un petit corps allongé adhérent à la paroi. La signification de ce fait m'échappe entièrement.“ — Seine figg. 7 und 8 zeigen Stadien der ungeschlechtlichen Sporozoiten-Bildung (*Eimeria*-Typus), er weiss sie ebenso wenig zu deuten wie die Befruchtungsstadien, hält aber ihren Zusammenhang mit dem Entwicklungsgang der *Adelea* nicht für ausgeschlossen. Das in fig. 7 gezeichnete Stadium, welches die Ausbildung von Sichelkeimen illustrirt, gehört zweifellos

nicht zum Entwicklungscyclus von *Adelea*, sondern zu dem von *Coccidium*, was, wie wir später sehen werden, durch die Grösse des kugligen Restkörpers (*Adelea* hat keinen oder nur einen winzig kleinen) und durch die radiäre Anordnung der Sporozoiten-Anlagen bewiesen wird. — Also schon in der ersten Arbeit, die über unser Object handelt, finden sich Stadien beider Coccidienarten abgebildet, wenn auch ihre Unterschiede noch nicht erkannt waren.

Im Jahre 1881 berichtete Bütschli (81, p. 405) über eine eiförmige Psorospermie aus dem Darm von *Lithobius* (seiner Meinung nach die erste Coccidie, die aus einem Arthropoden beschrieben wurde, welches Vorrecht aber, nachdem man die Coccidiennatur von *Adelea* erkannt hat, diese Form haben muss). Bütschli beschreibt den Zerfall seiner Coccidie in Sichelkeime, in der Art, wie es Eimer bei den Coccidien des Mäusedarms geschildert hatte, für welche Formen Schneider die Gattung *Eimeria* aufstellte. Zur Zeit, als Siedlecki und ich unsere vorläufige Mittheilung verfassten, konnten wir noch nicht die Jugendstadien, insbesondere die Sporozoiten der *Adelea* von denen des *Coccidium* im *Lithobius*-Darm unterscheiden, nach eingehenden hierauf bezüglichen Studien haben wir aber in Gestalt und Grösse, Kern- und Plasmastructur genug specifische Charaktere gefunden, um in jedem Stadium die beiden Arten zu unterscheiden; hierüber wird das Nähere im Verlauf der nachfolgenden Abhandlung mitgetheilt werden. Um die Nomenclaturfrage zu regeln, will ich hier nur erwähnen, dass es uns gelungen ist, die von Bütschli abgebildeten Stadien zu identificiren. Sie gehören sämmtlich zu *Adelea* und nicht zu *Coccidium*. Wie aus Siedlecki's ausführlicher Arbeit über diese Form (99) zu entnehmen ist, stellt der in fig. 19, taf. 21, abgebildete Sichelkeim einen Sporozoiten von *Adelea* dar, fig. 20—22 sind typische, ausgebildete Individuen dieser Species, in den figg. 23 und 24 sind zwei Stadien der Mikrogametenbildung gezeichnet, die bei dieser Form durch die äquatoriale Lage der Kerne charakterisirt sind.

Bütschli gab in seiner Abhandlung dem von ihm beschriebenen Organismus keinen Namen. [Labbé (97a) giebt in seiner Coccidien-Monographie im Literaturverzeichniss zwar an unter 1881 Bütschli, Zur Kenntniss der Fischpsorospermien (Appendice: *Eimeria schneideri*), in: Z. wiss. Zool., V. 35, p. 325—351, tab. 31, doch ist in der ganzen citirten Arbeit nirgends von *Eimeria* die Rede, und ist es mir unklar geblieben, wie Labbé zu dieser Literaturangabe kommt.] Erst in seiner Protozoen-Bearbeitung in Bronn's Classen u. Ordn. des Thierreichs gab Bütschli (82) seiner Coccidie den Namen *Eimeria schneideri*, ohne

Neues zur Charakteristik hinzuzufügen. Wie eben aus einander gesetzt, beziehen sich alle von Bütschli abgebildeten und beschriebenen Stadien auf *Adelea*, mithin ist der Name *Eimeria schneideri* Bütschli synonym mit *Adelea ovata* Schneider, und es darf das *Coccidium*, dessen Entwicklungscyclus Siedlecki und ich (97) beschrieben haben, nicht mehr den Speciesnamen *schneideri* führen.

Im Jahre 1880 wird *Adelea* von Gabriel (80) in einer Anmerkung erwähnt, doch nichts Neues zu ihrer Kenntniss hinzugefügt. Dieser Autor, der die Gregarinen mit den Myxomyceten in Verbindung brachte, hielt an der Gregarinennatur der *Adelea* fest.

Erst 1886 wurde Genaueres über die Entwicklung dieser Form bekannt durch eine an Beobachtungen reiche Arbeit Aimé Schneider's (86). Dieser Forscher stellte *Adelea* nunmehr zu den Coccidien. Die Bildung der Dauersporen wurde recht gut dargestellt und manche Einzelheiten der Organisation aufgedeckt. Die figg. 1—22 beziehen sich, wie auch der Autor richtig angiebt, thatsächlich auf *Adelea*. Einige Stadien sind aber falsch gedeutet. So beziehen sich die figg. 3, 4, 6 und 10 nicht auf die Kerntheilung zur Sporulation, sondern sind Reifungsstadien des Makrogameten vor der Befruchtung, wie die ausführliche Arbeit Siedlecki's (99) über *Adelea* nachweist. In dieser Abhandlung behandelt Schneider auch wieder einige Stadien von *Coccidium*, natürlich nur unter dem von Bütschli gegebenen Namen *Eimeria schneideri*; figg. 23—25 stellen zweifellos Stadien der Mikrogametenbildung des von uns beschriebenen *Coccidium* dar, was durch die Kleinheit und Menge der Kerne bewiesen wird. Hingegen sind figg. 26—28 nicht mit dem *Eimeria*-Zustand von *Coccidium*, sondern von *Adelea* in Beziehung zu bringen, die durch das dichte Chromatingerüst charakterisirten Sichelkeime der figg. 26 und 27 sind Merozoiten, der durch einen grossen Binnenkörper im Kern ausgezeichnete Sporozoit der fig. 28 ist ein Mikrogamet von *Adelea*. Demnach ist *Eimeria schneideri* Schneider 1887 pro parte (fig. 26—28) synonym mit *Adelea ovata* Schneider. Da aber, wie oben nachgewiesen, *Eimeria schneideri* Bütschli 1879 (resp. 1882) synonym ist mit *Adelea ovata* Schneider, darf für die von Schneider beobachteten *Coccidium*-Stadien nicht derselbe Speciesname *schneideri* benutzt werden, vielmehr muss für dieselben ein neuer Name aufgestellt werden.

So läge die Frage ziemlich einfach, wenn nicht seither noch eine dritte Coccidienspecies aus dem Darm von *Lithobius* beschrieben wäre, deren Beziehungen zu den beiden andern Formen nunmehr zu prüfen

sind. Im Jahre 1895 beschrieb nämlich LABBÉ (95) eine kleine kuglige oder ovale Coccidie aus dem Darm des Tausendfusses, die in der Cyste 3 (selten 4) Sporen bilden soll, welche ihrerseits je 2 Sporozoiten in sich entwickeln, und nannte sie *Bananella lacazei.* Bis auf die Dreisporigkeit stimmen die Gattungscharaktere dieser Form ganz mit denen von *Coccidium* überein; nun hat LABBÉ selbst bereits viersporige Stadien beobachtet, bei denen die Unterscheidung von *Coccidium* unmöglich war, und in jüngster Zeit hat denn auch LÉGER (98a) nachgewiesen, dass die dreisporigen Cysten nur Anomalien sind, dass gewöhnlich 4 Sporen gebildet werden und demnach *Bananella* ein echtes *Coccidium* ist. In seiner neuesten Publication (98a) hat dieser Autor trotzdem den auch von SIEDLECKI und mir angewandten Namen *Coccidium schneideri* beibehalten und *Bananella lacazei* nur als Synonym hierzu aufgeführt, weil er es ebenso wie wir in unserer vorläufigen Mittheilung zweifelhaft lassen musste, ob nicht BÜTSCHLI, der den Namen *schneideri* gab, wirklich *Coccidium*-Stadien vor sich gehabt hat. Da dies nicht der Fall ist, wie oben nachgewiesen wurde, so muss das *Coccidium*, dessen Entwicklungscyclus SIEDLECKI und ich beschrieben haben und dessen Diagnose auch LÉGER (98a) giebt, mit dem Namen *Coccidium lacazei* belegt werden. Davon, dass die bei LABBÉ (95) abgebildeten Stadien wirklich in den Entwicklungscyclus dieser Species gehören, habe ich mich überzeugt.

Nach dieser etwas verwickelten Auseinandersetzung über die Nomenclatur, stelle ich noch einmal die ganze Synonymie der beiden Coccidien übersichtlich zusammen:

1) *Adelea ovata* AIMÉ SCHNEIDER 1879,
   syn. *Eimeria schneideri* BÜTSCHLI 1882 (1881),
   Eimeria schneideri AIMÉ SCHNEIDER pro parte 1887.
2) *Coccidium lacazei* (LABBÉ 1895) emend. SCHAUDINN 1899,
   syn. *Eimeria schneideri* SCHNEIDER pro parte 1887, non BÜTSCHLI 1881,
   Bananella lacazei LABBÉ 1895,
   Coccidium schneideri SCHAUDINN et SIEDLECKI 1897.

Seit dem Erscheinen unserer vorläufigen Mittheilung habe ich, weil Herr Dr. SIEDLECKI von Berlin fortging, bevor wir unsere ausführliche Arbeit gemeinsam fertig stellen konnten, allein über die Coccidien des *Lithobius* weiter gearbeitet, während SIEDLECKI die Untersuchung von *Klossia* vornahm. Bei genauerm Studium des *Coccidium lacazei* fand ich nun, wie Anfangs erwähnt, dass noch eine zweite Angehörige dieser Gattung im *Lithobius*-Darm lebt, welche

bisher noch nicht bekannt geworden ist; dieselbe unterscheidet sich scharf nicht nur von *Adelea*, sondern auch von *Coccidium lacazei*, und zwar konnte ich Unterschiede in allen Entwicklungsstadien auffinden. Diese neue Form ist viel seltner als die beiden andern und mag daher wohl den Beobachtern entgangen sein, wie ja auch ich sie erst nach langer Beschäftigung mit dem *Lithobius*-Parasiten entdeckt habe. Durch künstliche Fütterung mit den Cysten dieser Form gelang es mir aber, in meinen Lithobien Epidemien dieser Parasiten zu erzeugen, so dass ich über sehr reiches Untersuchungsmaterial verfügte. Aus diesem Grunde konnte ich den ganzen Entwicklungscyclus und den feinern Bau, der übrigens bei dieser Species viel einfachere und klarere Verhältnisse zeigt, mit grösserer Vollständigkeit ermitteln als bei *Coccidium lacazei*, bei der mir manche Punkte erst durch das Studium der andern Form klar geworden sind. Ich habe daher der nachfolgenden speciellen Schilderung nicht meine Beobachtungen an *Coccidium lacazei*, sondern die an der neuen Form gewonnenen zu Grunde gelegt. Ich werde bei der Schilderung dieser Species die Hauptdifferenzen ihrer einzelnen Entwicklungsstadien gegenüber denen der andern Formen stets erwähnen, so dass auch das einzelne Stadium von dem entsprechenden der andern Arten mehr oder weniger leicht zu unterscheiden sein wird.

Ich nenne die neue Species nach meinem verehrten Collegen, Herrn Prof. Schuberg in Heidelberg, der sich um die Untersuchung der parasitären Protozoen und speciell auch der Coccidien durch seine exacte Untersuchung über die Coccidien der Maus Verdienste erworben hat, *Coccidium schubergi*.

Material und Untersuchungsmethoden.

Die Zahl der Lithobien, die zur Untersuchung der Darmcoccidien ihr Leben lassen mussten, ist ausserordentlich gross. Viele Hundert derselben wurden im Laufe der 3 letzten Jahre von mir auf ihren Darminhalt untersucht, und es war daher eine bequeme Materialbeschaffung von grosser Wichtigkeit.

Eine fast unversiegliche *Lithobius*-Quelle befand sich im Garten des hiesigen Zoologischen Instituts. An verschiedenen schattigen Stellen desselben waren morsche Bretter und Balkenstücke niedergelegt, unter denen sich eine reiche Fauna von Insecten, Würmern, Nacktschnecken und andern kleinen Thieren einfand. Besonders zahlreich waren die Asseln vertreten, die eine Hauptspeise der Lithobien bilden. Diese reichen Jagdgründe waren ein Eldorado für die beutelustigen Tausend-

füsse, und ich litt daher niemals Mangel an Material; ich konnte an einem Tage 20—30 Stück wegfangen und fand am andern wieder ebenso viele vor.

Die im Institutsgarten gefangenen Lithobien waren sämmtlich mit Coccidien behaftet, was bei Thieren, die auf einem so engen Bezirk zusammenleben, auch plausibel ist. Es ist von Interesse, dass sich bisweilen alle drei Coccidienarten bei demselben Thier vorfanden, hierbei können alle drei in ziemlich gleichen Mengen vertreten sein, es kann aber auch ebenso häufig die eine oder andere Art an Individuenzahl überwiegen. Es fanden sich hierbei sämmtliche möglichen Combinationen verwirklicht. Die verschiedenen Jahreszeiten spielen hierbei keine Rolle, wie Aimé Schneider annahm (cf. auch Siedlecki, 99). Nicht häufig war es der Fall, dass nur eine Coccidienspecies im Darmcanal vorhanden war. Für die Untersuchung der betreffenden Species, insbesondere für die Feststellung der Unterschiede der meistens sehr ähnlichen Jugendstadien gegenüber den entsprechenden Stadien der andern Arten, waren solche Fälle von besonderer Wichtigkeit. Im Laufe der Untersuchung gelang es mir auch, derartige Reininfectionen mit einer Coccidienspecies auf künstliche Weise dadurch zu erreichen, dass ich Dauercysten der betreffenden Form an coccidienfreie Lithobien verfütterte.

Im Gegensatz zu den im Garten gefangenen Lithobien waren die Individuen, welche ich in den Wäldern in der Umgebung Berlins sammelte, häufig ganz frei von Coccidien, nur etwa 10 Proc. der Waldcoccidien waren mit Coccidien behaftet.

Für die Infectionsversuche und für das Studium der Cysten und ihrer Entwicklung ausserhalb des Darms mussten die Lithobien längere Zeit isolirt in der Gefangenschaft gehalten werden. Sie hielten sich sehr gut in kleinen Glasschalen (Krystallisirschalen), deren Boden mit feuchtem Fliesspapier bedeckt war. Um den entleerten Koth der Thiere bequem untersuchen, conserviren und färben zu können, die darin enthaltenen Cysten leicht zu isoliren und ihre Entwicklung zu verfolgen, wurde der mit Fliesspapier bedeckte Boden der Glasschalen dicht mit Deckgläsern belegt; man muss hierbei stets Sorge tragen, dass das Fliesspapier recht nass ist, damit die Deckglasstückchen haften bleiben und nicht so leicht von dem Anfangs furchtbar umhertosenden *Lithobius* verschoben werden. Die entleerten Faeces besitzen bei den inficirten Individuen meist weiche Consistenz, lassen sich dünn auf dem Deckglas ausstreichen und bleiben bei der Conservirung und Färbung gut daran haften. Für das Studium der

Cystenentwicklung wurden die mit Koth bedeckten Deckgläser in die feuchte Kammer gebracht.

Zur Fütterung der Versuchsthiere benutzt man am besten Mehlwurmfleisch, man legt den Mehlwurm der Länge nach aufgeschnitten dem Thier vor. Ein Mehlwurm genügt pro Tag, man kann dabei den *Lithobius* Wochen lang erhalten. Zu den Infectionsversuchen wurden einige Cysten mit einer feinen Pipette dem Koth entnommen, mit etwas Mehlwurmfleisch vermischt und auf einer Nadelspitze dem *Lithobius* vorgehalten, bis er das ganze Fleischklümpchen verzehrt hatte; nur so konnte man sicher sein, dass die Cysten in den Darmcanal gelangen.

Die meisten der in den folgenden Capiteln mitgetheilten Beobachtungen wurden sowohl durch das Studium der lebenden Objecte als auch gefärbter Präparate gewonnen; häufig wurde ich am gefärbten Präparat auf Entwicklungsvorgänge aufmerksam, die erst nachträglich am lebenden Object continuirlich verfolgt werden konnten. In andern Fällen wurden Structureigenthümlichkeiten zuerst am lebenden Thier gesehen und dann genauer an gefärbten Präparaten studirt. Um Entoparasiten, wie es die Coccidien sind, im Leben zu studiren, muss man dieselben aus ihrem natürlichen Wohnort und aus ihren normalen Lebensbedingungen entfernen, hierbei bleiben sie meistens nur kurze Zeit am Leben oder wenigstens unverändert; aus diesem Grunde ist es unmöglich, ihren ganzen Entwicklungscyclus direct und continuirlich zu beobachten, man muss vielmehr die Beobachtung in viele kurze Abschnitte zerlegen. Da die einzelnen Beobachtungsreihen sich meist nur auf kurze Entwicklungsstrecken beziehen, gehört eine grosse Zahl derselben dazu, um den ganzen Entwicklungscyclus lückenlos zusammenzustellen. Aus diesen Gesichtspunkten ergab sich das Ziel für die nachfolgenden Untersuchungen. Während die meisten bisherigen Coccidienforscher nur gefärbte Stadien mehr oder weniger glücklich combinirten, habe ich das Studium des lebenden Objects in erster Linie für maassgebend gehalten und die gefärbten Präparate hauptsächlich nur zur Controle des am lebenden Thier Beobachteten und zum Studium des feinern Baues benutzt.

Für die Untersuchung der lebenden Coccidien wurden den Lithobien mit einem Scheerenschnitt der Kopf und die hintersten Segmente abgeschnitten und der ganze Darmcanal mit einer Pincette nach hinten herausgezogen, schnell auf einen Objectträger gelegt, der Länge nach aufgeschnitten und mit einer Nadel der Inhalt und auch der grösste Theil der Epithelschicht abgestrichen; dann wurde schnell etwas

Körperflüssigkeit von dem getödteten *Lithobius* darauf gedrückt, die ganze Masse mit einem Spatel gut ausgebreitet und mit einem Deckglas bedeckt, das mit Wachsfüsschen versehen war, hierauf wurde durch Umrandung des ganzen Deckgläschens mit Wachs die Luft möglichst schnell abgeschlossen. Meist genügt die von einem *Lithobius* gelieferte Flüssigkeit zur Verdünnung des Darminhalts; wenn nicht, so kann man einen kleinen Tropfen physiologischer Kochsalzlösung hinzufügen, doch bleiben bei dieser Verdünnung die Coccidien weniger lange am Leben. In einem schnell und mit aller Vorsicht gemachten Präparat halten sich die Coccidien 2—3 Stunden und selbst länger frisch und entwickeln sich die einzelnen Stadien in normaler Weise weiter, so dass man kleine Abschnitte der Entwicklung immer direct beobachten kann. Eine gute Controle bieten die frei beweglichen Sporozoiten; sobald deren Bewegungen träger werden, muss man die Beobachtung einstellen und ein frisches Präparat anfertigen. Am Schluss der Beobachtung wurde stets das Deckglas schnell abgehoben, mit dem daran kleben bleibenden Darminhalt fixirt und gefärbt, um an dem gefärbten Präparat eine zweite Controle dafür zu haben, dass wirklich noch keine Structurveränderungen an den Coccidien vor sich gegangen waren.

Die schönsten Dauerpräparate erhält man in der einfachen Weise, dass der Darminhalt eines *Lithobius* in einer dünnen Schicht auf einem Deckglas ausgestrichen wird, worauf man das letztere mit der bestrichenen Seite auf die in einem Uhrschälchen befindliche Fixirungsflüssigkeit fallen lässt. Der Darminhalt ist so reich an coagulirenden Substanzen, dass sämmtliche Inhaltskörper, die Epithelzellen, Coccidien und sonstigen Gebilde in der schönsten Weise aufgeklebt werden und man mit dem Deckglas alle Manipulationen des Härtens und Färbens durchmachen kann, ohne auch nur ein Partikelchen von demselben zu verlieren. Nur muss man darauf achten, dass das Deckglas horizontal auf die Fixirungsflüssigkeit auffällt. Zweckmässig ist es auch, um eine schnelle Coagulirung der Flüssigkeit herbeizuführen, heisse Fixirungsflüssigkeiten anzuwenden.

Ausser diesen Präparaten wurden auch zahlreiche Schnittserien durch ganze Darmcanäle der Lithobien angefertigt, um den Sitz der Coccidien festzustellen und ihre feinste Organisation zu studiren. Für sehr dünne Schnitte durch die Coccidien empfiehlt es sich, einzelne Tröpfchen des Darminhalts in die Fixirungsflüssigkeit fallen zu lassen; sie coaguliren sofort zu einer kleinen weissen Kugel, die sehr bequem eingebettet und in feinste Schnitte zerlegt werden kann.

Zur Fixirung wurden die verschiedensten Flüssigkeiten probirt, am besten wirkte die von mir schon öfter empfohlene Mischung von 2 Theilen wässriger concentrirter Sublimatlösung und 1 Theil absoluten Alkohols, hierbei tritt weder Schrumpfung noch Quellung ein; wird der Mischung noch eine Spur Eisessig hinzugefügt, so erleichtert man dadurch die Färbung des Kerns, indessen darf es ja nicht zu viel sein, da sonst sofort Quellung eintrittt. Die Mischung wird, wie oben erwähnt, heiss angewandt und zwar so warm, dass man es gerade noch mit der Hand aushalten kann. Bei Sublimatfixirung wurde mit iodhaltigem Alkohol ausgewaschen. Ebenso warm wie die Sublimatmischung wurde auch Chrom-Osmium-Essigsäure (nach Flemming) und Platinchlorid-Osmium-Essigsäure (nach Herrmann) angewandt. Letztere wirkt besser. Beide Fixirungen waren besonders geeignet, den Binnenkörper des Kerns deutlich hervortreten zu lassen. Die verschiedenen Pikrinsäuremischungen haben sich für die Coccidien nicht besonders bewährt. Osmiumdämpfe waren für manche Zwecke (z. B. für die Geisseln der Mikrogameten und die myophanartigen Längsstreifen der Sporozoiten) sehr geeignet.

Von Farbstoffen wurde eine grosse Anzahl versucht, aber nur mit wenigen gute Resultate erzielt. Nach Sublimatbehandlung war die weitaus beste Färbung die Tinction mit gewöhnlichem Grenacherschem Hämatoxylin und zwar mit sehr stark verdünnten Lösungen (1 ccm Farbstofflösung auf 200 ccm Wasser), die ich sehr lange (24—48 Stunden) einwirken liess. Meist waren die Kerne so prachtvoll distinct gefärbt, dass eine Differenzirung mit salzsaurem Alkohol nicht nothwendig war. Um die Färbung haltbarer zu machen, wurde mit schwach ammoniakalischem Alkohol ausgewaschen. In 48 Stunden waren selbst die hartnäckigsten Dauercysten schön durchgefärbt. Für schwer färbbare Kernstadien wurde auch mit gutem Erfolg bisweilen das saure Delafield'sche Hämatoxylin nach Bütschli's Angabe (92, p. 30) angewendet, ebenso Mayer's Hämalaun. Weniger gut wirkte Ehrlich's Hämatoxylin. Die gebräuchlichsten Kernfarbstoffe, Boraxkarmin und Alaunkarmin nach Grenacher, waren für manche Stadien brauchbar, bei Cysten versagten sie aber ganz, weil sie zu schlecht eindringen.

Nach Anwendung der Osmiumgemische färbt Pikrokarmin sehr deutlich die Binnenkörper (Karyosomes Labbé's) der Kerne, schlechter das Chromatin. Die sonst für Total- wie Schnittfärbung vieler Protozoen hervorragende Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain ist für die Kernfärbung bei dem vorliegenden Object deswegen wenig ge-

eignet, weil manche Granulationen (Reservestoffe im Protoplasma) den Farbstoff fester halten als die Kernsubstanzen; aus diesem Grunde leistet sie aber für das Studium der erstern gute Dienste. Dasselbe gilt von manchen Theerfarbstoffen, z. B. Thionin, welches bei andern Protozoen reine Kernfärbung ergiebt, färbt hier nur das Plasma und seine Inhaltsgebilde. Säurefuchsin hingegen giebt gute Kernfärbungen.

Für specielle Zwecke wurden auch verschiedene Doppelfärbungen angewandt, so die RHUMBLER'sche Methylgrün-Eosin-Mischung, das BIONDI-HEIDENHAIN'sche und FLEMMING'sche Dreifarbengemisch, worüber an den betreffenden Stellen das Nöthige erwähnt werden soll.

Als Einschlussmittel wurde ausser Canadabalsam und Dammarharz Glycerin und für das Studium der Geisseln auch mit Vortheil essigsaures Kali benutzt.

Unentbehrlich für das Auffinden der kleinen Objecte im Präparat ist ein verschiebbarer Objecttisch mit Nonius. Zum Studium des feinern Baues wurde meist künstliches Licht (AUER-Licht, und für die stärksten Vergrösserungen Zirkonlicht) benutzt.

Kurze Uebersicht des Zeugungskreises von *Coccidium schubergi.*

(Hierzu das Schema auf Tafel 13.)

Bevor ich die specielle Schilderung der einzelnen Entwicklungsstadien von *Coccidium schubergi* gebe, will ich zum leichtern Verständniss des Nachfolgenden die auf den Entwicklungscyclus bezüglichen Resultate kurz zusammengefasst vorausschicken, besonders auch, weil es mir zweckmässig erscheint, die Nomenclatur der einzelnen Stadien vorher festzustellen und zu erläutern.

Das jüngste Stadium unseres Parasiten, welches frei beweglich ist und die Fähigkeit besitzt, durch Eindringen in das Darmepithel die Infection zu vermitteln, ist ein sichelförmiger Keim. Derselbe wächst, nachdem er in eine Darmepithelzelle sich eingenistet hat, zu einer kugligen Zelle, dem ausgebildeten *Coccidium*, heran, und zwar geschieht dies auf Kosten der Wirthszelle, die hierbei zu Grunde geht. Am Ende ihres vegetativen Lebens zerfällt die erwachsene Coccidie, nachdem sich ihr Kern durch wiederholte Zweitheilung vermehrt hat, in eine verschieden grosse Anzahl von Theilstücken, die eine ähnliche Gestalt annehmen wie die ursprünglichen Sichelkeime, aus denen die Coccidie hervorgegangen ist, in ihrem feinern Bau aber doch bestimmte Unterschiede aufweisen. Diese Fortpflanzungskörper dringen in andere

Epithelzellen ein und können eine ähnliche Entwicklung durchmachen wie ihre Mutterzellen; sie dienen zur Ausbreitung der Parasiten über den ganzen Darmcanal des Wirthsthieres. Ich will diese Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, bei der die Zelle durch einfache Spaltung in zahlreiche Theilstücke zerfällt, in Uebereinstimmung mit der bei den Rhizopoden (*Trichosphaerium*, 99) von mir eingeführten Nomenclatur, als Schizogonie bezeichnen. Die bisher üblichen Bezeichnungen, wie directe oder freie Vermehrung, cycle asporulé, endogene Sporulation, sind zweideutig oder nicht sehr bezeichnend. Die bei der Schizogonie entstehenden frei beweglichen Theilstücke nenne ich nach dem Vorgange Simond's Merozoiten, ihre Mutterzellen Schizonten.

Ausser dieser ungeschlechtlichen Vermehrung, die zur Ausbreitung der Parasiten im Wirthsthier dient (Autoinfection), findet sich noch eine andere Art der Fortpflanzung, nämlich die Bildung von Dauersporen, welche die Neuinfection anderer Wirthsindividuen vermittelt. Dieselbe wird bedingt durch einen Geschlechtsact und kann deshalb als geschlechtliche Fortpflanzung der ungeschlechtlichen Schizogonie gegenüber gestellt werden. Ich will sie als Sporogonie bezeichnen.

Die Merozoiten können sich nämlich in dreifacher Weise entwickeln; entweder wachsen sie schnell heran, ohne bedeutende Quantitäten von Reservenahrung in sich aufzuspeichern, und werden dann zu Schizonten, oder sie entwickeln sich langsamer, speichern aber dabei reichlich dotterartige Reservestoffe auf und bilden sich durch einen Reifungsprocess unter Ausstossung von Kernsubstanz zu weiblichen Geschlechtszellen aus. Ein dritter Theil der Merozoiten endlich wächst ebenfalls langsam heran, aber ohne Reservestoffe zu bilden; statt dessen nimmt ihr Protoplasma ein dichteres Gefüge an, so dass sie von den Schizonten auch zu unterscheiden sind. Nachdem diese Zellen volle Grösse erreicht haben, theilt sich der Kern auf multiple Weise, also anders als bei der Schizogonie, in viele Theilstücke, die an die Oberfläche der Zelle rücken und sich hier mit einer geringen Menge von Protoplasma als kleine, sichelartige Körperchen abschnüren, indem sie den grössten Theil der Zelle als Restkörper zurücklassen. Diese Körper entwickeln 2 Geisseln und besitzen eine grosse Beweglichkeit; es sind die männlichen Geschlechtszellen, welche im Stande sind, die weiblichen aufzusuchen und zu befruchten. Bei ihrer Bildung geht ebenso wie bei den weiblichen Zellen ein Theil der Kernsubstanz zu Grunde. Wegen der bedeutenden Grössendifferenz der weiblichen und männlichen Geschlechtszellen haben Siedlecki und ich

dieselben als Makro- und Mikrogameten unterschieden. Die Mutterzellen der letztern können als Mikrogametocyten bezeichnet werden. Die Befruchtung erfolgt in ähnlicher Weise wie bei den Eiern der Metazoen, der Makrogamet bildet einen Empfängnisshügel, in dessen Kuppe der Mikrogamet mit seiner Spitze eindringt, worauf sich der Vorsprung zurückzieht und eine der Mikropyle vergleichbare trichterartige Einsenkung gebildet wird, durch welche der Mikrogamet vollständig in das Innere des Makrogameten eindringt. Schon während dieser Vorgänge wird auf der Oberfläche des Makrogameten eine dicke Membran abgeschieden, welche es verhindert, dass mehr als ein einziger Mikrogamet in denselben eindringt. Innerhalb dieser dicken Cystenhülle verschmelzen nun die beiden Kerne der Gameten mit einander, welcher Process bedeutende Zeit in Anspruch nimmt. Häufig wird schon in diesem Zustande die Cyste, die man als Oocyste bezeichnen kann, mit dem Koth aus dem Darm des Wirths entleert, in andern Fällen geschieht dies erst, nachdem der Cysteninhalt sich weiter entwickelt hat. Der Makrogamet hat, wie erwähnt, erst durch die Befruchtung die Fähigkeit der Sporogonie erlangt, und man kann die Copula daher auch Sporont nennen. Der aus der Verschmelzung des Makro- und Mikrogametenkerns entstandene Sporontenkern theilt sich in zwei Tochterkerne, deren jeder wieder auf dieselbe Weise in zwei getheilt wird. Erst nachdem die 4 Kerne sich regelmässig in dem Protoplasma vertheilt haben, zerfällt auch der Oocysteninhalt in vier gleiche Theilstücke, deren Centrum von je einem Kern eingenommen wird. Diese 4 Zellen, die man als Sporoblasten bezeichnen kann, entwickeln sich unter Abscheidung einer dicken, undurchlässigen Hülle auf ihrer Oberfläche zu den secundären Cysten oder Sporocysten, welche in dem entleerten Koth des Wirthsthiers eintrocknen können und überhaupt gegen äussere Einflüsse sehr widerstandsfähig sind. Der Kern jeder Sporocyste theilt sich in ähnlicher Weise wie der Sporontenkern in zwei, worauf auch das Plasma — unter Zurücklassung eines grossen Restkörpers — in zwei sichelförmige Keime zerfällt, welche wir im Gegensatz zu den Merozoiten, von denen sie durch ihren abweichenden Bau leicht zu unterscheiden sind, Sporozoiten nennen wollen. Wenn eine solche reife Oocyste mit ihren 4 Sporocysten und 8 Sporozoiten in den Darmcanal eines *Lithobius* gelangt, so platzen unter dem Einfluss des Darmsaftes die Hüllen der Sporocysten aus einander, die Sporozoiten kriechen durch ein kreisrundes Loch, welches sich in der Oocystenhülle bildet, heraus, bohren sich in die Darmepithelzellen ein, wachsen zu Schizonten heran und ver-

breiten sich durch Schizogonie im ganzen Darmepithel. Hiermit ist der Zeugungskreis des Coccidiums geschlossen. Derselbe documentirt sich durch den Wechsel von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung als echter Generationswechsel.

Die künstliche Reininfection der Lithobien mit *Coccidium schubergi.*

Da im Darmcanal des *Lithobius* drei Coccidienarten leben und von jeder derselben eine Menge von verschiedenen Entwicklungsstadien gleichzeitig vorhanden sein kann, findet man häufig bei der Untersuchung des Darminhalts ein solches Chaos von Formen, dass es auf den ersten Blick unmöglich erscheint, sich hindurch zu finden und die Zugehörigkeit der vorliegenden Stadien zu einer der drei Species festzustellen. Bei anhaltendem Studium ist dies aber doch möglich, weil sich kleine Unterschiede bei allen Stadien auffinden lassen. Um jedoch sicher zu gehen und die durch Combination gewonnenen Resultate zu prüfen, war es nothwendig, Reininfectionen mit nur einer Coccidienart im *Lithobius*-Darm künstlich zu bewerkstelligen, und es haben diese Versuche, die nach manchen vergeblichen Mühen, unter grossem Zeitaufwand endlich gelangen, mir doch gezeigt, dass manche durch Combination und durch Vergleich mit den andern Coccidien gewonnenen Schlüsse irrthümlich waren. Besonders bezieht sich dies auf die verschiedenen Kerntheilungsmodi, welche in dem Entwicklungscyclus der Coccidien vorkommen. Hier scheint die grösste Mannigfaltigkeit und Variabilität vorzuliegen, und man darf nicht von einer Form auf die andere schliessen.

Bei der Auswahl des Materials für die künstlichen Infectionen war ich sehr vom Glück begünstigt. Wie schon früher erwähnt, waren die im hiesigen Institutsgarten lebenden Lithobien alle inficirt, meist mit allen drei Coccidienarten; hingegen fanden sich unter den im Grunewald bei Berlin an einer bestimmten Stelle gefangenen Lithobien fast keine inficirten Individuen. Die letztern benutzte ich zu meinen Zuchtversuchen. Ich verfuhr folgendermaassen: Zunächst sammelte ich Faeces von inficirten Lithobien aus dem Institutsgarten in der im Capitel über die Untersuchungsmethoden geschilderten Weise. Die Infection ist oft so stark, dass die Faeces fast nur aus Coccidiencysten bestehen, und es kommt, obwohl nicht häufig, vor, dass sich in einem Kothballen nur Cysten einer einzigen Coccidienart finden. Ich fand z. B. einen *Lithobius*, der immer nur Cysten von *Coccidium schubergi*

entleerte, also offenbar nur mit dieser einen Art inficirt war; er lieferte mir reiches Material für die Infectionsversuche mit dieser Species. Um genau untersuchen zu können, wurden die feucht gehaltenen Kothmassen, die ja, wie früher erwähnt, auf die Deckgläser abgelegt waren, mit einem andern Deckglas bedeckt und breit gequetscht (natürlich nicht so stark, dass die Cysten dabei zerdrückt wurden). Nachdem so eine übersehbare und durchsehbare Kothschicht gewonnen war, wurden sie mit Hülfe des verschiebbaren Objecttisches mit Nonius durchmustert. Die Kothballen, welche nur Cysten einer Art enthielten, wurden für die Infectionsversuche aufgehoben. Anfangs habe ich dies sehr vorsichtig in der feuchten Kammer gemacht, mich aber bald überzeugt, dass man den Koth ruhig eintrocknen lassen kann und dass die Cysten darunter nicht leiden. Nachdem ich diese Erfahrung gemacht, wurde einfach das obere Deckglas vorsichtig abgehoben; die Faeces trockneten allmählich auf dem untern Deckglas fest, und derartige Deckgläser wurden dann auf einander in ein Kästchen gelegt und für die spätere Verwendung aufgehoben. Für die Infectionsversuche wurde mit einer feinen Lancettnadel ein Stückchen von dem die Cysten enthaltenden Koth vom Deckglas abgesprengt und auf ein Tröpfchen des flüssigen Mehlwurminhalts gebracht, oder es wurden bei frischem Koth nach einer Verdünnung mit Wasser einige Cysten unter dem Mikroskop mit einer Capillare herausgefischt und auf das Mehlwurmfleisch gebracht; dieses wurde mit einer Nadel dem Versuchsthier so lange vor die Mundöffnung gehalten, bis dasselbe es ganz verzehrt hatte. Die kugligen Cysten von *Coccidium schubergi* waren am günstigsten für die Infection, weil sie sich meistens in grossen Mengen im Koth zusammengeballt fanden, wenn sie überhaupt vorkamen, was nicht häufig der Fall war. — Schwieriger als die Beschaffung dieses Infectionsmaterials war es, sich bei den zu inficirenden Lithobien zu überzeugen, dass sie noch keine Coccidien im Darm enthielten. Auch hier konnte nur die genaue Kothcontrole Sicherheit gewähren, wenn auch die Grunewald-Lithobien, der Erfahrung nach, nur selten inficirt waren. Ich machte zunächst mit einem *Lithobius*, in dessen Faeces ich keine Cysten fand, eine Probeinfection. Nach der Verfütterung der Cysten wurde täglich der abgelegte Koth des nur mit Mehlwurmfleisch gefütterten Thieres untersucht. Aber erst am 7. Tage traten die kugligen Cysten von *Coccidium schubergi* auf. Ich hatte also zwei wichtige Resultate, erstens, dass das Versuchsthier nicht vorher inficirt gewesen war, und zweitens, dass der Entwicklungscyclus von *Coccidium schubergi* bis zu seinem Abschluss eine Woche dauert.

Hieraus ergab sich der Operationsplan für die fernern Infectionen. Eine Anzahl Lithobien wurde in Einzelhaft (nur mit Mehlwürmern gefüttert) 7 Tage gehalten und nach dieser Zeit alle abgelegten Faeces auf das Vorkommen von Cysten untersucht. Fanden sich keine, so hatte ich die Gewissheit, dass die betreffenden Lithobien nicht inficirt waren, und ich konnte sie für die Versuche verwenden. — Im Ganzen sind mir im Laufe der letzten 2 Jahre 12 derartige künstliche Reininfectionen gelungen, hiervon 11 mit *Coccidium schubergi*, 1 mit *Coccidium lacazei*, 13 misslangen aus mir unbekannten Gründen.

Nachdem festgestellt war, dass der ganze Zeugungskreis bei *Coccidium schubergi* in 7 Tagen (in einem zweiten Falle waren es 8 Tage) verläuft, galt es nun zu ermitteln, in welcher Zeit die einzelnen Entwicklungsstadien desselben durchlaufen werden. Um dies zu untersuchen, wurden die Lithobien in verschiedenen Zeitabständen nach erfolgter Infection getödtet und ihr Darminhalt genau untersucht. Es ergaben sich in den 11 Fällen folgende Resultate:

1) Tödtung 1 Stunde nach der Infection (zahlreiche Cysten verfüttert). Sporozoiten zum Theil schon ausgekrochen, bei andern Cysten konnte das Auskriechen im Präparat erst nach einer weitern Stunde beobachtet werden; die Sporozoiten dringen sofort in die benachbarten Epithelzellen ein.

2) Tödtung 24 Stunden nach der Infection. Wenige freie Merozoiten, in den Epithelzellen halb erwachsene Coccidien und einige erwachsene Schizonten, zum Theil in Kerntheilung.

3) Tödtung nach 2 Tagen. Viele Stadien der Schizogonie, freie Merozoiten, Eindringen in die Epithelzellen beobachtet.

4)	Tödtung	nach	3	Tagen,	dasselbe	wie	3)	nur Steigerung der Zahl der Parasiten
5)	„	„	3	„	„	„	„	
6)	„	„	4	„	„	„	„	
7)	„	„	5	„	„	„	„	
8)	„	„	5	„	Die ersten jungen Makrogameten und Mikrogametoblasten treten neben den zahlreichen Stadien der Schizogonie auf.			

9) Tödtung nach 6 Tagen. Zahlreiche geschlechtliche und ungeschlechtliche Individuen, Makrogameten, meist noch nicht ganz ausgebildet, einzelne aber schon in Reifung begriffen, Mikrogametoblasten meist in Kerntheilung, einzelne Mikrogameten schon frei, ganz vereinzelte Befruchtungsstadien.

10) Tödtung nach 7 Tagen. Wenige Stadien der Schizogonie, viele reife und auch befruchtete Makrogameten, Befruchtung

im Präparat zu beobachten, einzelne Oocysten schon fertig; wenige Mikrogametoblasten noch in Kerntheilung, die meisten Mikrogameten schon frei.

11) Tödtung nach 20 Tagen. Bei diesem Individuum wurden vom 7. Tage ab Cysten abgelegt, die alle Tage sorgfältig mit den Deckgläsern entfernt wurden, nach 15 Tagen fanden sich keine Cysten mehr im Koth, und nach der Tödtung wurden auch keine Coccidien im Darminhalt gefunden, die Krankheit war also von selbst geheilt.

Bei der nur einmal ausgeführten Infection mit *Coccidium lacazei* wurde bis zur Ablage der Cysten gewartet, die bereits nach 5 Tagen erfolgte. Nach der Tödtung fanden sich alle möglichen Stadien der geschlechtlichen Fortpflanzung, aber nur wenige der Schizogonie, ähnlich wie bei No. 10 des *Coccidium schubergi.*

Im Verlauf der nachfolgenden speciellen Darstellung des ganzen Zeugungskreises und des feinern Baues von *Coccidium schubergi* werde ich noch öfter auf die Ergebnisse der hier nur kurz geschilderten künstlichen Infection zurückkommen, weil nur sie es ermöglichten, die Unterschiede der drei Coccidienarten festzustellen und die einzelnen Entwicklungsstadien richtig zu combiniren.

Specielle Schilderung des Zeugungskreises von *Coccidium schubergi* (Vergleich desselben mit andern Coccidien).

1. Die Sporozoiten.

Wie in der Uebersicht des Entwicklungscyclus erwähnt wurde, muss man die aus den Oocysten auskriechenden Sichelkeime, welche die Infection vermitteln, von den auf ungeschlechtliche Weise, durch Schizogonie, im Darmcanal des neuen Wirths entstehenden unterscheiden; die erstern sind die Sporozoiten, während ich die letztern Merozoiten (nach Simond) nenne. Das Auskriechen der Sporozoiten aus den Oocysten ist leicht zu beobachten und wird später in dem Capitel über die Bildung der Sporocysten genauer beschrieben werden.

Die Gestalt der Sporozoiten ist gewöhnlich schwach sichelförmig, weshalb man sie ja auch als „sichelförmige Keime“ bezeichnet hat, doch kann dieselbe, wie wir sehen werden, recht wechseln. Ihre Länge schwankt zwischen 15—20 μ, bei einem mittlern Querdurchmesser von 4—6 μ. Sie sind gegenüber den viel plumpern Merozoiten schlank zu nennen (vergl. Fig. 1 u. 15). Bei schwacher Vergrösserung erscheinen sie fast hyalin, bei stärkerer gleichmässig feinkörnig, bei stärkster löst sich diese Granulirung in das Bild eines feinen Netz-

werks auf, das ich für den optischen Ausdruck eines Alveolensystems halte. Die Alveolen sind sehr klein ($^1/_2$—1 μ) und von recht gleichmässiger Grösse. Sie sind schon am lebenden Object zu erkennen, besonders deutlich treten sie aber an gefärbten Präparaten hervor (Fig. 2). Eine Unterscheidung von Ekto- und Entoplasma ist nicht möglich. Auch fehlt eine besonders differenzirte Hautschicht oder Pellicula. Auffallende körnige Gebilde finden sich nicht im Weichkörper, nur die gewöhnlichen kleinen Mikrosomen, die in jedem Protoplasma zu finden sind, liegen auch hier in den Alveolenwänden und in den Ecken zwischen denselben.

Das Vorderende des Sporozoiten läuft in eine scharfe Spitze aus; dieselbe ist etwas stärker lichtbrechend als der übrige Körper, welcher nur geringes Lichtbrechungsvermögen besitzt, und scheint aus consistenterm Plasma gebildet zu sein. Bisweilen setzt sich diese kleine Spitze rechts scharf ab (Fig. 1c), so dass man sie als „Rostrum" bezeichnen könnte. Das Hinterende läuft, obwohl sich allmählich verjüngend, nicht so spitz zu, sondern ist leicht abgerundet.

Der Zellkern liegt in der Mitte oder häufig etwas vor der Mitte an der breitesten Stelle des Körpers. Er besitzt kuglige Gestalt und ist im Leben als heller Fleck zu erkennen, in dem man bei starker Vergrösserung einige stärker lichtbrechende Körnchen bemerkt, auch Verbindungsfäden sind zwischen ihnen bisweilen deutlich wahrzunehmen. An gefärbten Präparaten kann man feststellen, dass die stärker lichtbrechenden Körnchen aus chromatischer Substanz bestehen und dass dieselben durch farblos bleibende Lininfäden (oder wohl richtiger Alveolenwände) zu einem Kerngerüst verbunden sind (Fig. 2 u. 24). Ein grösserer, sich anders färbender Binnenkörper ist nicht wahrzunehmen, auch nicht bei Anwendung von Osmiumsäure, die sonst das Karyosom sehr deutlich hervortreten lässt. Eine besondere Kernmembran ist als doppelt conturirte Schicht nicht sicher nachzuweisen, doch ist die Begrenzung des Kerns glatt und scharf. Die kleinen Chromatinkörper besitzen alle ungefähr die gleiche Grösse (Fig. 24). — Die Sporozoiten von *Coccidium lacazei* sind fast doppelt so gross und daher leicht zu unterscheiden; ihr Bau zeigt keine Abweichungen. Bei *Adelea* zeigen die Sporozoiten mehr gedrungene Gestalt, sie sind eher bohnen- als sichelförmig zu nennen (cf. Siedlecki, 99, tab. 3, fig. 40), ihre Grösse ist ähnlich wie bei *Coccidium lacazei*.

2. Die Bewegungen der Sporozoiten und das Eindringen in die Epithelzellen.

Man kann bei den freien Sporozoiten zwei Arten von Bewegungen unterscheiden, nämlich Gestaltveränderungen und Vorwärtsbewegungen. Die erstern kennt man schon lange, die letztern sind meines Wissens vor SIEDLECKI und mir nicht beschrieben worden; in unserer vorläufigen Mittheilung (97) haben wir die Art dieser Bewegung schon kurz erläutert.

Ich bespreche zunächst die Gestaltveränderungen. Man kann zwei Arten derselben unterscheiden: 1) Krümmungen, 2) Contractionen.

Die Krümmungen sind schon lange bekannt, bereits EIMER (70) hat dieselben gut beschrieben. Er sagt (p. 6) von den Sichelkeimen der Mäusecoccidien: „Die Bewegungen bestanden in einem offenbar willkürlichen sich Beugen und Strecken des Körpers in der Art, dass die Beugung stets nach derselben Richtung, nämlich nach der concaven Seite des Viertelmondes hinging. Manchmal beugten sich seine beiden spitzen Enden gleichzeitig nach dieser Richtung hin, die Concavität vermehrend, so dass eine mehr C-förmige Figur entstand. Oefter bog nur das eine Ende des Körpers ein, und es konnte auf diese Weise z. B. die Form einer 9 annähernd gebildet werden.“ Diese Beschreibung EIMER's gilt im Wesentlichen auch für die Sporozoiten unserer Form. Die Figg. 1b, 1e, 1g zeigen verschiedene Stadien der Krümmung, die in 1b ihren Höhepunkt erreicht. Bei den schlanken Sporozoiten krümmen sich gewöhnlich beide Enden gegen einander, während bei den plumpen Merozoiten meist nur das Hinterende umgebogen wird (vergl. Fig. 1b und 15b u. c). In Uebereinstimmung mit SCHUBERG (95) habe ich auch beobachtet, dass häufig die Krümmung nicht genau in einer Ebene erfolgt, sondern dass sich das eine Ende des Sporozoiten etwas aus derselben heraus krümmt.

Die Biegungen wechseln regelmässig mit Streckungen ab, von denen EIMER angiebt, dass sie mit grösster Unregelmässigkeit bald rasch, bald in längern Zwischenräumen auf einander folgten. Bei unserer Form ist dieses Verhalten nicht zu beobachten, vielmehr verlaufen die Vorgänge hier bei lebensfrischen Sichelkeimen mit grosser Regelmässigkeit; ich habe daher die Vermuthung, dass EIMER nicht mehr ganz lebenskräftige Stadien vor sich gehabt hat. Das Zusammenkrümmen erfolgt stets sehr langsam und gleichmässig; wenn der höchste Grad der Krümmung erreicht ist, tritt eine kleine Ruhepause von einigen Secunden ein, dann beginnt sofort die Streckung;

zunächst entfernen sich die Spitzen langsam von einander, plötzlich bekommt aber der Organismus einen Ruck, und die Enden schnellen lebhaft aus einander. Es macht den Eindruck, als ob momentan ein Hemmniss, welches der Streckung entgegenwirkte, überwunden wäre. Diese ruckartige Streckung ist, wie wir sehen werden, ein wichtiges Hülfsmittel beim Eindringen in die Epithelzellen des Darms.

Die Angaben der Autoren vom Amöboidwerden der Sichelkeime (Eimer, R. Pfeiffer) sind wohl auf Absterbungserscheinungen zurückzuführen; kurz vor dem Tode kommt es vor, dass die Keime sich ganz zu einer Kugel zusammenrollen, die dann vor ihrer Auflösung zuweilen sehr langsame amöboide Contourveränderungen zeigt. Bei frischem Material kann man derartiges niemals beobachten, wie ich in Uebereinstimmung mit Schuberg (95) betonen muss.

Die zweite Art der Gestaltveränderungen bei den Sichelkeimen besteht in ringförmigen Einziehungen. Die Einschnürung beginnt gewöhnlich dicht hinter der hyalinen Spitze des Vorderendes und verläuft dann langsam als stetig fortschreitende Contractionswelle nach hinten über den ganzen Körper. Fig. 1d zeigt einen derartig eingeschnürten Keim. Auch diese Art der Bewegung unterstützt das Eindringen in die Epithelzellen (cf. Fig. 1c, 1k). A. Schneider (92b) hat eine ähnliche „Metabolie“ der Sporozoiten schon bei *Eimeria* (*Baroussia*) *nepae* beobachtet. Ringförmig den Körper umgebende contractile Elemente, wie sie bei den Gregarinen bekannt sind, lassen sich bei den Sporozoiten auch mit stärkster Vergrösserung sowie nach Behandlung mit Goldchlorid nicht wahrnehmen. Ob sie aber ganz fehlen und vielleicht einer dünnen contractilen Ektoplasmaschicht die Verantwortung für die Contractionen zuzuschreiben ist, lässt sich bei der Kleinheit der Sporozoiten nicht entscheiden. Bei den Krümmungen der Keime sowie bei ihrer Vorwärtsbewegung, auf die ich gleich eingehen werde, macht sich auf der Oberfläche derselben eine feine Längsstreifung bemerkbar (Fig. 1e, 15a—c). Dieselbe ist besonders am Hinterende deutlich, während nach vorn zu die feinen Linien allmählich undeutlich werden und verstreichen. Im Moment der Krümmung ist der Verlauf der Linien deutlich spiralig (Fig. 1e). Auch bei den Sporozoiten von *Adelea* haben Siedlecki und ich diese Längsstreifung beobachtet. Im Ruhezustand und auf Präparaten vermochten wir dieselbe nicht zu erkennen. Bei Anwendung von Goldchlorid schien mir zuweilen eine Andeutung derselben erkennbar zu sein, doch war das Bild so undeutlich, dass ich von dem Vorhandensein differenzirter Myocytfibrillen, wie man sie z. B. bei *Drepanidium* nachweisen

kann, nicht überzeugt bin. SIEDLECKI (99) meint: „Nous pensons qu'elle est due (la striation) à un arrangement particulier des granules protoplasmiques qui ne se produit qu'au moment des mouvements et qui en est peutêtre une conséquence.“ Ich habe eine ähnliche Vorstellung und führe die Längsstreifung auf eine Anordnung der oberflächlichen Plasmaalveolen in Längsreihen zurück[1]). Die Körnchen an den Ecken zwischen den an einander stossenden Alveolen sind dann natürlich auch in Längsreihen angeordnet (Fig. 15c).

Ausser uns hat diese Streifung der Sporozoiten auch LÉGER (98a) bei *Echinospora* beobachtet, aber merkwürdiger Weise sie gerade am deutlichsten am Vorderende gesehen. Er sagt: „Les zoospores présentent cette particularité intéressante, de montrer vers le pôle antérieur de petites lignes sombres à peu près parallèles, souvent spiralées, qui vont en s'atténuant jusque vers le milieu de l'être.“ Auch LÉGER ist über die Bedeutung dieser Streifung zu keinem Resultat gekommen, er neigt der Ansicht zu, sie als „myonèmes rudimentaires“ zu betrachten.

Ich wende mich nun zur Vorwärtsbewegung der Sichelkeime; dieselbe ist leicht zu beobachten, und es ist wunderbar, dass sie vor SIEDLECKI und mir unbemerkt geblieben ist. Sie wechselt mit den Krümmungsbewegungen ab. Nachdem der Keim 3—4 mal sich gekrümmt und gestreckt hat, setzt er sich in Bewegung und zwar stets mit der Spitze voran, meist in gerader Richtung langsam und stetig, ohne zu wackeln und zu rucken. Nachdem er eine Strecke, die ungefähr 5—7 mal seine eigene Länge übertrifft, zurückgelegt, ruht er wieder und füllt diese Pause mit Knickbewegungen aus, nach 3—4 derselben setzt er die Vorwärtsbewegung wieder fort. So lange er lebenskräftig ist, wechselt dieses Spiel fortwährend ab. Das gleichmässige Vorwärtsschieben der Keime zeigt die grösste Aehnlichkeit mit der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen, und es war nicht schwierig, auch hier dieselben Ursachen für sie nachzuweisen, welche SCHEWIAKOFF (94) bei den Gregarinen entdeckt hat. Beobachtet man einen Sichelkeim, nachdem er soeben nach mehrmaligen Knickbewegungen sich gestreckt hat, mit starker Vergrösserung, so bemerkt man plötzlich, wie kleine Körnchen, welche man im Darminhalt ja stets in der Umgebung des Keims findet, längs seiner Oberfläche von vorn nach hinten wandern; sobald sie am hintern Ende angelangt sind, beginnt die Vorwärtsbewegung des Sporozoiten, während die

1) Vergl. die längsstreifig alveoläre Structur der Muskelfibrillen nach BÜTSCHLI (92).

Körnchen auf der Oberfläche in entgegengesetzter Richtung abströmen (vergl. Fig. 1c u. 15a, wo der Pfeil links die Bewegungsrichtung des Sporozoiten, der rechts die der Körnchen andeutet). Blendet man stark ab, so bemerkt man ohne weiteres, dass die rückwärts strömenden Körnchen einer dünnen hyalinen Schicht aufgelagert sind, welche die Oberfläche des Sporozoiten bedeckt. Nur die Spitze ist frei davon, vorn ist diese hyaline Hülle dünn, nach hinten zu wird sie dicker und läuft in einen feinen Faden oder Strang aus, der bei der Vorwärtsbewegung des Keims immer länger wird (Fig. 1c, 1f, 15a). Sehr deutlich kann man sich, ebenso wie bei den Gregarinen nach Schewiakoff, auch hier diese Abscheidung des Gallertfadens machen, wenn man etwas Sepia mit dem Darminhalt, der die Sporozoiten erhält, vermischt; auch gelingt es bisweilen, durch Fixiren mit Osmiumdämpfen die Gallertstiele recht gut zu erhalten. Es wird also bei den Sporozoiten ebenso wie bei den Gregarinen auf der ganzen Oberfläche des Körpers eine Substanz ausgeschieden, die klebrige, gallertige Consistenz besitzt, stark quillt, starr wird und durch ihre Anhäufung am hintern Ende und gleichzeitige Festheftung an der Unterlage oder an festliegenden Fremdkörpern den Keim vorschiebt. Dass diese Anfangs flüssige Substanz schnell ihre Consistenz ändert und fester, ja sogar elastisch wird, geht aus einer Beobachtung hervor, die in Fig. 1f u. 1g skizzirt ist. Der in Fig. 1f gezeichnete Keim lag beim Beginn der Bewegung an dem kleinen Stein *a*; an diesem wurde bei der Bewegung der Gallertstiel befestigt. Während des Vorrückens stiess der Keim an den Stein *b*, und hier klebte die Gallerte wieder fest, so dass also die Steinchen *a* und *b* durch eine Gallertbrücke vereinigt waren. Nachdem der Sporozoit noch eine kleine Strecke über *b* vorgerückt war, kam er zur Ruhe, und nun begann die Knickbewegung. Bei der Krümmung seines Hinterendes zog er den Stein *b* etwas an sich heran (Fig. 1g), und hierbei riss mit plötzlichem Ruck der Faden *a*—*b* bei *b* ab und schnurrte wie ein Gummiband nach *a* zu einem Fadenknäuel zusammen.

Eine feinere Zusammensetzung des Gallertstiels kann man bei der Kleinheit der Sporozoiten nicht wahrnehmen. Doch glaube ich, dass hier die Verhältnisse auch einfacher liegen als bei den Gregarinen, wo man eine Zusammensetzung des Gallertcylinders aus einzelnen Fäden nachweisen kann (cf. Schewiakoff); denn bei den Sporozoiten fehlen ja die complicirten Differenzirungen des Ektoplasmas, die man bei den Gregarinen findet, vollständig. Wir haben keine Pellicula und können überhaupt kein gesondertes Ektoplasma unterscheiden. Ob die

oben erwähnte Streifung des Plasmas etwas mit der Gallertabscheidung zu thun hat, vermag ich nicht zu sagen. Man findet dieselbe, wie erwähnt, auch bei den Knickbewegungen deutlich ausgeprägt.

Der Wechsel von Bewegung und Ruhepausen findet sich auch bei den Gregarinen, doch viel weniger regelmässig als bei den Sporozoiten, und die Gregarinen können sehr lange in der Vorwärtsbewegung bleiben (1—2 Stunden), während die Sichelkeime es nur wenige Secunden vermögen. Die viel kleinern Körper der letztern haben natürlich eine relativ viel grössere Oberfläche und müssen daher auch relativ mehr Gallerte produciren. Sobald die Gallerte verbraucht ist, muss der Körper ruhen und neue fabriciren, und dies muss bei dem kleinen Körper der Sporozoiten oft eintreten; bei dem grossen der Gregarinen kann mehr Vorrath an Gallerte angesammelt werden, und sie verharren daher seltener in Ruhe, dann aber längere Zeit.

Die Bewegungen der Merozoiten erfolgen in derselben Weise wie die der Sporozoiten, und es scheinen auch bei allen drei Coccidienformen des *Lithobius* keine Abweichungen von den hier geschilderten Arten der Bewegung vorzukommen.

Es erübrigt nun noch, das Eindringen der Sichelkeime in die Epithelzellen zu beschreiben. Man kann dasselbe sehr leicht am lebenden Object beobachten und findet auch in Präparaten nicht selten die verschiedenen Stadien des Eindringens wieder. Fig. 1h—1l zeigen vier Phasen der Einbohrung eines Sichelkeims nach dem Leben. Bei dem Eindringen werden alle drei hier geschilderte Bewegungsarten combinirt. Der Keim rückt mit Hülfe seines Gallertstiels an die Epithelzellen heran (Fig. 1h) und drückt die feine hyaline Spitze in das Plasma derselben hinein. Die Oeffnung wird nun mit Hülfe der metabolischen Bewegung erweitert (Fig. 1i); das Plasma strömt nach vorn, und hierbei schwillt die Spitze, die schon in der Epithelzelle liegt, zu einem Knopf an, der immer dicker wird, bis schliesslich der ganze Keim hineingeflossen ist. Die Knickbewegungen des Hinterendes, besonders die plötzliche Streckung, erleichtern das Hineinzwängen, indem die Oeffnung in die Epithelzelle durch diese ruckartige seitliche Bewegung erweitert wird. Der ganze Vorgang dauert nur etwa 5—10 Minuten. Wenn der Keim erst die oberflächliche Schicht der Zelle durchbrochen hat, bewegt er sich im Innern derselben recht lebhaft, und es dauert oft recht lange, bis er sich erst den richtigen Platz erwählt hat und zur Ruhe kommt; meist geschieht dies in der Nähe des Kerns. Oefter habe ich aber auch beobachtet, dass ein Keim erst durch mehrere (4—5) Epithelzellen hindurchwanderte, bis er endlich in

einer zu Ruhe kam. Die Gründe dafür, dass einzelne Epithelzellen bevorzugt, andere verschmäht werden, habe ich nicht ausfindig machen können.

1—2 Stunden nach dem Eindringen in die Epithelzelle behält der Keim noch seine sichelförmige Gestalt bei, dann streckt er sich allmählich, contrahirt sich und nimmt ovale Gestalt an, in vielen Fällen werden aber nur seine beiden spitzen Enden abgerundet, und dann behält er noch lange bohnen- oder nierenartige Form (cf. Fig. 3—5, 17).

3. Das Heranwachsen der Sporozoiten zu Schizonten.

Die in die Epithelzellen eingedrungenen Sporozoiten wachsen nun auf Kosten ihrer Wirthszellen heran. Die Veränderungen, welche die letztern hierbei erleiden, sind schon bei andern Coccidien gut geschildert worden. Sie bestehen hauptsächlich in einer Hypertrophie und darauf folgender fettiger Entartung. Die Epithelzelle sammelt grosse Fettropfen in ihrem Plasma an, die beim weitern Wachsthum des Parasiten wieder verschwinden. Man kann wohl annehmen, dass sie von letzterm resorbirt werden; indessen lässt sich in der Coccidie selbst niemals Fett nachweisen, es muss also vorher umgewandelt werden[1]). Wenn die Coccidie ihre volle Grösse erreicht hat, ist auch die Epithelzelle gewöhnlich aufgebraucht. Ihr Rest, in dem nur noch der Kern deutlich erkennbar ist, umgiebt als dünne Hülle den Parasiten.

Das Wachsthum der Schizonten kann man am lebenden Object nicht continuirlich verfolgen, und man ist auf die Combination der Stadien angewiesen; es ist, nach den künstlichen Infectionsversuchen zu urtheilen, in 24 Stunden vollendet. Hierbei nehmen die Sporozoiten zuerst ovale, dann kuglige Gestalt an (Fig. 2—6). Die Kugelgestalt der ausgebildeten Schizonten ist für unsere Art charakteristisch und unterscheidet sie leicht von *Coccidium lacazei*, deren Schizonten ebenso wie die von *Adelea* stets oval sind.

Bei dem schnellen Heranwachsen der Sporozoiten werden im Innern des Plasmas keine Reservestoffe aufgespeichert, sondern dasselbe bleibt sehr rein und zeigt besonders klar seine feinere Structur. Es ist prachtvoll deutlich alveolär gebaut, und man kann auf der Oberfläche und um den Zellkern die schönsten, regelmässigsten Alveolarsäume beobachten, im Leben fast genau so gut (Fig. 23) wie im Präparat

---

1) Bei Jugendstadien von *Benedenia* sollen sich nach Siedlecki (98c) doch fettartige Tröpfchen im Plasma finden.

(Fig. 6). Durch das schnelle Wachsthum ist es wohl bedingt, dass wenig festere Substanz und viel dünne Flüssigkeit beim Aufbau des Körpers verwendet wird. Das Plasma zeigt ein sehr lockeres Gefüge, die Alveolenräume, die mit ganz heller Flüssigkeit gefüllt sind, besitzen eine bedeutendere Grösse als bei den Sporozoiten ($1^1/_2$—$2^1/_2$ μ), und die Wände der Alveolen sind nur sehr dünn. In Folge dieses Flüssigkeitsreichthums machen die Schizonten einen blasigen Eindruck und ist ihr Lichtbrechungsvermögen sehr gering.

Die Oberfläche der Schizonten wird nicht von einer besonders differenzirten Plasmaschicht gebildet, noch viel weniger aber von einer Hülle bedeckt. Die Zelle ist nackt, wie ich in Uebereinstimmung mit Simond und Siedlecki betonen muss. Es ist daher verkehrt, von ihr als einer „cyste eimerien" zu sprechen, wie es Léger noch in seinen neuesten Arbeiten thut (98a).

Aehnlich wie das Plasma, wächst auch der Kern durch reichliche Flüssigkeitsaufnahme, doch macht sich in demselben noch eine andere wichtige Veränderung bemerkbar, nämlich die Bildung eines grossen soliden Binnenkörpers, den ich nach Labbé und in Uebereinstimmung mit Siedlecki (98c, 99) mit dem besondern Namen „Karyosom" belegen möchte, weil er im Leben der Coccidien eine andere Rolle spielt als die Nucleolen genannten Gebilde der Metazoenzellen.

Fig. 25—29 zeigen einige Stadien des Wachsthums des Zellkerns und der Bildung des Karyosoms. In Fig. 24 ist das Chromatin noch gleichmässig durch den ganzen Kernraum vertheilt. Beim Wachsthum des Kerns rücken nun die meisten grössern Chromatinbrocken nach dem Centrum dichter zusammen, während in den peripheren Linienmaschen nur kleine Brocken verbleiben (Fig. 25). Gleichzeitig tritt im Centrum zwischen den grossen Chromatinkörnern eine diffuse, schwach lichtbrechende und mit Hämatoxylin wenig färbbare Substanz auf, welche die grossen Chromatinbrocken mit einander verbindet (Fig. 25) und immer mehr zusammenklebt (Fig. 26). Diese verbindende Substanz zeigt die Eigenthümlichkeit, dass ihr Lichtbrechungsvermögen durch Osmiumsäure sehr erhöht wird. Bei Doppelfärbung mit Methylgrün-Eosin (nach Rhumbler) wird sie blass grün gefärbt, während das Chromatin blass rosa erscheint. In Biondi-Heidenhain's Dreifarbengemisch nimmt sie einen schmutzig blaugrünen Farbenton an. Bei Eisenhämatoxylin-Behandlung (Heidenhain) erhält sie stahlgraue Farbe (etwa Bleifederton). Ich glaube, dass sie dem Plastin nahe steht, welches R. Hertwig (98) als Bestandtheil des Binnenkörpers im *Actinosphaerium*-Kern genauer untersucht hat. Fig. 27 und 28 zeigen

nun, wie diese Substanz mit den eingelagerten Chromatinbrocken sich zu einem soliden kugligen Körper ausbildet. In Fig. 27 sind noch einzelne Chromatinkörper erkennbar, in Fig. 28 sind sie bereits zu einer homogenen Masse verschmolzen, und das Karyosom ist fertig. Bei seiner Grössenzunahme (Fig. 28 u. 29) treten im Innern kleine, helle Vacuolen in wechselnder Zahl auf, woraus man vielleicht schliessen könnte, dass auch das Karyosom durch Aufnahme von Flüssigkeit (Kernsaft?) wächst.

Das übrige Kerngerüst behält bei seiner weitern Ausdehnung seinen feinmaschigen Charakter bei; ebenso bleiben die sich vermehrenden Chromatinkörnchen winzig klein, so dass bei schwacher Vergrösserung als einziger gefärbter Körper das Karyosom ins Auge springt. Eine distincte Kernmembran ist auch beim ausgewachsenen Kern nicht wahrzunehmen (Fig. 29). Die Kerngrenze wird nur durch eine Verdichtung des Kerngerüstes gebildet.

Um das Karyosom, das nicht immer regulär in der Mitte des Kerns liegt, sondern häufig etwas verschoben wird (Fig. 6), sind die Maschen des Kerngerüsts zu einem Alveolarsaum angeordnet.

Die Bildung des Karyosoms aus zwei Substanzen, dem Plastin und Chromatin, ist bisher bei Coccidien noch nicht verfolgt, doch zeigt bei manchen Formen noch das ausgebildete Karyosom diese Zusammensetzung deutlich, besonders bei *Klossia*, worüber Siedlecki (98) genauere Angaben gemacht hat. Hier bildet das Basichromatin den peripheren Theil, während die plastinähnliche Substanz (Oxychromatin Labbé's) das Centrum des Karyosoms einnimmt. Jeden Falls unterscheidet sich das Karyosom der Coccidien von den echten Nucleolen der Metazoenzellen scharf durch seinen Chromatingehalt. Ueber seine physiologische Bedeutung vermag ich nichts Sicheres auszusagen.

4. Die Schizogonie.

Während bei *Adelea* und bei *Coccidium lacazei* die Kerntheilung, welche die Schizogonie vorbereitet, eine multiple ist — das Karyosom vermehrt sich im Kern, dann löst sich der ganze Kern auf, seine Bestandtheile wandern an die Peripherie und vereinigen sich hier zu den Tochterkernen (cf. Schaudinn u. Siedlecki, 97, und Siedlecki, 99) — findet bei *Coccidium schubergi* die Kernvermehrung in ganz anderer Weise statt. Lange Zeit habe ich dieselbe nicht ermitteln können, ich bemühte mich, alle möglichen Stadien zu combiniren, aber merkte bald meinen Irrthum. Ich erwartete natürlich, nach Analogie mit den beiden andern Coccidien, auch hier Stadien einer multiplen Kernver-

mehrung zu finden und beachtete Anfangs die hier ganz abweichenden Stadien zu wenig oder verlegte sie in eine andere Entwicklungsperiode des Thieres. Erst die Reininfectionen brachten die Lösung des Räthsels; hier hatte ich in den ersten Tagen nur Stadien der Schizogonie und musste mich nun von der meiner bisherigen Auffassung Anfangs wiederstrebenden Thatsache überzeugen, dass bei sonst in vielen Punkten sehr übereinstimmenden Formen, wie es die beiden im *Lithobius* lebenden Angehörigen der Gattung *Coccidium* doch sind, also bei zweifellos nahe verwandten Formen, die gleichen Endstadien eines Entwicklungsprocesses auf sehr verschiedenen Wegen erreicht werden. Die Mannigfaltigkeit der Kerntheilungsmodi, die wir bei unsern vorläufig noch ganz geringen Kenntnissen der Protozoen schon bisher constatiren konnten (allein schon bei der Entwicklung unseres *Coccidium* lassen sich beispielsweise drei recht verschiedene Arten der Kernvermehrung beobachten), steht in directem Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Metazoen, wo wir fast alle Kerntheilungen auf das Schema der Mitose zurückführen können, und es ist daher vor Verallgemeinerungen und Schematisirungen bei den Protozoen auf das nachdrücklichste zu warnen. Ich habe die Ueberzeugung, dass sich hier alle denkbaren Modificationen der directen, indirecten und multiplen Kernvermehrung verwirklicht finden und dass wir dereinst bei den Protozoen eine Phylogenie der Kerntheilung werden construiren können, doch vorläufig sind wir noch weit davon entfernt, weil jedes Protozoon die grössten Ueberraschungen bringen kann, wie hier wieder die beiden nahe verwandten Coccidien beweisen.

Was nun die Kerntheilung der Schizonten von *Coccidium schubergi* betrifft, so ist mir zunächst aufgefallen, dass bei der enormen Fülle von Stadien der Schizogonie in den ersten Tagen nach der Infection nur verhältnissmässig wenige Schizonten im Zustand der Kernvermehrung angetroffen werden. Man findet sie entweder einkernig oder vielkernig, aber die Zwischenstadien nur selten, woraus man schliessen darf, dass die Kernvermehrung recht schnell vor sich geht. Leider war es mir auch nicht möglich, dieselbe am lebenden Object zu verfolgen, trotz vieler hierauf verwendeter Mühe, doch sind im gefärbten Präparat die Kerntheilungsstadien so charakteristisch und leicht zu erkennen, dass bei ihrer Combination wohl kaum ein Irrthum möglich ist.

Die Kernvermehrung erfolgt durch Zweitheilung. Die erste Veränderung des Schizontenkerns, welche anzeigt, dass derselbe sich zur Theilung anschickt, besteht in einer Vermehrung und Verdichtung des

Chromatins. Die kleinen Chromatinkörnchen scheinen sich zu grössern, unregelmässigen Brocken und diese dann wieder zu unregelmässig gekrümmten Fäden zusammenzulegen. Es schien mir, als ob das Volumen des Kerns hierbei etwas abnehme (vergl. Fig. 29 u. 30). Gleichzeitig streckt sich das central gelegene Karyosom in die Länge und schnürt sich in der Mitte ein, so dass es hantelförmige Gestalt annimmt (Fig. 30). Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 31. Der Kern hat sich in die Länge gestreckt, das Karyosom ist in zwei Theile getheilt, die noch durch einen dünnen Verbindungsfaden vereinigt sind. Das Chromatin ist in zwei Partien gesondert, welche die Pole des Kerns einnehmen und eine undeutliche Anordnung der unregelmässigen Chromatinfäden in parallele Längsreihen erkennen lassen. Diese halbkugligen Chromatincalotten sitzen wie Kappen den beiden Karyosomhälften auf. Der Kern setzt sich mit einer scharfen Linie gegen das Plasma ab, so dass man wohl von einer Kernmembran sprechen kann (Fig. 7 u. 31). Zwischen Fig. 30 und 31 habe ich keine weitern Uebergänge finden können, obwohl ich diese beiden Stadien recht häufig beobachten konnte. Als Uebergang wären vielleicht Stadien aufzufassen, bei denen das Chromatin, bei sonst gleicher Configuration wie in Fig. 31, noch weniger regelmässig angeordnet ist und ein lockeres Gefüge darstellt, etwa so wie in Fig. 30. Eine äquatoriale Anordnung des Chromatins wie bei andern Protozoen (*Euglena*, *Paramoeba* etc.) um die Mitte der Karyosomhantel findet jeden Falls nicht statt, sondern das Chromatin wird nur durch eine im Aequator entstehende Lücke in zwei polare Partien geschieden. Von Spindelfasern und Poldifferenzirungen ist keine Spur wahrzunehmen. In Fig. 32 hat sich der Kern noch mehr in die Länge gestreckt und bereits Sanduhrform angenommen. Der Verbindungsfaden der Tochterkaryosome ist noch zu erkennen. Die Chromatinmassen haben ihre fädige Anordnung verloren und stellen eine ganz unregelmässig zusammengebackene Masse dar, in der hier und da hellere Lücken zu erkennen sind. Etwas Neues ist aber hinzugekommen. In der Mitte zwischen den beiden Kernhälften ist eine dunkler färbbare Stelle zu bemerken. Sie erscheint als eine Verdickung des Verbindungsfadens der Karyosomhälften und besitzt Aehnlichkeit mit dem sog. „Zwischenkörper" Flemming's und Kostanecki's. Auch bei *Adelea* und *Klossia* hat Siedlecki (98, 99) ein solches Körperchen beobachtet.

In Fig. 33 hat sich dieses Körperchen in zwei Hälften getheilt, die durch einen gefärbten Faden in Verbindung stehen, während der zu den beiden Karyosomen führende Faden verschwunden ist. Bei

der weitern Entfernung der beiden Tochterkerne reisst diese Verbindungsbrücke schliesslich auch durch (Fig. 35). Die kleinen Körper sind noch lange in der Membran der Tochterkerne wahrzunehmen (Fig. 36).

Das Chromatin wird zwar etwas aufgelockert (Fig. 34—36). Doch treten die Kerne nicht in das Ruhestadium ein, sondern die zweite Theilung schliesst sich gleich an; hierbei wird wieder das Karyosom getheilt, das Chromatin lässt nun aber nichts mehr von streifiger Anordnung erkennen, sondern es behält diese unregelmässige klumpige und compacte Beschaffenheit bei (Fig. 8, 9). Bei den weitern Kerntheilungen, die in derselben Weise erfolgen, werden natürlich die Kerne immer kleiner und rücken allmählich an die Oberfläche der Zelle, wo sie sich nach beendeter Vermehrung in mehr oder weniger regelmässigen Abständen anordnen. Ihre Zahl ist sehr wechselnd; bei ihrer Kleinheit kann man nur wenig über ihren feinern Bau ermitteln. Man bemerkt in einem hellen Hofe eine Anzahl unregelmässiger Chromatinbrocken. Das winzige Karyosom wird von letztern verdeckt, ist aber bei Anwendung von Osmiumsäure und Pikrokarmin leicht nachzuweisen.

Bei der hier geschilderten Kerntheilung spielt das Karyosom eine ähnliche Rolle wie der Binnenkörper, das sog. „Nucleolo-Centrosom" bei *Amoeba crystalligera* (Schaudinn) und *Euglena* (Blochmann, Keuten). Die Beziehungen zur indirecten Kerntheilung sind nur sehr gering; die Andeutung der fädigen Umordnung des Chromatins bei der ersten Theilung, die aber bei den spätern ganz verwischt wird, wäre vielleicht als ein leiser Anklang an die Mitose aufzufassen. Das Fehlen jeder polaren Differenzirung und des Spindelapparats stellt dieselbe aber doch in die Kategorie der directen Kerntheilungen. Labbé findet zwar auch bei Coccidien schon typische Mitosen, mit den schönsten Spindelfasern und Centrosomen (auch abgebildet), und sogar in das Lehrbuch von Delage und Hérouard sind diese „Thatsachen" aufgenommen. Ich schliesse mich aber der Auffassung Siedlecki's (99) an, welcher von denselben sehr richtig bemerkt: „Les schémas de la structure de ces êtres (der Coccidien) sont très éloignés de la réalité."

Nachdem die Kerne sich auf der Oberfläche des Schizonten mehr oder weniger gleichmässig vertheilt haben, tritt im Innern des Körpers eine Veränderung ein. Das Protoplasma wird hier dichter, die Vacuolen kleiner, es macht den Eindruck, als ob viel Flüssigkeit an das periphere Plasma abgegeben würde. Für diese Auffassung spricht die Thatsache, dass die oberflächlichen Partien des Plasmas die entgegengesetzte

Veränderung erleiden, indem hier die Alveolen grösser werden (Fig. 9). Beobachtet man nun derartige Stadien im Leben längere Zeit, so bemerkt man, wie ganz allmählich sich um die Zellkerne helle Höfe ansammeln, die immer grösser werden und sich schliesslich als helle, blasige Buckel über die Oberfläche der Zelle hervorwölben. An gefärbten Präparaten bemerkt man, dass diese Buckel von sehr grob alveolärem Protoplasma gebildet werden, also reich an Flüssigkeit sind. Das ganze periphere Plasma, das, wie wir auf dem vorigen Stadium (Fig. 9) sahen, diesen blasigen Charakter zeigt, wird aber zum Aufbau dieser Buckel verwendet, so dass zwischen denselben das feiner vacuolisirte, dichtere centrale Plasma zu Tage tritt (Fig. 10). Diese Hervorwölbungen stellen die ersten Anlagen der Merozoiten dar. Sie erheben sich immer mehr über die Oberfläche (Fig. 11), ziehen hierbei die Zellkerne mit in die Höhe und verwenden auch noch einen Theil des dichtern centralen Plasmas zu ihrem Aufbau (Fig. 12 u. 12a). Hierbei nehmen sie keulenförmige Gestalt an, indem sie sich centralwärts verjüngen (Fig. 12). War die Vertheilung der Kerne sehr gleichmässig, so stehen diese keulenförmigen Fortsätze radiär nach allen Seiten auf der Oberfläche des kugligen centralen Plasmaklumpens, den Blättern einer Sonnenblume vergleichbar (Fig. 13); lagen sie nur auf einer Seite, so sitzen auch die Merozoiten nur einreihig der Kugel auf (Fig. 12). Man findet hier die mannigfaltigsten Formen und Uebergänge zwischen denselben. Während der Abschnürung der Merozoiten fällt der Schizont gewöhnlich aus der Epithelzelle heraus in das Darmlumen, häufig geschieht dies aber auch schon auf frühern Stadien (z. B. während der Kerntheilung). Sitzt der Schizont tief im Epithel, so macht er die ganze Schizogonie innerhalb desselben durch, erst die Merozoiten wandern aus.

Die Stiele, mit denen die Merozoiten der centralen Plasmakugel aufsitzen, werden allmählich dünner, bald fangen die Keime nun auch an, Knickbewegungen auszuführen (in derselben Weise, wie es bei den Sporozoiten geschildert wurde), mit deren Hülfe sie sich dann loslösen und überall im Darm zerstreuen. Die centrale Kugel bleibt als Restkörper zurück und geht allmählich zu Grunde (Fig. 14). Die Bewegungen der Merozoiten sind dieselben wie die der Sporozoiten, wie bereits früher erwähnt wurde; sie dringen auch in derselben Weise in die Epithelzellen ein, um von neuem die Schizogonie durchzumachen und die Verbreitung der Parasiten über das ganze Darmepithel zu bewerkstelligen.

Die Merozoiten sind sehr leicht von den Sporozoiten zu unter-

scheiden, schon durch ihre gedrungenere Gestalt (sie sind mehr keulenförmig, die Sporozoiten sichelförmig) fallen sie auf (Fig. 14 u. 15). Durchgreifender sind aber die Unterschiede ihres innern Baues. Die Merozoiten besitzen ein Karyosom, die Sporozoiten nicht; namentlich am lebenden Object kann man diesen Unterschied leicht wahrnehmen (bei Sublimatbehandlung und Färbung mit Hämatoxylin ist das Karyosom schwer von den grössern Chromatinkörnchen im Kern zu unterscheiden, leichter bei Osmiumsäure-Pikrokarmin, wobei häufig nur das Karyosom gefärbt erscheint). Besonders charakteristisch ist ferner der Bau des Plasmas. Während die Sporozoiten eine gleichartige Vacuolisirung zeigen, lassen die Merozoiten stets deutlich zwei scharf getrennte Zonen unterscheiden; die vor dem Kern gelegene Hälfte, die, wie wir gesehen haben, aus dem peripheren, grob alveolären Plasma der Schizonten gebildet wurde (Fig. 12a), behält diesen Charakter ebenso bei, wie die aus dem innern Plasma hervorgegangene hintere Hälfte ihr dichteres Gefüge. Der Kern bildet die Grenze zwischen diesen beiden Zonen (Fig. 15). Erst nachdem der Merozoit in eine Epithelzelle eingedrungen ist, verwischt sich allmählich bei seinem Wachsthum der Unterschied (Fig. 16). Wenn er sich zu einem Schizonten entwickelt und schnell heranwächst, wobei, wie erwähnt, festeres Plasma und viel Flüssigkeit zum Aufbau des Körpers verwendet wird, nimmt die hinter dem Kern gelegene Hälfte durch Aufnahme von Flüssigkeit die grob vacuoläre Structur der vordern an (Fig. 16 u. 17). Die Schizogonie erfolgt dann in derselben Weise wie bei den aus den Sporozoiten hervorgegangenen Schizonten. Während aber die letztern erst, nachdem sie vollständig herangewachsen waren, zur Vermehrung schritten, vermögen die aus Merozoiten hervorgegangenen Schizonten in allen Wachsthumsstadien Keime zu bilden. Dieser Unterschied ist vielleicht dadurch bedingt, dass die Sporozoiten Anfangs kein Karyosom besitzen, vielmehr dasselbe erst während ihres Wachsthums bilden. Nehmen wir an, dass dieses Gebilde als Kerntheilungsorgan (ähnlich wie das Nucleolo-Centrosoma bei andern Protozoen) functionirt, so ist es erklärlich, dass sich diese Formen nicht früher vermehren, weil ihr Kern nicht die Fähigkeit besitzt, sich zu theilen. Die Merozoiten hingegen besitzen ein Karyosom, und so sehen wir in der That, dass sie schon sehr frühe zur Kerntheilung schreiten können, wie Fig. 17 es zeigt. Dieses Stadium kommt durch seine Grösse und Gestalt noch dem Merozoitenstadium nahe. Fig. 18 und 19 zeigen ähnliche Jugendstadien in Kernvermehrung. Die geringste Zahl von Merozoiten, die solche kleinen Schizonten produciren können, beträgt

4, weniger habe ich nie beobachtet. Eine Vermehrung der Merozoiten oder Schizonten durch Zweitheilung, wie es Labbé annimmt, kommt nicht vor. Auch bei diesen winzigen Stadien bleibt ein kleiner Restkörper zurück; die hierbei entstandenen Merozoiten selbst sind auch viel kleiner (5—6 μ) als die von grossen Schizonten gebildeten. Doch da, wie erwähnt, die Schizogonie in allen Wachsthumsperioden stattfinden kann, lassen sich in Bezug auf die Grösse und Zahl der Merozoiten alle Uebergänge beobachten. Fig. 21 zeigt ein solches Mittelstadium, es verdankt seine Entstehung einem halb erwachsenen Schizonten.

Durch diese Fähigkeit der Merozoiten, sich schon im jugendlichen Zustand zu vermehren, wird eine schnellere Erhöhung der Individuenzahl erreicht und damit für die Ueberschwemmung des ganzen Darmcanals des Wirthsthieres in der vortheilhaftesten Weise gesorgt. In der That findet man nach der Verfütterung von wenigen Cysten schon in kurzer Zeit viele Hunderte von Parasiten über das ganze Epithel des Darmcanals verbreitet.

5. Die Bildung der Mikrogameten.

Nachdem sich die Merozoiten vom Restkörper gelöst haben, wandern dieselben, wie früher ausführlich geschildert, in die Darmepithelzellen ein. In diesem jüngsten Stadium sehen sie alle gleich aus, und auch beim Heranwachsen machen sich in den ersten Tagen nach der Infection keine Unterschiede bei ihnen bemerkbar; sie werden eben alle zu Schizonten. Erst nach 5 Tagen, nachdem also mehrere Generationen von Schizonten auf einander gefolgt sind, beginnt die Differenzirung der Geschlechtszellen. Es treten nun beim Wachsthum der Merozoiten feine Unterschiede auf, welche erkennen lassen, ob das betreffende Individuum sich zu einer weiblichen Geschlechtszelle oder zu einem Mikrogametoblasten, d. h., zu einer Zelle, die Mikrogameten bildet, entwickeln wird.

Schon im lebenden Object kann man vom 5. Tage ab unter den jungen intracellulären Stadien, die ihrer Grösse nach erst seit kurzer Zeit ihre freie Beweglichkeit verloren haben können, drei Sorten unterscheiden: die einen enthalten in ihrem Protoplasma nur sehr wenige grössere körnige Einschlüsse und erscheinen grob vacuolisirt, die zweiten stimmen mit den ersten in dem geringen Besitz von körnigen Reservestoffen überein, zeigen aber eine sehr feine und gleichmässige Granulirung, die sich bei sehr starker Vergrösserung in das Bild eines sehr regelmässigen, überaus feinen Netzwerks auflöst, welches ich als den

optischen Ausdruck eines Alveolensystems im Sinne BÜTSCHLI's deute. Die dritte Art endlich enthält zahlreiche grosse, stark lichtbrechende Körner. Die letztern werden zu den Makrogameten, von denen später die Rede sein soll, die ersten sind junge Schizonten, deren Weiterentwicklung schon früher beschrieben ist (cf. S. 232). Die zweite Sorte entwickelt sich, wie hier nachgewiesen werden soll, zu den Mutterzellen der Mikrogameten, den Mikrogametoblasten.

Wir haben früher gesehen, dass das Protoplasma der Merozoiten gleich nach ihrer Entstehung deutlich zwei Zonen unterscheiden lässt; während die hinter dem Kern gelegene Hälfte sehr fein vacuolisirt und reich an kleinen Körnchen ist, zeigt die vor dem Kern befindliche Hälfte ein grobes Vacuolensystem und ist reich an Flüssigkeit. Sobald der Merozoit, der während seiner Wanderung die Gestalt eines Apfelkerns oder einer schwach gekrümmten Sichel besitzt, in eine Darmepithelzelle eingedrungen ist und sich daselbst zur Ruhe gesetzt hat, nimmt er bald, oft schon in der Zeit einer halben Stunde, die Gestalt eines kurzen Rotationsellipsoids an. Beim weitern Wachsthum verwischt sich bald der Unterschied, welchen das Protoplasma in der vordern und hintern Hälfte des Merozoiten zeigte. Während aber bei der Schizontenentwicklung das ganze Protoplasma den grob vacuolären Charakter der vordern Merozoitenhälfte annimmt, findet sich bei den Mutterzellen der Mikrogameten das Gegenstück hierzu, indem das ganze Protoplasma allmählich fein vacuolisirt wird und den feinkörnigen Habitus der hintern Merozoitenhälfte annimmt. Bei schwacher Vergrösserung erscheinen diese ovalen Zellen hyalin und durchsichtig, weil sie nur schwaches Lichtbrechungsvermögen besitzen; bei stärkerer Vergrösserung bemerkt man eine zarte, gleichmässige Granulirung (Fig. 38), die sich, wie oben erwähnt, bei Anwendung stärkster Systeme als Netzwerk auflöst (Fig. 40), der optische Ausdruck eines Alveolensystems. Hierbei sind die Wände der Alveolen viel dicker als bei den Schizonten und lassen meist recht deutlich die Einlagerung feinster Körnchen erkennen. Dieses Bild des Protoplasmas zeigt die Zelle auch nach der Conservirung in gefärbten Präparaten. Dass die feinen Granula irgend eine besondere Affinität zu einem Farbstoff aufweisen, habe ich nicht bemerkt, sie waren stets ebenso wie das übrige Protoplasma gefärbt, auch ist ihr Lichtbrechungsvermögen nur wenig stärker. Diese feinkörnige, gleichmässig dicht vacuoläre Structur behält das Protoplasma beim weitern Wachsthum der Zelle bei. Fig. 40 zeigt eine Zelle, welche schon anfängt sich kuglig abzurunden, und Fig. 41 eine ganz erwachsene, welche die volle Grösse des ausgebildeten *Coccidium*

erreicht hat und vollkommne Kugelgestalt aufweist. Gegenüber den jüngern Stadien fällt in Bezug auf die Plasmastructur nur auf, dass die Alveolen auf der Oberfläche der Zelle etwas grösser geworden sind als im Innern, was ein constantes Merkmal dieser ausgewachsenen Zellen bildet. Die Vacuolen sind an der Oberfläche und um den Kern herum regelmässig radiär angeordnet und bilden schöne Alveolarsäume.

Die Veränderungen, welche der Kern des Merozoiten beim Heranwachsen zu einer Mikrogameten-Mutterzelle durchmacht, sind ganz dieselben wie bei der Schizontenentwicklung; ein Blick auf die Figg. 6 und 41 zeigt, dass auch die Kerne der ausgebildeten Stadien dieselbe feinere Structur aufweisen.

Die Kernveränderungen, welche nun beginnen und schliesslich zur Entstehung der Mikrogameten führen, lassen sich in ihren gröbern Zügen schon am lebenden Object verfolgen. Bereits früher wurde erwähnt, dass man am lebenden Zellkern recht deutlich das grosse, stark lichtbrechende Karyosom erkennt, das von einer blassen, gegen das Protoplasma scharf begrenzten Zone concentrisch umgeben ist, in welcher man bei günstiger Beleuchtung und richtiger Abblendung mit starken Vergrösserungen ein feines Netzwerk erkennt, in dessen Knotenpunkten kleine Körnchen eingelagert sind, also dasselbe Bild, das man, wenn auch wesentlich deutlicher, an gefärbten Präparaten wiederfindet. Wenn man nun verschiedene der oben charakterisirten ausgewachsenen Mikrogametoblasten vergleicht, so bemerkt man, dass bei manchen das Karyosom sehr viel blasser erscheint als bei andern. Betrachtet man nun eine Zelle mit merklich blasserm Karyosom längere Zeit, so sieht man, dass dieses Gebilde allmählich so blass wird, dass sein Lichtbrechungsvermögen sich kaum noch von dem des umgebenden Kerninhalts unterscheidet. Mit diesem Undeutlichwerden des Karyosoms werden aber die Körnchen im Kernraum allmählich grösser und deutlicher, und auch ihre Zahl wird bedeutend vermehrt. Nachdem dieser Vorgang ungefähr $^1/_2$—$^3/_4$ Stunde angedauert hat, verliert der Kern allmählich seine scharfe Begrenzung gegen das Protoplasma, und es ist dann bald von einem differenzirten Kern nichts mehr in der Zelle zu entdecken. Erst ungefähr nach $^1/_4$ Stunde sieht man an der Oberfläche der Zelle kleine, zunächst sehr blasse, allmählich aber immer stärker das Licht brechende Körnchen auftreten, die innerhalb $^1/_2$ Stunde an Zahl bedeutend zunehmen, sich in kleinen Gruppen vereinigen, die sich immer weiter ausdehnen und schliesslich zwischen den grossen Alveolen des Plasmas lange, mäandrisch ge-

wundene Körnchenreihen darstellen. In diesem Stadium verharrt die Zelle längere Zeit. Seit dem Blasserwerden des Karyosoms sind ungefähr 2 Stunden vergangen; da im Präparat die Zellen nicht viel länger lebensfrisch bleiben, ist es zweckmässig, die Beobachtung bei diesem Stadium abzubrechen. Um sie in einem frischen Präparat wieder aufzunehmen, ist gerade dieses Stadium mit seiner auffallenden, leicht erkennbaren Structur besonders günstig. Man bemerkt nun, dass die mäandrisch gewundenen Körnchenreihen anfangen, sich an einzelnen Stellen dichter zusammenzuknäueln. Diese Localisirung der Fäden an einzelnen Stellen schreitet allmählich weiter fort, bis schliesslich eine Anzahl scharf von einander gesonderter Fadenknäuel entstanden ist, die durch breite Protoplasmabrücken geschieden sind. Diese Complexe sind Anfangs nicht alle gleich gross, doch theilen sich die grössern dadurch, dass sie sich in die Länge strecken und einfach durchschnüren, in kleinere Partien, bis schliesslich alle ungefähr die gleiche Grösse besitzen. Bei dieser Zusammengruppirung der Fäden werden dieselben dicker und kürzer, was wohl durch Contraction zu erklären ist. Hierbei werden sie auch viel deutlicher und nimmt ihr Lichtbrechungsvermögen zu. Die Zusammenziehung der Fadenknäuel schreitet immer weiter fort; indem sich die Fäden dichter an einander legen und mit einander verschmelzen, entstehen kleine, sternförmige Figuren, die sich dann schliesslich abrunden und durch weitere Verdichtung sich in glatt contourirte, stark lichtbrechende Kugeln verwandeln, welche die ganze Oberfläche der Zelle in gleichmässigen Abständen bedecken. Hiermit ist die Kernvermehrung als vollendet zu betrachten. Der ganze Process hat ungefähr 6 Stunden in Anspruch genommen.

Nach dieser continuirlichen Verfolgung der Kernvermehrung an der lebenden Zelle ist es nicht schwer, die Reihenfolge der Stadien auf gefärbten Präparaten richtig zu combiniren. Naturgemäss sind die Bilder hier viel klarer und zeigen eine Menge Einzelheiten und feinere Structurverhältnisse, die das lebende Object nicht erkennen lässt.

1. Stadium. Die Chromatinvermehrung im Kern.

Wenn man zahlreiche, in der gleichen Weise behandelte Zellen vergleicht, so kann man eine Reihe aufstellen, bei der die Färbbarkeit des Karyosoms abnimmt, während die Anhäufung des Chromatins ausserhalb desselben in gleichem Grade zunimmt. Man wird zu der Vorstellung geführt, dass das Karyosom Chromatin abgiebt, welches sich dann wieder in Gestalt kleiner Körnchen im Kernraum ansammelt. Während zu Beginn dieser Vorgänge das Karyosom tief dunkel ge-

färbt erschien (Fig. 41) und nur einige kleine, helle Vacuolen in seinem Innern enthielt, ist es am Ende viel heller, grob vacuolär, und nur in den Knotenpunkten des optischen Netzwerks finden sich noch grössere Chromatinbrocken (Fig. 42). Das Netzwerk des Linins hingegen, das zu Anfang nur in den Knotenpunkten kleine gefärbte Körnchen zeigte, ist jetzt dicht mit grössern und kleinern Körnern und Stäbchen von chromatischer Substanz erfüllt. Die Contouren des Karyosoms bleiben hierbei immer glatt, und nichts deutet darauf hin, dass geförmtes Chromatin aus demselben heraustritt. Man kann sich aber vorstellen, dass die chromatische Substanz im Karyosom gelöst wird und in flüssiger Form dasselbe verlässt, um dann im Kernsaft wieder ausgeschieden zu werden. Wie dem auch sei, jeden Falls tritt bei diesen Wechselbeziehungen zwischen Karyosom und Chromatin klar zu Tage, dass an der Zusammensetzung des erstern sich drei Substanzen betheiligen, die wir schon bei Besprechung der Entstehung dieses Kerntheils genauer charakterisirt haben, der Kernsaft, welcher die Vacuolen erfüllt, das Chromatin und die plastinähnliche Grundsubstanz, in die das letztere eingelagert ist.

Die Kernmembran besteht, wie wir früher gesehen haben, hauptsächlich aus chromatischer Substanz, deren Körnchen hier besonders dicht gelagert sind, was vielleicht dadurch bedingt ist, dass an der Kerngrenze das Linin sich verdichtet hat und das in demselben suspendirte Chromatin nahe zusammen gerückt ist. Bei der Chromatinvermehrung im Kerninnern lockert sich nun diese dichtere Grenzschicht, das Chromatin derselben wird vielleicht gelöst, kurz, die scharfe Begrenzung des Kerns verschwindet allmählich, und der Kern verliert seinen kreisförmigen Umriss. Wir gelangen zum

2. Stadium. Die Vertheilung des Chromatins im Plasma.

Am lebenden Object konnten wir diesen Vorgang nicht direct verfolgen, das Chromatin wurde erst wieder am Ende des Processes auf der Oberfläche der Zelle bemerkbar. Auf den Präparaten findet man aber so viele Zwischenstadien, dass man eine genaue Vorstellung von der Chromatinwanderung erhält. Zunächst findet man Stadien, wo der Kern nach Auflösung der Kernmembran eben anfängt unregelmässige Gestalt anzunehmen; er sendet von seiner Oberfläche feine Fortsätze in das Plasma aus, dieselben haben in Fig. 42 schon bedeutende Länge erreicht, es sind die Bahnen, auf welchen die Chromatinkörnchen auswandern und sich allmählich im ganzen Protoplasma vertheilen. Dieselben finden sich stets nur in den Wänden der Plasmaalveolen. Nachdem alle freien Chromatinpartikel den cen-

tralen Theil der Zelle verlassen haben, befindet sich dort als einziger Ueberrest des Kerns nur noch das Karyosom (Fig. 43), welches inzwischen zwar blasser geworden ist, aber doch noch eine bedeutende Anzahl Chromatinkörnchen enthält. Dasselbe zerfällt später, und seine Bestandtheile gehen schliesslich zu Grunde, es führt auf diese Weise eine Reduction der Kernsubstanz des Mikrogametocyten herbei. Wie Fig. 43 zeigt, haben sich alle Chromatinkörper nach der Oberfläche der Zelle begeben und befinden sich schliesslich sämmtlich in der peripheren Alveolenanlage. Da die letztere aus grössern Vacuolen gebildet wird als das übrige Plasma, so sind die Chromatinkörnchen, die ja nur in den Wänden der Alveolen liegen, durch grössere helle Räume getrennt, aber wegen der Verringerung der Alveolenwände auf engerm Raume zusammengedrängt (Fig. 43a u. b). Dies dürfte die Veranlassung zu der Anordnung in Reihen sein, die wir schon beim Studium der lebenden Zellen constatiren konnten und welche in Fig. 44 dargestellt ist. Die kleinen Chromatinbrocken verschmelzen innerhalb der einzelnen Reihen mit einander und bilden auf diese Weise die verschieden langen, mäandrisch gewundenen Fäden, die Fig. 44 zeigt. Während in diesem Stadium das Chromatin noch recht gleichmässig über die ganze Oberfläche der Zelle vertheilt ist, findet man nun auch Zellen, wo die Fäden an einzelnen Stellen dichter gelagert sind, dieselben leiten zu dem nächsten Stadium über.

3. Stadium. Die Differenzirung der Tochterkerne.

Die nun folgenden Kernveränderungen, die Vereinigung der Chromatinfäden zu isolirten, dichtern Knäueln, waren schon am lebenden Object gut zu beobachten, so dass man am gefärbten Präparat nicht viel mehr sieht. Die auf einander folgenden Figg. 44—46 sind ohne weitere Erklärung verständlich. Nur auf einige Veränderungen der Protoplasmastructur muss ich aufmerksam machen, die in einer Reihe von Präparaten deutlicher zu Tage treten als beim lebenden Object und die mir mit den Kernveränderungen in ursächlichem Zusammenhang zu stehen scheinen. Während nämlich im vorigen Stadium das Plasma eine recht deutliche und regelmässige Alveolarstructur zeigte, wird jetzt diese Vacuolisirung unregelmässiger, es treten mehr und mehr feinkörnige Partien auf, an einzelnen Stellen im Innern des Zellkörpers werden grössere Vacuolen gebildet, an andern werden sie unmessbar klein. Auch in der oberflächlichen Lage grosser Alveolen, welche in ihren Wänden die Chromatinfäden enthalten, finden solche Veränderungen statt, es scheinen hier kleinere Vacuolen mit einander zu grössern zu verschmelzen, andere ganz zu verschwinden und einer

körnigen Structur Platz zu machen. Man kann sich leicht vorstellen, dass diese Structurveränderungen auch die Verlagerungen der Chromatinfäden verursachen. Wenn z. B. an einer Stelle eine oder mehrere grosse Vacuolen, deren Wände von Chromatinfäden durchzogen sind, verschwinden, was nur durch Platzen oder Collabiren geschehen kann, so werden an der betreffenden Stelle mit dem Zusammenfliessen der Alveolenwandsubstanz auch die in ihr suspendirten Chromatinfäden zusammengeknäuelt und die benachbarten, die damit in Verbindung standen, nach der verdichteten Stelle zusammengezogen. Wenn nun diese Vorgänge sich an mehreren Stellen der Oberfläche gleichzeitig abspielen, kommt die mehr oder minder gleichmässige Vertheilung des Chromatins in getrennte Bezirke zu Stande. Dafür, dass diese Anlagen der Tochterkerne, wenn sie zu gross gerathen sind, sich durch einfache Durchschnürung in zwei theilen, findet man auch in den gefärbten Präparaten häufig Belege (Fig. 45). Dieser wohl als directe Kerntheilung anzusprechende Vorgang findet sich nur, solange die Chromatinknäuel noch ein sehr lockeres Gefüge besitzen.

Die weitere Verschmelzung der Chromatinfäden zu einem compacten Kerngerüst ergiebt sich aus einem Vergleich der Figg. 45 u. 46. Sobald die kleinen Kerne aus der Knäuelform durch Verschmelzung des centralen Chromatins in die Sternform übergehen, macht sich eine Zone ganz körnchenfreien, hyalinen Protoplasmas um die einzelnen Kerne bemerkbar, welche sich als ziemlich scharf begrenzter Kreis gegen das übrige Plasma abhebt. Das letztere erscheint jetzt am Ende der Kerntheilung im Gegensatz zum Beginn derselben, wo es sehr gleichmässig vacuolisirt war, fein granulirt, nur hier und da macht sich noch an der Oberfläche zwischen den Kernen eine grössere Vacuole bemerkbar (Fig. 46). Mit der Abrundung der Kerncontouren sind wir zu dem Stadium gelangt, mit welchem wir die Beobachtung des lebenden Objects schlossen. Die Kerntheilung und Ausbildung der Tochterkerne ist hiermit beendigt.

Bei *Adelea* und *Coccidium lacazei* haben Siedlecki und ich (97) eine ähnliche Kerntheilung bei der Bildung der Mikrogameten geschildert. Doch macht sich gegenüber diesen beiden Formen bei *Coccidium schubergi* ein sehr wesentlicher Unterschied bemerkbar. Wir haben gesehen, dass hier das Karyosom im Centrum der Zelle zurück bleibt und an keinem Stadium der Kerntheilung und Differenzirung der Tochterkerne betheiligt ist, vielmehr allmählich zu Grunde geht. Bei *Adelea* und *Coccidium lacazei* hingegen geht der Kernvermehrung eine Vermehrung des Karyosoms durch Theilung und

Knospung voraus und wandern bei der Kernvermehrung zunächst diese Tochterkaryosome an die Peripherie der Zelle, worauf ihnen erst das Chromatin folgt und sich um je ein secundäres Karyosom, das hierbei augenscheinlich als eine Art von Attractionscentrum wirkt, zu der Bildung der Tochterkerne vereinigt. Das Karyosom spielt also bei diesen Formen eine wichtige Rolle, und es ist überaus merkwürdig, dass bei einer im Uebrigen so ähnlichen Form, wie es *Coccidium schubergi* ist, in Bezug auf das Karyosom ganz abweichende Verhältnisse vorliegen, indem es hier die Reduction der Kernsubstanz durch sein Zugrundegehen bewirkt. Für die Unterscheidung der Stadien von *Coccidium lacazei* und *schubergi* sind diese groben Differenzen sehr günstig, denn das Vorhandensein oder Fehlen des Karyosoms ist leicht zu ermitteln (besonders bei Osmiumbehandlung), und es macht daher die Unterscheidung der beiden Arten in keinem Stadium der Mikrogametenbildung irgend welche Schwierigkeiten, um so weniger, als noch bedeutende Unterschiede in der Grösse und Zahl der Kerne hinzukommen [1]).

Die Ausbildung der Mikrogameten erfolgt nach der Abrundung der Kerne sehr schnell; sie ist in der Zeit einer halben Stunde vollendet. Die Anfangs noch lockere Structur der Kerne wird immer compacter, so dass man bald gar keine Kernsaftlücken mehr wahrnimmt, sondern der ganze Kern scheint aus einem soliden Chromatinklumpen gebildet zu sein. Während dieser Contraction macht der Kern einige eigenthümliche Gestaltsveränderungen durch. Zunächst flacht er sich scheibenförmig ab und streckt sich in die Länge, so dass er, von der Fläche gesehen, kommaförmige Gestalt besitzt (Fig. 47); dann krümmt sich aber die dünne Kernscheibe stark und erhebt sich buckelartig über die Oberfläche der Zelle. Auf Schnitten erkennt man dieses Verhalten besonders deutlich, wie Fig. 48a zeigt, die einen Querschnitt einer Mikrogametenanlage darstellt. Der Schnitt ist senkrecht zur Längsaxe durch die Mitte des Kerns geführt. Man erkennt, dass die freien Ränder desselben, welche parallel der Längsaxe verlaufen, stark nach unten gekrümmt sind und einen Plasmabuckel umgreifen. Bei der weitern Entwicklung rollen sich diese Ränder immer mehr ein und schnüren auf diese Weise eine kleine, spindelförmige oder ovale Plasmapartie ab, die bei der Betrachtung von oben als helle

1) Die Mikrogametocyten von *Coccidium lacazei* sind oval und beinahe doppelt so gross (50—60 μ), während die Zahl der viel kleinern Mikrogametenkerne bedeutend grösser ist (cf. die Abbildung in unserer vorläufigen Mittheilung [94].

Vacuole im Kern erscheint. Auch beim fertigen Mikrogameten ist diese in das Innere des röhrenförmigen Kerns verlagerte Plasmapartie meist noch deutlich zu erkennen.

Während die Kerne sich buckelförmig erheben und in die Länge strecken, sammelt sich um dieselben hyalines Plasma an, das auf Fig. 47 und 48 als helle, scharf begrenzte Zone die einzelnen Kerne umgiebt; schon jetzt beginnen diese Mikrogametenanlagen langsame Bewegungen auszuführen, indem sie sich träge hin und her krümmen. Aus dem hyalinen Plasma bilden sich nun die beiden Geisseln, und zwar erst die vordere. Man bemerkt auf der Oberfläche des Kerns zunächst nur eine ganz feine, stärker lichtbrechende Linie, die allmählich deutlicher wird und schliesslich schlängelnde Bewegungen ausführt. Bald darauf tritt auch die hintere Geissel auf. Die Kerne sind inzwischen noch länger und schmäler geworden, die Bewegungen werden immer lebhafter, und schliesslich reissen sich die Mikrogameten von der Oberfläche der Kugel los und schwärmen fort (Fig. 49). Nicht alle Mikrogameten verlassen gleichzeitig den Restkörper, weil einige gewöhnlich noch etwas in der Entwicklung zurückgeblieben sind (Fig. 49). Von besonderm Interesse ist es, dass die Entwicklung und das Losreissen beschleunigt wird, wenn ein reifer, befruchtungsfähiger Makrogamet sich ganz in der Nähe befindet. Da erhalten auch die noch nicht ausgebildeten, dickern Mikrogameten schnell Geisseln und bewegen sich lebhafter, um sich loszumachen. Hierbei kommt es häufig vor, dass sie einen grossen Plasmaklumpen mitreissen, der dann als Buckel ihrer concaven Seite anhaftet.

Die Bildung der Mikrogameten beweist jeden Falls, dass sie hier nicht nur aus Kernsubstanz gebildet sind, wie Simond (97) es bei *Coccidium oviforme* beschreibt, sondern dass auch das Plasma daran Theil nimmt, wenn es auch nur in geringen Quantitäten nachzuweisen ist. Die Hauptmasse desselben bleibt als grosser, kugliger Restkörper zurück (Fig. 49) und geht zu Grunde. Stets kann man in diesen Restkörpern noch Chromatinpartikel nachweisen, die von dem zerfallenen Karyosom herrühren. Die Veränderungen, die der Restkörper während seiner Auflösung erleidet, sind nun recht interessant. Anfangs, nach der Loslösung der Mikrogameten, erscheint derselbe noch vacuolär structurirt; allmählich wird er aber ganz hyalin und durchsichtig. Die kleinen Chromatinkörnchen, die vom Karyosom übrig geblieben sind, vereinigen sich zu kleinen Kugeln, die an die Oberfläche rücken und sich hier, ähnlich wie die Mikrogametenkerne, gleichmässig vertheilen (Fig. 54). Der ganze Process erinnert sehr an die

Kernvermehrung bei der Mikrogametenbildung, nur dass die Chromatinkörper hier viel kleiner und zahlreicher sind. Bald darauf zerfällt aber der Restkörper in einzelne Kügelchen, die dann aufgelöst werden.

Die Erscheinung, dass der dem Untergang geweihte Theil des Kerns (das Karyosom) vor seiner Auflösung noch eine ähnliche Theilung durchmacht wie der überlebende, ist von besonderm Interesse im Hinblick auf die Thatsache, dass auch bei den Metazoen die zu Grunde gehenden Kerne der Richtungskörper noch häufig sich theilen, bevor sie sich auflösen.

Die eigenthümliche Kernvermehrung, welche zur Bildung der Mikrogameten führt, haben wir im Anschluss an die sehr ähnliche von mir (94, 95a, b, c) bei verschiedenen Foraminiferen constatirte Kerntheilung als multiple bezeichnet. Sie scheint innerhalb der Sporozoengruppe recht verbreitet zu sein. Mingazzini (90c) hat schon einige Stadien derselben bei *Benedenia* erkannt, wie von Siedlecki (98c) bestätigt wurde. Auch bei *Coccidium oviforme* hat Simond (97b) sie beschrieben. Von Siedlecki (98, 99) wurde sie bei *Adelea* genauer studirt. Jüngst wurde sie von Doflein (98) auch bei Myxosporidien beobachtet. Endlich gelang es mir auch bei Gregarinen, dieselbe nachzuweisen, worüber ich andern Orts ausführlich berichten werde. Wie die directe und amitotische Kerntheilung, scheint auch diese Kernvermehrung bei den Protozoen in recht mannigfaltigen Formen und Variationen aufzutreten. Schon bei meinen Foraminiferenstudien habe ich darauf hingewiesen, wie verschiedenartig dieselbe verläuft. Bei *Calcituba* z. B. wird die Chromatinvertheilung und die Fertigstellung der Tochterkerne im Mutterkern vollendet, worauf dieser dann zerfällt. Bei *Polystomella* und *Saccammina* hingegen löst sich der ganze Kern auf, und die zerstreuten Chromatinpartikel vereinigen sich erst im Plasma zur Bildung der Tochterkerne; ein Vorgang, der vollständig mit dem bei *Coccidium schubergi* geschilderten Modus übereinstimmt. Endlich habe ich bei *Patellina* (95c) alle Uebergänge zwischen der directen Zweitheilung und der multiplen Vermehrung feststellen können und die letztere von der erstern abgeleitet. Wir haben auch bei *Coccidium* gesehen, dass die multiple Kerntheilung mit der directen Zweitheilung combinirt sein kann.

6. Der Bau der ausgebildeten Mikrogameten.

Die fertigen Mikrogameten von *Coccidium schubergi*, die in Fig. 50a—c nach dem Leben, in Fig. 51a—c nach Präparaten abgebildet sind, zeichnen sich durch ihre lang gestreckte, fadenförmige

Gestalt aus. Sie können eine Länge von 6—7 μ erreichen, bei einer Breite von kaum 1 μ. Ihre Form können sie in gewissen Grenzen verändern, indem sie bald grade gestreckt, bald U förmig gekrümmt erscheinen, doch ist diese Biegung selten sehr stark, meist zeigen sie die sanfte, sichelförmige Curve, wie Fig. 50a es darstellt, während das Extrem der Beugungsfähigkeit durch Fig. 50b und 51a illustrirt wird. Die Mikrogameten von *Coccidium schubergi* befinden sich mit dieser geringen Metabolie der Körpergestalt in vollständigem Gegensatz zu denen von *Coccidium lacazei*, welche bei der Bewegung die lebhaftesten Gestaltsveränderungen, wie Krümmungen, Einrollungen und Schlängelungen, aufweisen, wie die Figg. 52a—b zeigen können. Diese lebhaften Bewegungen machen es bei dieser Form sehr schwer, im Leben etwas über den feinern Bau zu ermitteln: aus diesem Grunde ist uns auch früher die vordere Geissel, welche die Mikrogameten von *Coccidium lacazei* ebenso wie die von *Coccidium schubergi* besitzt, entgangen[1]). Nachdem Léger (98b, c) und von Wasielewski (98) bei den Mikrogameten anderer Coccidien, die deutlicher diese an der Grenze der Wahrnehmbarkeit liegenden Structuren zeigen, die vordern Geisseln entdeckt hatten, gelang es mir auch bei *Coccidium lacazei*, diese enorm feinen Gebilde am lebenden Object und dann auch auf gefärbten Präparaten zu erkennen. Bei *Coccidium schubergi* war dies viel leichter, weil die Mikrogameten hier nicht nur doppelt so gross sind wie bei *Coccidium lacazei* (wo sie nur 3—4 μ lang sind), sondern auch viel langsamere Bewegungen ausführen. Die Geisselverhältnisse, welche bei beiden Coccidien grosse Uebereinstimmung zeigen, sind auch ausserordentlich den von Léger (98c) bei *Echinospora* beschriebenen ähnlich, dessen Beobachtungen ich bestätigen kann.

Zum speciellen Studium der Mikrogameten, besonders ihrer protoplasmatischen Theile, erhält man die schärfsten Bilder bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain; um die Geisseln und feinen Protoplasmasäume besser zu sehen, muss man die Präparate dann nicht in Canadabalsam, sondern in Glycerin oder noch besser in essigsaures Kali einschliessen.

Was nun zunächst den feinern Bau der Mikrogameten von *Coccidium schubergi* anbetrifft, so erkennt man am lebenden Object ausser den Geisseln, deren Sitz ich nachher besprechen will, nur noch, dass der ziemlich stark lichtbrechende Körper vorn in eine glänzende Spitze

1) Die hintere Geissel hatten wir aber schon erkannt und auch beschrieben (97, p. 201), so dass Léger nur der Ruhm der Entdeckung der zweiten Geissel gebührt.

ausläuft (Fig. 50a—c), welche aus dichterm Protoplasma zu bestehen scheint und offenbar das Einbohren der Mikrogameten in andere Körper erleichtert. Das Hinterende läuft ebenfalls in eine feine Spitze aus, doch ist das Plasma derselben nicht besonders differenzirt. Eine feinere Structur lässt sich am Körper sonst nicht wahrnehmen, er ist vollkommen homogen.

Auf Präparaten werden die Mikrogameten mit allen Kernfarbstoffen stets sehr stark tingirt, was daher rührt, dass der grösste Theil ihres Körpers aus chromatischer Kernsubstanz besteht, worin sie die grösste Uebereinstimmung mit den Spermatozoen der höhern Thiere zeigen. Wie die Entwicklung der Mikrogameten lehrt, wird nur wenig Protoplasma zu ihrem Bau verwendet. Am ausgebildeten Mikrogameten lässt sich diese Betheiligung des Protoplasmas oft nur sehr schwer nachweisen, indessen fehlt es doch niemals ganz. Stets erweist sich die feine Spitze am Vorderende durch ihr Ungefärbtbleiben mit Kernfarbstoffen und andrerseits durch ihre starke Tinction mit Plasmafarbstoffen (z. B. Eosin) als nicht zum Kern gehörig, dass es indessen besonders differenzirtes Protoplasma ist, beweist auch ihre im Präparat wie im Leben deutliche stärkere Lichtbrechung. Ausser dieser vordern Plasmaanhäufung findet sich auch stets am Hinterende als Basis der hintern Geissel eine grössere Ansammlung desselben (Fig. 50 u. 51a—c). Während man diese beiden Plasmapartien immer wahrnehmen kann und es Mikrogameten giebt, wo nur diese Theile als deutlich protoplasmatisch zu erkennen sind, findet man andere, bei denen die ganze Oberfläche des Chromatinstabes mit einer deutlichen Schicht hyalinen Protoplasmas bedeckt ist (Fig. 51c), auch füllt nicht selten eine stärkere Ansammlung desselben die concave Seite des Mikrogameten aus (Fig. 51a), wie dies Léger (98c) schon bei *Echinospora* beschrieben hat. Derselbe sieht diesen Plasmaklumpen als Reservenahrung an, welche der Mikrogamet, der nicht die Fähigkeit besitzt, sich durch Nahrungsaufnahme von aussen zu ernähren, bei seinem Umherwandern auf der Suche nach dem Makrogameten verbraucht. Ich schliesse mich dieser Auffassung um so mehr an, als ich beobachtet habe, dass diese Plasmaanhäufung bei eben vom Restkörper losgelösten Mikrogameten häufiger zu erkennen ist, während man bei denjenigen, welche man auf der Oberfläche der Makrogameten zum Befruchtungsact vereinigt findet, nur selten eine Spur desselben wahrnimmt. Indessen will ich nicht unerwähnt lassen, dass ich auch Mikrogameten gefunden habe, die ohne diesen Ballast sich vom Restkörper loslösen.

Im Kerntheil des Mikrogameten kann man auch im gefärbten Object nur in seltenen Fällen eine feinere Structur in Gestalt einer dichten Granulirung erkennen, meist sind die Chromatinkörnchen im ausgebildeten Gameten so dicht an einander gelagert, dass der ganze Kern als eine compacte dunkle Masse erscheint. An der concaven Seite des Kerns findet sich häufig eine kleine Ausbuchtung (Fig. 51a u. c), die mehr oder weniger tief in die Kernsubstanz hineinführt und mit Protoplasma erfüllt ist. In andern Fällen ist diese kleine Plasmaanhäufung tiefer in den Kern hinein gerückt und hängt nur noch durch einen dünnen Stiel mit dem oberflächlichen Plasma zusammen. Dieser Stiel kann nun auch fehlen, man bemerkt dann im Innern des Kerns nur eine kreisrunde oder ovale oder selbst spindelförmige helle Stelle (Fig. 51b). Alle diese Bildungen halte ich, wie bereits früher erwähnt, für Reste des Protoplasmakegels, welcher bei der Bildung der Mikrogameten den Hohlraum der kappenförmigen Kerne ausfüllt (Fig. 47a). Léger hat bei *Echinospora* schon ähnliche helle Vacuolen im Kern des Mikrogameten beobachtet, aber nichts über ihre Bedeutung mitgetheilt.

Wie bereits erwähnt, sind die beiden Geisseln an den Mikrogameten der Coccidien zuerst von Léger (98c) und v. Wasielewski (98) richtig erkannt worden. Bezüglich der Insertion derselben scheinen Verschiedenheiten bei den einzelnen Coccidien vorzuliegen. Bei *Barouxia caudata* sollen sie beide am Vorderende dicht hinter der kleinen Spitze, die Léger (98b) Rostrum nennt, inseriren, was auch von Wasielewski (98) für *Coccidium oviforme* und eine Coccidie des *Lithobius*-Darms (*Coccidium lacazei ?*) angiebt. In einer neuern Mittheilung beschreibt aber Léger sehr eingehend bei *Echinospora* und einer Coccidie des *Lithobius martini*, die er für identisch hält mit *Coccidium schneideri* (*lacazei ?*) aus *Lithobius forficatus*, die Mikrogameten und findet, dass hier eine Geissel vorn, die andere hinten ihren Ansatz hat. Das letztere Verhalten finde ich nun bei beiden Coccidien des *Lithobius forficatus*, und v. Wasielewski hat sich bei seinem fraglichen *Lithobius-Coccidium* entweder bezüglich des Ansatzes der Geisseln getäuscht oder es hat ihm noch ein anderes *Coccidium* vorgelegen.

Bei *Coccidium schubergi*, das sich langsamer bewegt, kann man die Geisseln im Leben viel leichter erkennen als bei *Coccidium lacazei*, das bei schnellerer Bewegung und kleinerm Körper auch viele zartere Geisseln besitzt. Trotzdem kann man sich mit einiger Mühe bei beiden Formen schon im Leben und noch besser an Präparaten, die in der

oben angegebenen Weise behandelt sind, überzeugen, dass der Sitz der Geisseln der gleiche ist (Fig. 50—52a—c). Die vordere Geissel entspringt von der vordern Plasma-Anhäufung, an der Basis der kleinen, stark lichtbrechenden Spitze, des Rostrums, mit einem etwas verbreiterten Anfangstheil; in ihrem übrigen Verlauf ist sie von unmessbarer Dünne, weshalb man auch nicht sehen kann, ob sie stumpf oder spitz endigt; ihre Länge übertrifft die des Mikrogametenkörpers mindestens um das Doppelte. Bei gekrümmten Mikrogameten bemerkt man, wenn sie auf der Seite liegen, dass die Geissel von der convexen Seite ihren Ursprung nimmt, eine Erfahrung, die wir schon bei der Entwicklung der Mikrogameten gemacht haben.

Die hintere Geissel ist eine directe Verlängerung des hintern Körperendes; hier findet sich, wie oben erwähnt, ebenfalls eine kleine Protoplasma-Anhäufung, wie am Vorderende, die als Geisselbasis dient. Léger giebt an, dass die hintere Geissel bei *Echinospora* vor der hintern Spitze entspringt und zwar auf der convexen Seite; bei *Coccidium schubergi* ist dies nicht der Fall. Der Kern läuft hier nach hinten in eine feine Spitze aus, die etwa aus der Richtung der Längsaxe heraus nach der convexen Seite gekrümmt ist (Fig. 51a, c); betrachtet man nun den Mikrogameten von der Profilansicht und verfolgt den Geisselfaden, so kann man seine Contour auf der convexen Seite eine Strecke weit über die nach der concaven Seite gekrümmte Spitze des Kerns hinauf verfolgen; übersieht man dann die sehr zarte Contour der kegelförmigen Geisselbasis auf der concaven Seite, so gelangt man zu der Vorstellung, dass die Geissel vor dem Ende des Mikrogameten inserirt. Ob diese Deutung für die Objecte Léger's zutrifft, vermag ich nicht zu entscheiden. Die hintere Geissel schien mir etwas kürzer, dafür aber dicker als die vordere zu sein.

Bei den Mikrogameten von *Coccidium schubergi* kann man die Art der Bewegung recht gut beobachten. Durch lebhaft schlängelnde Bewegungen der vordern Geissel, die hierbei nach hinten gerichtet ist und mit dem Körper des Mikrogameten einen mehr oder weniger spitzen Winkel bildet, wird der Körper mit der glänzenden Spitze nach vorwärts getrieben, wobei er sich um seine Längsaxe dreht. Die hintere Geissel schien mir nur, wie bei vielen Flagellaten, als Schleppgeissel zu wirken und zur Steuerung zu dienen; denn wenn dieselbe auch schwache Undulationen zeigt, könnten dieselben, wohl durch die fortwährenden ruckweisen Krümmungen und Streckungen des ganzen Mikrogametenkörpers bedingt, passiver Natur sein. In diesen Krümmungen dürfte vielleicht auch die Ursache für ein eigenthümliches

Wackeln und Tanzen, welches der Organismus bei der Vorwärtsbewegung zeigt, zu finden sein, indem durch dieselbon fortwährend ruckweise die Lage des Schwerpunkts und die Steuerung verändert wird. Die rotirende, stossweise Bewegung des Körpers ist sehr geeignet, um dem Mikrogameten das Eindringen in fremde Körper zu erleichtern, und es ist in der That verblüffend, zu beobachten, mit welcher Schnelligkeit ein Mikrogamet mit seiner Spitze in eine Darmepithelzelle sich einbohrt und durch das Plasma derselben hindurch wandert, um zu einem in ihr gelegenen Makrogameten zu gelangen. Die Kraft dieser winzigen Organismen ist so gross, dass sie selbst in das viel consistentere Plasma einer *Adelea* eindringen, um einen in derselben gelegenen Makrogameten zu befruchten (cf. Fig. 68).

Bei den Mikrogameten von *Coccidium lacazei* wird die Bewegung noch complicirter dadurch, dass hier Schlängelungen des ganzen Körpers hinzukommen.

Die Hauptunterschiede der Mikrogameten von *Coccidium lacazei* gegenüber denjenigen von *Coccidium schubergi* sind folgende:

1) Die Mikrogameten von *Coccidium lacazei* sind nur ungefähr halb so lang (3—4 μ) wie die von *Coccidium schubergi* (6—7 μ), dafür aber dicker und gedrungener (cf. die Figg. 50, 52 u. 53).

2) Im Kern der erstern lässt sich ein deutlich dunkler färbbares Karyosom unterscheiden, bei letztern nicht (cf. das Capitel über die Bildung der Mikrogameten).

3) Bei den Mikrogameten von *Coccidium lacazei* führt der Körper schlängelnde Bewegungen aus, bei denen von *Coccidium schubergi* nicht.

Ich glaube, dass man hiernach die beiden Arten im Leben wie in Präparaten leicht wird unterscheiden können.

Historisches über die Mikrogameten.

Stadien der Mikrogametenbildung wurden schon im Jahre 1862 von Eberth (62) beobachtet, der bei *Klossia* an ihrer Oberfläche mit feinen Haaren bedeckte Zellen beschrieb (p. 397) und kenntlich abbildete (tab. 33, fig. 7). Aimé Schneider (83) und Labbé (95, 96) fanden bei derselben Form auch andere Stadien der Mikrogameten-Entwicklung, hielten dieselben aber für pathologische Producte (formations cadavériques Schneider's, f. tératologiques Labbé's), während Mingazzini (94) sie für Stadien der endogenen Schwärmerbildung (*Eimeria*-Stadium) ansah. Erst die neueste Arbeit von Siedlecki (98c)

hat die wahre Bedeutung dieser Bildungen bei *Klossia* als Mikrogameten und ihre Rolle bei der Befruchtung nachgewiesen.

Nachdem PODWYSSOZKY (94) und CLARKE (95) schon bei *Coccidium oviforme* die Mikrogameten beobachtet hatten, wurde ihre Bedeutung für die geschlechtliche Fortpflanzung von SIMOND (97) vermuthet, indessen der Copulationsact nicht beobachtet. Derselbe Autor beschrieb recht eingehend die Mikrogametenbildung bei den Coccidien des *Triton*, wo sie schon LABBÉ früher gesehen hatte.

SCHUBERG (95) entdeckte die Mikrogameten bei dem *Coccidium* des Mäusedarms und sprach als erster die Vermuthung ihrer geschlechtlichen Function aus. Durch directe Beobachtung nachgewiesen wurde die geschlechtliche Fortpflanzung der Coccidien und die Rolle, welche die Mikrogameten als männliche Geschlechtszellen spielen, erst durch SCHAUDINN u. SIEDLECKI (97) bei den Coccidien des *Lithobius forficatus*.

HAGENMÜLLER (98) und LÉGER (98a) fanden die Mikrogameten bei *Diplospora*, *Barouxia* und andern Formen und bestätigten die Beobachtungen von SCHAUDINN u. SIEDLECKI.

Bezüglich des feinern Baues der Mikrogameten hatten schon die meisten Beobachter erkannt, dass der grösste Theil ihres Körpers aus Kernsubstanz besteht. SCHAUDINN u. SIEDLECKI schilderten dann bei *Coccidium* die Art der Bewegung mit Hülfe einer hintern Geissel, aber erst in neuester Zeit wurde die wichtige Entdeckung gemacht, dass dieselben noch eine zweite Geissel besitzen. LÉGER (98) fand dieselbe bei *Barouxia* und *Echinospora* und unabhängig und gleichzeitig mit ihm v. WASIELEWSKI (98) bei *Coccidium oviforme* und einer Coccidie des *Lithobius*. SIEDLECKI (98c) bestätigte das Vorhandensein der Geisseln auch für *Coccidium proprium*. Am genauesten wurde der Bau der Mikrogameten von *Echinospora* durch LÉGER (98c) in der mehrfach citirten Arbeit beschrieben, dessen Beobachtungen meine oben mitgetheilten Befunde an den Coccidien des *Lithobius* im Wesentlichen bestätigen.

Obwohl schon nach den bisherigen Angaben nicht daran gezweifelt werden kann, dass die Geisselbildung bei den Mikrogameten in der Gruppe der Coccidien sehr verbreitet ist, kann sie doch nicht als allgemeiner Charakter der Coccidien aufgestellt werden, weil wir schon zwei Fälle kennen, wo sie sicher fehlt. Bei *Benedenia octopiana* sind nach den Untersuchungen von SIEDLECKI keine Geisseln vorhanden, sondern hier wird die Bewegung nur durch Schlängelungen des sehr lang gestreckten Mikrogametenkörpers bewirkt. Ferner fehlen

sie bei *Adelea ovata*, wo die Verhältnisse ganz anders liegen. Hier ist nämlich der von uns in unserer frühern Arbeit als Mikrogamet bezeichnete grosse, sichelförmige Körper, welcher den Makrogameten aufsucht und sich zum Zweck der Befruchtung ihm anlegt, nicht den Mikrogameten der andern Coccidien homolog, sondern den letztern entspricht nur der vierte Theil desselben, der wirklich in den Makrogameten eindringt. Dass nur dieser Theil dem Mikrogameten gleichwerthig ist, geht auch daraus hervor, dass wir neuerdings beobachten konnten (cf. die *Adelea*-Bearbeitung Siedlecki's), wie nach der Theilung des Kerns in 4 Stücke die letztern sich in die Länge strecken und langsame Schlängelbewegungen ausführen, mit deren Hülfe einer derselben, mit etwas Plasma umgeben, in den Makrogameten hineinwandert. Man kann sich vorstellen, dass secundär bei *Adelea* die Mikrogametenbildung in zwei Abschnitte zerlegt ist, während sie bei den übrigen Coccidien continuirlich verläuft. Man muss nach dieser Auffassung das von uns als Mikrogamet bezeichnete Stadium, das ja nur eine Vorstufe derselben darstellt, Mikrogametoblast nennen.

Ob die Geisseln von den Mikrogameten erst secundär während der phylogenetischen Entwicklung erworben sind oder einen primären Charakter der Coccidien darstellen, lässt sich bei unsern zur Zeit noch sehr geringen Kenntnissen nicht entscheiden; das letztere ist mir plausibler, denn die beiden Formen, welche keine Geisseln besitzen, zeigen in vielen Punkten entschieden secundäre Charaktere und erweisen sich gegenüber dem Typus der Coccidien (*Coccidium*) stark differenzirt, so dass man einen secundären Verlust der Geisseln bei ihnen wohl annehmen kann. Léger scheint derselben Ansicht zu sein, er benutzt die Fähigkeit der Geisselbildung sogar zu phylogenetischen Speculationen, indem er die Coccidien von den Flagellaten ableitet. In einem spätern Capitel werde ich bei Besprechung der Verwandtschaft der Coccidien noch auf diese Frage zurückkommen.

7. Das Heranwachsen und die Reifung der Makrogameten.

Die Differenzirung der Makrogameten tritt um dieselbe Zeit wie die der Mikrogametocyten ein, also vom 5. Tage nach der Infection ab. Wie wir bereits erfahren haben, zeichnen sich die Makrogameten durch den Besitz eigenthümlicher körniger Bildungen aus, die sich später bei der weitern Entwicklung als Reservestoffe erweisen. Die Anhäufung dieser Granula macht sich nun schon in ganz jungen Stadien bemerkbar (Fig. 56). Die Körnchen sind $^1/_2$—2 μ grosse, stark glänzende, kuglige Gebilde und stimmen in ihren optischen und

chemischen Eigenschaften mit den sogen. „plastischen Granula“ überein, die LABBÉ (93, 94) und THÉLOHAN (94) bei verschiedenen Coccidien beobachtet und genauer definirt haben. Das starke Lichtbrechungsvermögen derselben lässt die Makrogameten bei auffallendem Licht weisslich erscheinen, während sie bei durchfallendem opak sind. Im polarisirten Licht erscheinen sie nicht doppeltbrechend. Bei Anwendung von Osmiumgemischen bleibt ihre starke Lichtbrechung auch in Präparaten erhalten, während sie bei Sublimatbehandlung ganz abblassen und in Canadabalsam kaum wahrzunehmen sind, was für die Kernstudien sehr vortheilhaft ist. Iod färbt sie gelb, und sie behalten diese Färbung auch bei nachfolgender Behandlung mit Schwefelsäure. Sie sind weder in verdünnten Säuren, noch Alkalien löslich, ebenso wenig in Aether, Chloroform, Alkohol. In Hämatoxylin, Boraxkarmin, Pikrokarmin bleiben sie ungefärbt; Eosin, Aurantia, Thionin färben sie gleichmässig, ebenso wie das Plasma. Bei Doppelfärbung mit Eosin-Methylgrün (RHUMBLER) werden sie roth tingirt. Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN) färbt sie nicht. Es sind chemisch nicht genauer definirbare Eiweisstoffe, die aber von ähnlichen Reservestoffen anderer Sporozoen (z. B. den Paraglycogengranula, Pyxiningranula etc. der Gregarinen) zu unterscheiden sind. LABBÉ (97a) nennt die Substanz, aus der sie bestehen, „Coccidin“, „qui, sans préjuger de leur nature microchimique, indiquera cependant que les réactions de ces granules sont propres aux Coccidies“.

Es ist von besonderm Interesse für die Bedeutung des Zellkerns, dass diese plastischen Granula bei den jungen Makrogameten stets zuerst in der Nähe des Kerns auftreten und hier beim weitern Wachsthum zunächst am dichtesten gehäuft sind (Fig. 56—58). Hierdurch erhalten diese Stadien ein sehr charakteristisches Aussehen. Sie weisen nämlich 3 verschiedene Zonen auf, eine dunkle äquatoriale und zwei helle polare (Fig. 57, 58). Beim weitern Wachsthum werden aber immer mehr Granula gebildet und erfüllen dieselben dann beim ausgewachsenen Makrogameten das ganze Protoplasma (Fig. 59). Die einzelnen Körnchen liegen in den Alveolen des Plasmas und sind Anfangs klein ($^1/_2$ μ); erst allmählich werden sie grösser und können bei den ausgebildeten Makrogameten einen Durchmesser von 2 μ erreichen. Sie werden erst spät, innerhalb der Cyste, bei der Bildung der Sporozoiten aufgebraucht.

Die Structur des Plasmas ist ähnlich wie bei den Schizonten eine grob alveoläre (Alveolendurchmesser $1^1/_2$—2 μ), und auch hierdurch sind die Makrogameten von den Mikrogametocyten leicht zu unterscheiden.

Die ausgebildeten Makrogameten zeigen ausser den plastischen Granula noch eine andere Sorte von Körnchen im Protoplasma. Dieselben sind kleiner und zeichnen sich durch ihre starke Färbbarkeit mit Hämatoxylin aus. Ob sie identisch sind mit den „chromatoiden Granula" SCHNEIDER's, vermag ich nicht zu sagen; sie wechseln sehr an Menge bei verschiedenen Individuen. Nach SCHNEIDER und LABBÉ sollen sie hauptsächlich in den oberflächlichen Schichten des Plasmas vorkommen [1]; hier liegen sie umgekehrt mehr im Innern.

Besonders stark werden sie mit Eisenhämatoxylin (HEIDENHAIN) tingirt, und bei stärkerer Anhäufung können sie das Studium des Kerns vermittels dieses Farbstoffs verhindern, weil sie beim Ausziehen der Farbe dieselbe länger behalten als das Chromatin des Kerns. Wir werden später sehen, dass diese hämatoxylinophilen Granula bei der Sporulation eigenthümliche Umlagerungen und Veränderungen erleiden. Auch sie sind wohl als Reservestoffe anzusprechen. Sie fehlen den andern Stadien und sind für die Makrogameten charakteristisch.

Der Kern des Merozoits vergrössert bei dem Heranwachsen zum Makrogameten in seinem Innern das Karyosom in derselben Weise wie bei den Schizonten (cf. Fig. 24 u. 29), so dass der Kern des ausgebildeten Makrogameten denselben Bau zeigt wie der des Schizonten (cf. Fig. 29 u. 63a).

Aus den Infectionsversuchen scheint mir hervorzugehen, dass die männlichen Geschlechtsproducte immer etwas in der Entwicklung vor den weiblichen voraus sind. Ich fand 5—6 Tage nach der Infection die Mikrogametocyten schon ausgewachsen und zum Theil bereits in Kerntheilung zur Mikrogametenbildung begriffen, während die Makrogameten noch ganz klein waren (etwa auf dem Stadium, welches Fig. 56 darstellt). Wenn dann am 6.—7. Tage die Makrogameten erwachsen waren und sich zur Reifung anschickten, fanden sich fast gar keine Mikrogametocyten mehr, sondern die meisten Mikrogameten hatten sich schon von den Restkörpern frei gemacht und schwärmten überall im Darminhalt umher. Ich habe aber bei den zahlreichen Lithobien, die ich untersuchte, niemals in einem Darmcanal nur eine Art der Geschlechtszellen beobachtet, sondern stets fanden sich, wenn reife Makrogameten vorhanden waren, auch reife Mikrogameten, so dass ich der Ueberzeugung bin, dass beiderlei Geschlechtszellen von derselben Merozoitengeneration abstammen. Häufig findet man in derselben

1) Es scheint mir aber nicht ausgeschlossen, dass diese Autoren Stadien der multiplen Kernvermehrung vor sich gehabt haben und die „chromatoiden Granula" zum Theil wirkliche Chromatinpartikel sind.

Epithelzelle neben einem Makrogameten auch einen Mikrogametocyten, wie z. B. Fig. 69 es zeigt, wo links der letztere sich gerade in Kerntheilung zur Mikrogametenbildung befindet, während der Makrogamet noch nicht reif ist. Die Erscheinung, dass die Makrogameten immer in der Entwicklung hinter den Mikrogametocyten zurück sind, also offenbar langsamer wachsen, erklärt sich wohl dadurch, dass letztere alle aufgenommene Nahrung direct zum Ausbau ihres Körpers verwenden, während erstere nur einen Theil der Nahrungsstoffe hierzu aufbrauchen, den Rest aber zu Reservestoffen condensiren und für die Zukunft aufheben.

Die während des Wachsthums immer stärker werdenden Differenzen zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen erstrecken sich aber nicht nur auf den eben geschilderten feinern Bau und die Inhaltskörper, sondern auch auf die äussere Gestalt, so dass die entwickelten Makrogameten schon an ihrer Form bei ganz schwacher Vergrösserung von den Mikrogametocyten (und Schizonten) leicht zu unterscheiden sind. Während nämlich die Mikrogametocyten (und Schizonten) schneller in die Breite wachsen und daher allmählich Kugelgestalt annehmen, wachsen die Makrogameten mehr in die Länge und nehmen die Form eines lang gestreckten Rotationsellipsoids an; sobald sie ganz herangewachsen sind, zeigen sie meistens bohnenförmige Gestalt, indem der lang gestreckte Körper sich parallel mit der Oberfläche der Epithelzelle etwas krümmt (Fig. 59, 63).

Bevor der erwachsene Makrogamet befruchtet wird, macht er nun einige Veränderungen durch, welche man, im Vergleich mit den Metazoeneiern, als Reifung bezeichnen kann. Sie beziehen sich hauptsächlich auf den Zellkern, der einen Theil seiner Substanz herauswirft. Während man das Wachsthum des Makrogameten nicht unter dem Mikroskop verfolgen konnte, weil es zu langsam erfolgt, sondern auf die Combination der Stadien angewiesen war, die allerdings hier keinerlei Schwierigkeiten aufweist, kann man den Reifungsprocess, der sich in kurzer Zeit abspielt, leicht im Leben verfolgen und dann sicher die conservirten Stadien desselben combiniren. Man wählt für die Beobachtung solche Darmcanäle, in denen sich recht zahlreiche Makrogameten befinden, die bereits bohnenförmige Gestalt besitzen. Der Zellkern liegt im Centrum der Zelle und markirt sich am lebenden Object sehr klar als helle, fein granulirte Blase, in der das stärker lichtbrechende Karyosom deutlich ins Auge fällt (Fig. 59). Auf gefärbten Präparaten (Fig. 63, 63a) zeigt der Kern dieses Stadiums einen sehr gleichmässig feinnetzigen (alveolären) Bau. Die Chromatin-

körnchen sind sehr klein und gleichmässig in den Knotenpunkten des Netzwerks vertheilt. Eine distincte, doppelt contourirte Membran ist nicht zu erkennen, die Kerngrenze scheint nur durch eine Verdichtung des Chromatingerüstes gebildet zu werden. Das Karyosom liegt im Centrum, enthält im Innern, wie gewöhnlich, einige helle Vacuolen, ist meist homogen gefärbt und lässt nur selten einige dunklere Granulationen erkennen. Das bei den Schizonten über dasselbe Gesagte gilt auch hier. Es ist stets von einem deutlichen Alveolarsaum umgeben. — Mustert man nun die lebenden Makrogameten durch, so bemerkt man bald einige, die gedrungene Gestalt aufweisen, und schliesslich auch solche, die vollkommene Kugelgestalt besitzen; zwischen den bohnenförmigen und den kugligen findet man alle Uebergänge. Während aber die erstern das Karyosom deutlich aufweisen, konnte ich bei letztern trotz der grössten Anstrengung dasselbe nicht auffinden. Die Erklärung für diese merkwürdige Verschiedenheit ergab die directe Beobachtung der Umwandlung eines bohnenförmigen Makrogameten in einen kugligen. Ich hatte einen solchen schon etwa eine Viertelstunde beobachtet und seinen Umriss mit dem Zeichenapparat entworfen; als ich nach einer weitern Viertelstunde wieder eine Zeichnung entwarf, deckte sie sich nicht mehr mit der ersten. Der Makrogamet hatte sich ganz allmählich gerade gestreckt. Nach einiger Zeit krümmte er sich aber wieder, um sich dann nochmals gerade zu strecken. Nachdem er dies noch einmal wiederholt, blieb er gerade und begann nun allmählich seine Längsaxe zu verkürzen und die Queraxe zu verlängern; er contrahirte sich immer mehr; während dieser Gestaltveränderung, die etwa 1 Stunde Zeit beanspruchte, rückte das Karyosom aus dem Centrum des Kerns langsam an die Kerngrenze, und plötzlich, während ich es noch eben deutlich gesehen hatte, war es verschwunden. Wenige Augenblicke später traten auf der Oberfläche des Makrogameten an verschiedenen Stellen kleine, glänzende Tröpfchen auf, und zwar wurden manche derselben mit solcher Gewalt ausgestossen, dass sie mehrere Mikromillim. weit fortgeschleudert wurden und zum Theil tief in das Plasma der Wirthszelle eindrangen. Die Contraction und Abrundung des Makrogameten geht dabei immer weiter. Lag er zu Beginn dicht unter der Oberfläche der Epithelzelle, so tritt er bei seiner Zusammenziehung allmählich aus derselben heraus und liegt, wenn er ganz kuglig geworden ist, schliesslich neben den Resten derselben. Ich habe diesen ganzen Vorgang wiederholt verfolgt, die Zeit, in der er sich abspielte, wechselte zwischen $1^1/_2$—2 Stunden. Fig. 59—62 stellen vier Phasen desselben dar. Fig. 59: der bohnenförmige Makrogamet, Karyosom noch in

der Mitte des Kerns; Fig. 60: die Contraction hat begonnen, das Karyosom ist an die Kerngrenze gerückt. Fig. 61: Karyosom verschwunden, glänzende Körperchen sind ausgestossen, der Makrogamet beginnt aus der Epithelzelle auszutreten; Fig. 62: derselbe ist ganz kuglig geworden.

Die stark lichtbrechenden plastischen Granula, welche das ganze Protoplasma des Makrogameten dicht erfüllen, verhinderten es, das Schicksal des Karyosoms nach seinem Verschwinden aus dem Kern zu verfolgen. Auf gefärbten Präparaten gelang dies aber sehr leicht. Es zeigte sich, dass das Karyosom in dem Moment, in welchem es über die Peripherie des Kerns heraustritt (im Leben der Moment des plötzlichen Verschwindens), sofort in viele grössere und kleinere kuglige Partikel zerfällt, die dann im Leben explosionsartig aus dem Weichkörper ausgestossen werden. Fig. 63—65 stellen diese Stadien dar. In Fig. 63: Kern noch in Ruhe; Fig. 64: das Karyosom ist im Begriff aus dem Kern herauszutreten. Fig. 64a zeigt denselben Kern bei sehr starker Vergrösserung, das Karyosom ist stark gequollen, gegenüber dem ruhenden Stadium, und es sind viel mehr Vacuolen in demselben aufgetreten, das Kerngerüst hat eine längsstreifige Configuration angenommen, die Maschenzüge convergiren nach dem Karyosom, das schon zur Hälfte aus dem Kern heraus ist. Der Kern ist in die Länge gezogen, und es ist interessant, dass seine Längsaxe stets quer oder ein wenig schief zur Längsaxe des Makrogameten liegt (Fig. 64). Niemals habe ich ihn parallel mit der Längsaxe gefunden. Fig. 65 zeigt dann den Zerfall des Karyosoms und die Wanderung seiner Theilstücke nach der Oberfläche.

Ich stelle mir die Mechanik des Vorgangs so vor, dass die consistentern Inhaltsgebilde des Weichkörpers, die plastischen Granula, bei der Zusammenziehung des Makrogameten in der Längsrichtung einen starken Druck auf die Kernblase ausüben und sie in querer Richtung zusammendrücken. Wirkt nun dieser Druck auf einer Seite des Kerns stärker, so wird das festere Karyosom nach der entgegengesetzten Seite verschoben und schliesslich in ähnlicher Weise aus der Kernblase herausgequetscht, wie man einen Kirschkern aus der Kirsche herausgedrückt, indem man sie zwischen zwei Finger nimmt und den Druck nicht auf die Mitte derselben, sondern etwas seitlich ausübt. Nachdem das Karyosom den Kern verlassen, wird es von den härtern plastischen Granula sofort in viele Tröpfchen zerdrückt, die dann bei weiterer Contraction des Plasmas, wie die Wassertröpfchen aus einem Schwamm, aus der Zelle ausgepresst werden. Für diese

Vorstellung spricht auch die Thatsache, dass der Kern nach dem Austritt des Karyosoms seine scharfe Begrenzung verliert; sein Maschenwerk geht in das Plasma über, und einzelne periphere Chromatinpartikelchen liegen schon zwischen den plastischen Granula. Erst nachdem sich der Makrogamet kuglig abgerundet, d. h. nachdem die Contraction beendet ist, zieht sich der Kern wieder zu einem kugligen Bläschen zusammen (Fig. 66).

Die Theilstücke des ausgestossenen Karyosoms lösen sich in kurzer Zeit auf, sie werden am lebenden Object immer blasser, am gefärbten weniger färbbar, und nach $^1/_2$ Stunde ist nichts mehr von ihnen wahrzunehmen.

Durch die hier geschilderte Contraction des Makrogameten werden also zwei Ziele erreicht; erstens die Zelle wird aus der Epithelzelle befreit und fällt in das Darmlumen, wo sie von den Mikrogameten leichter gefunden wird; zweitens wird die chromatische Kernsubstanz durch Ausstossung eines Theils reducirt, denn wir haben bei der Bildung des Karyosoms gesehen, dass das Chromatin wesentlich daran betheiligt ist. Eine andere Art der Reduction, etwa wie bei andern Protozoen (Heliozoen, cf. Schaudinn, 96b, und Hertwig, 98) und den Metazoen durch Kerntheilung, findet sich hier sicher nicht, denn ich habe die Makrogameten, Stadium für Stadium, continuirlich bis zur Befruchtung verfolgt und ausser der Ausstossung des Karyosoms nichts, was auf eine andersartige Reduction hinweist, wahrgenommen. Der ganze Vorgang stimmt auch sehr gut zu der Art der Reduction, welche wir bei der Bildung der Mikrogameten kennen gelernt haben. Auch hier geht das Karyosom der Mikrogametocyten zu Grunde. Derartige primitive Vorgänge sind ausser bei Coccidien meines Wissens noch nicht direct beobachtet. Bei dieser Gruppe aber scheinen auch recht bedeutende Verschiedenheiten vorzuliegen. So wird bei dem nahe verwandten *Coccidium lacazei* das Karyosom nicht ausgestossen, sondern es bleibt während des ganzen Befruchtungsactes im Kern [1]), wird dann aber im Kern aufgelöst und später ein Theil der Kernsubstanz ausgestossen; ähnlich scheint es nach Siedlecki (98) bei *Coccidium proprium* Schn. der Tritonen zu sein, wo die ausgestossene Kernsubstanz im Plasma verbleibt und hier allmählich zu Grunde zu gehen scheint (ganz in derselben Weise, wie wir es bei der Bildung der Mikrogameten gesehen haben, wo das Karyosom im Restkörper

1) Ebenso geht auch bei der Mikrogametenbildung dieser Form das Karyosom der Mikrogametocyten nicht zu Grunde, sondern betheiligt sich an der Kernvermehrung. Erst in der Copula findet die Ausstossung des Karyosoms des eingedrungenen Mikrogameten statt.

zurückgelassen wird). Auch bei *Adelea* wird ein Theil des Chromatins ausgestossen. SIEDLECKI (99) sagt hierüber Folgendes: „Ce phénomène d'expulsion d'une partie de la chromatine femelle doit-il être considéré comme une reduction ou comme une épuration nucléaire? En présence de ces faits que le karyosome, qui renferme une quantité considérable de chromatine, n'en abandonne aucune trace, et sert ensuite à la reconstitution du réseau chromatique, nous pensons que l'on a affaire à une épuration nucléaire. Les parties nucléaires qui vont servir à à la reproduction, condensées en partie dans le karyosome, restent, et le réseau, dont la chromatine jouait probablement un rôle dans l'alimentation et l'assimilation de la cellule coccidienne, est en grande partie rejeté." Wenn hiernach also die Ausstossung der Kernsubstanz bei *Adelea* und *Coccidium lacazei* als „épuration" aufzufassen wäre, müsste man die Ausstossung des ganzen Karyosoms bei *Coccidium schubergi* als „reduction" bezeichnen, was bei so nahe verwandten Formen doch recht unwahrscheinlich ist. Ich glaube, dass wir hierüber gar nichts aussagen können, wir wissen nur, dass bei den bisher untersuchten Coccidien vor oder nach der Befruchtung ein Theil des Kerns zu Grunde geht, d. h. die Kernsubstanz wird verringert, und nur in diesem weitesten Sinne kann man von Reduction sprechen. Von der physiologischen Bedeutung dieser Vorgänge können wir nichts aussagen. Sie aber direct mit der complicirten Reduction bei der Richtungskörperbildung der Metazoeneier in Beziehung zu bringen, scheint mir, solange wir keine Uebergänge haben, nicht gut möglich. Hier, bei diesen Protozoen, können wir daher auch nichts mit der Vererbungstheorie anfangen. Dieselbe ist ja nur auf die complicirten Vorgänge der Mitose zugeschnitten und versagt bei den primitiven Verhältnissen der Coccidien vollständig. Trotzdem vererben dieselben aber auch ihre feinsten Eigenthümlichkeiten ganz genau. In neuerer Zeit mehren sich die Angaben, dass auch bei den Metazoeneiern vor der Befruchtung in einfacher Weise Chromatintheile aus dem Kern eliminirt werden, bei genauerm Studium werden sich vielleicht hier Beziehungen zu der Kernreduction auffinden lassen.

8. Die Befruchtung.

Wie im vorigen Capitel erwähnt wurde, besitzt der Kern des Makrogameten nach der Ausstossung des Karyosoms eine unregelmässige Gestalt, seine Grenzen sind verschwommen. Sobald aber der Makrogamet Kugelgestalt angenommen hat, rundet sich auch der Kern ab und wird wieder deutlicher begrenzt; gleichzeitig rückt er aus

dem Centrum heraus und nähert sich der Oberfläche der Zelle. Auf diesem Stadium tritt die Befruchtung ein. Stets findet man die Makrogameten jetzt von Mikrogameten umschwärmt. Betrachtet man die Oberfläche der erstern genauer, so bemerkt man an einer Stelle eine kleine Hervorwölbung (Fig. 7). Dieser Buckel besteht aus vollkommen hyalinem Protoplasma; bei starker Vergrösserung und anhaltender Betrachtung zeigt er sehr langsame amöboide Bewegungen, derart, dass er sich allmählich in eine feine Spitze auszieht, die sich etwas hin und her krümmen kann und sich dann wieder abflacht. Dieser Plasmahöcker findet sich stets an der Stelle der Oberfläche, welcher der Kern am nächsten liegt. Er dient als Empfängnisshügel, denn in seine Kuppe dringt die Spitze des befruchtenden Mikrogameten ein. Es ist interessant, dass die umschwärmenden Mikrogameten stets nur an diesem durch die Nähe des Kerns und den Empfängnisshügel bezeichneten Pol des Makrogameten zu finden sind. Das hyaline Plasma des kleinen Empfängnisshöckers setzt sich in das Innere des Makrogameten bis zum Kern fort; da es schwer wahrzunehmen ist, macht sich bei schwacher Vergrösserung und bei nicht sehr günstiger Abblendung bei der Ansicht von oben nur ein heller Fleck, im optischen Längsschnitt von der Seite eine helle Einstülpung bemerkbar, die man als Mikropyle ansehen könnte.

Es ist nicht schwierig, den Befruchtungsvorgang selbst direct am lebenden Object zu beobachten, und ich habe dieses höchst interessante Schauspiel wiederholt genossen. Ich muss sagen, dass es zu den anziehendsten mikroskopischen Genüssen gehört, die mir die Protozoen bisher geboten haben. Bevor ich darauf eingehe, müssen wir aber noch die Frage erörtern, wann und wie die Mikrogameten die Makrogameten aufsuchen und finden. Gerade mit dieser Frage habe ich mich bei unserm *Coccidium* recht lange beschäftigt und glaube auch einige positive Angaben machen zu können.

Schon im vorigen Capitel habe ich erwähnt, dass stets schon schwärmende Mikrogameten im Darminhalt zu finden sind, wenn die Makrogameten erst zur Reifung schreiten. Wenn man unreife Makrogameten im Gesichtsfeld hat, so kann man häufig ganz in der Nähe zahlreiche Mikrogameten sich umhertummeln sehen, die gar keine Notiz von dem Makrogameten nehmen, sie bewegen sich an ihm vorbei und huschen durch das Gesichtsfeld, ohne dass ihre Bahn irgend wie von demselben beeinflusst wird. Ganz anders wird die Sache, sobald die Theilstücke des Karyosoms auf der Oberfläche des Makrogameten bei der Reifung erscheinen. Sobald diese glänzenden Tröpfchen

ausgetreten sind, werden plötzlich alle in der Nähe befindlichen Mikrogameten, wie von einem Magneten, angezogen, sie stürzen mit beschleunigter Geschwindigkeit von allen Seiten auf dem kürzesten Wege zum Makrogameten heran und umwimmeln denselben eine Zeit lang rings umher, keine Stelle seiner Oberfläche wird zunächst bevorzugt. Ich habe festzustellen versucht, auf welche Entfernung diese Anziehungskraft auf die Mikrogameten wirkt, aber recht verschiedene Zahlen gefunden, die kürzeste Entfernung, bei der ich keine Anziehung beobachtete, betrug in einem Falle 48 μ, die weiteste, bei der noch eine Ablenkung des Mikrogameten von seiner Bahn bemerkbar war, 130 μ. Interessant war es mir oft, zu beobachten, wie plötzlich sich die Einwirkung des Makrogameten äusserte; z. B. ein Mikrogamet wimmelte ganz ziellos in einiger Entfernung vom Makrogameten umher, der letztere hatte schon etwa vor 10 Minuten sein Karyosom ausgestossen, da bemerke ich, wie mit einem Ruck der Mikrogamet still steht und dann sofort in gerader Linie sich auf den Mikrogameten zu bewegt. Es war also offenbar bei seinen Bewegungen zufällig in die Wirkungssphäre des Makrogameten gerathen. Wie stark diese Anziehungskraft wirkt, geht aus folgender Beobachtung hervor: der reife Makrogamet lag in einer Gruppe von Epithelzellen versteckt, selbst durch diese bohrten sich die Mikrogameten hindurch und gelangten auf ziemlich geradem Wege zur Oberfläche des Makrogameten. Das Zusammenfallen der Ausstossung des Karyosoms und der Beginn der Mikrogametenanziehung führten mich natürlich auf den Gedanken, dass die Vorgänge in ursächlichem Zusammenhang mit einander stehen könnten, was durch meine weitern Beobachtungen mir noch wahrscheinlicher wurde. Meist finden sich nämlich die Karyosompartikel über die ganze Oberfläche des Makrogameten zerstreut, in allen diesen Fällen waren auch die Mikrogameten über die ganze Oberfläche verbreitet. In wenigen Fällen fand ich dieselben aber nur auf einer Seite, und hier waren auch die tanzenden Mikrogameten nur auf dieser Seite zu beobachten. Von besonderer Beweiskraft war folgende Beobachtung: Im Gesichtsfeld lag ein bohnenförmiger Makrogamet und in etwa 20 μ Entfernung ein Mikrogametocyt, der soeben auf seiner Oberfläche die Mikrogameten bildete; dieselben zeigten schon die langsamen Bewegungen, die ihrer vollständigen Ablösung von dem Restkörper vorausgehen. Während der Beobachtung vollzog sich die Reifung des Makrogameten, das Karyosom wurde ausgestossen, doch durch Zufall nur in wenige Theile zerstückelt, die alle nach der dem Mikrogametocyten abgekehrten Seite austraten. Es vergingen ca. 10 Minuten, da lösten

sich plötzlich alle fertigen Mikrogameten (wenige noch unreife blieben zurück) von dem Restkörper ab und bewegten sich auf den Makrogameten zu. Anfangs tummelten sie sich auf der nächstliegenden Seite umher, nach wenigen Minuten hatten sich aber alle auf die andere Seite, wo die Karyosomreste lagen, begeben und bewegten sich zwischen denselben umher. Hieraus scheint mir mit grosser Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, dass die Anziehung von den Theilen des ausgestossenen Karyosoms ausgeübt wird. Ich stelle mir diesen Vorgang in ähnlicher Weise vor, wie nach den schönen Untersuchungen Pfeffer's die Apfelsäure auf die männlichen Schwärmer des Farnkrauts durch Chemotaxis anziehend wirkt. Wir haben ja gesehen, dass die Karyosomtheile nach ihrer Ausstossung schnell aufgelöst werden; die hierbei frei werdende Substanz verbreitet sich allmählich, an Concentration nach der Peripherie der Ausbreitungssphäre abnehmend, im Darmsaft. Sobald die Mikrogameten, die, wie wir annehmen wollen, eine Affinität zu dieser Substanz besitzen, in ihre Ausbreitungssphäre gelangen, werden sie durch die differenten Concentrationsgrade, welche ihren Körper treffen, so gerichtet, dass die vordere Spitze in die stärker concentrirte Schicht zu liegen kommt, wobei sie die Richtung nach der Reizquelle erhalten, welcher sie zustreben, solange an ihrem Vorderende stärkere Concentrationsgrade sich befinden als am Hinterende[1]).

Im Hinblick auf diesen Gedankengang ist die Thatsache von Interesse, dass die Zahl der Mikrogameten, welche sich um einen Makrogameten versammeln, begrenzt ist. Ich habe zahlreiche Präparate durchgesehen, um die Höchstziffer der sich versammelnden Mikrogameten festzustellen. Der Durchschnitt beträgt 12—14, die höchste Zahl fand ich in nur 3 Fällen mit 18 Mikrogameten erreicht. Beobachtet man am lebenden Object solche Stadien, wo 14—18 Mikrogameten bereits den Makrogameten umgeben, so bemerkt man leicht, dass zufällig in die Nähe kommende Mikrogameten nicht mehr angezogen werden, sondern ruhig ihre Bahnen weiter ziehen. Die Erklärung für dieses merkwürdige Verhalten ist vielleicht darin zu suchen, dass die bei der Auflösung der Karyosomstücke frei werdende Substanz von den Mikrogameten wieder gebunden wird und dass hierzu die Zahl von 14—18 derselben genügt. — Nach diesen Vorbemerkungen wende ich mich zur eigentlichen Befruchtung. Während die Mikrogameten, angelockt durch die Karyosomtröpfchen, den Makrogameten

1) Cf. O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893, p. 97.

umschwärmen, rundet sich dieser kuglig ab, sein Kern rückt nach der Peripherie, und der Empfängnisshügel wird gebildet, wie ich dies oben geschildert habe; während dieser Vorgänge sind die Karyosomtröpfchen ganz aufgelöst und verschwunden; diese beiden Processe, die Vorbereitungen des Makrogameten zum Empfang der Mikrogameten und die Auflösung der Karyosomtheile, gehen also Hand in Hand und dauern ungefähr $^1/_2$ Stunde. Sobald der Kern des Makrogameten nach der Peripherie gerückt ist, sammeln sich die bisher zerstreuten Mikrogameten alle an der Stelle der Oberfläche, welcher der Kern am nächsten liegt. Es scheint also auch hier wieder eine anziehende Wirkung von der Kernsubstanz ausgeübt zu werden. Die Mikrogameten sind alle mit ihren Spitzen auf den Empfängnisshügel zu gerichtet. Sobald nun ein Mikrogamet den letztern mit seiner Spitze berührt, bleibt er daran kleben, und das hyaline Protoplasma zieht sich zurück, den Mikrogameten mit sich ziehend. Durch die hierbei entstehende kleine Einsenkung zwängt sich nun der Mikrogamet mit Hülfe seiner nach hinten gerichteten Geisseln und durch Knickbewegungen seines Körpers in das Innere des Makrogameten hinein. Die kleine, trichterartige Einsenkung ist gerade nur so breit, dass der Körper eines Mikrogameten sich hindurch drängen kann. Es dringt daher auch stets nur ein einziger Mikrogamet ein. Fig. 71 und 72 zeigen 2 Stadien dieses Processes nach dem Leben, Fig. 79 nach einem Präparat. Hier bemerkt man, dass der weibliche Kern schon wieder anfängt sich nach der Mitte der Zelle zurückzuziehen. Er hat sich nach der Mitte in eine Spitze ausgezogen, und seine Maschen beginnen eine längsstreifige Anordnung anzunehmen.

Nachdem der Mikrogamet ganz in den Makrogameten eingedrungen ist, wird die Mikropyle, d. h. die trichterartige Einsenkung, durch die er seinen Weg genommen hatte, durch einen kleinen Pfropf einer etwas stärker lichtbrechenden Substanz sofort verschlossen (Fig. 73 u. 80), und gleichzeitig tritt auf der ganzen Oberfläche eine hyaline Schicht auf, die, Anfangs kaum wahrnehmbar, allmählich an Lichtbrechungsvermögen zunimmt und in kurzer Zeit die ganze Zelle als dichte Membran umhüllt (Fig. 73, 80).

Die ausgesperrten Mikrogameten stellen nun allmählich ihre Bewegungen ein und legen sich auf der Oberfläche des Makrogameten um die verstopfte Mikropyle zur Ruhe; hierbei nehmen sie bei unserer Form stets eine charakteristische ringförmige Lagerung an, wie Fig. 72a und b es bei der Ansicht von oben zeigen. Sie liegen alle auf der Seite und haben ihre concave Unterseite der Mikropyle zugewandt.

Sie gehen hier langsam zu Grunde und verschmelzen hierbei zu einem unregelmässigen Chromatinklumpen, den man noch lange auf der Oberfläche der Cyste findet (Fig. 84); schliesslich wird er aber auch aufgelöst.

Der eingedrungene Mikrogamet krümmt sich, nachdem er mit seiner Spitze den Kern des Makrogameten erreicht hat, zu einem Knäuel zusammen und lagert sich der Oberfläche des weiblichen Kerns auf (Fig. 73, 80), niemals dringt er in denselben ein; schliesslich ist nichts mehr von seiner ursprünglichen Gestalt zu entdecken, er stellt beim lebenden Object einen stark lichtbrechenden, beim gefärbten einen stark tingirbaren, unregelmässigen, compacten Klumpen dar. Der weibliche Kern hat sich noch mehr in die Länge gestreckt und die Mitte der Zelle erreicht, die Anordnung des Chromatingerüsts in parallelen Längsreihen, die nach den beiden Polen des spindelförmigen Körpers convergiren, ist noch regelmässiger geworden, und diese Längsreihen markiren sich auch recht deutlich am lebenden Object (Fig. 73 u. 80). Der ganze Befruchtungsprocess hat sich von dem Beginn des Eindringens des Makrogameten bis zu diesem Stadium etwa in dem Zeitraum von 1 Stunde abgespielt. Die vollständige Verschmelzung der beiden Kerne erfolgt nun so langsam, dass man sie nicht direct verfolgen kann; ich habe das in Fig. 73 gezeichnete Stadium 2 Stunden beobachtet, ohne eine Veränderung wahrzunehmen. Doch sind diese Stadien mit dem lang gestreckten weiblichen Kern so leicht zu erkennen, dass man bei der Combination der nun folgenden Stadien keinen Irrthum begehen kann.

Der männliche Kern lockert sich allmählich durch Flüssigkeitsaufnahme auf und nimmt körnige Structur an (Fig. 74 u. 81), das hyaline Plasma, welches ihn umgab, ist verschwunden, und die plastischen Granula treten bis zu seiner Oberfläche heran. Auch die Andeutung der Mikropyle ist nicht mehr wahrzunehmen, die dicker gewordene Cystenhülle liegt glatt der ganzen Oberfläche auf, und nur das Conglomerat der abgestorbenen Mikrogameten deutet noch die Stelle an, wo die Invasion ihres begünstigten Genossen stattgefunden hat. Der weibliche Kern ist noch mehr in die Länge gestreckt und erreicht mit seiner Spitze schon beinahe die Oberfläche.

Der männliche Kern lockert sich immer mehr auf und nimmt allmählich die streifige Structur des weiblichen an; er verschmilzt vollständig mit ihm, und es wird von den beiden Kernen eine lang gestreckte Spindel gebildet, die mit ihren Spitzen die gegenüber liegenden Cystenwände berührt (Fig. 75, 82). Nur der Mikrogameten-

haufen deutet noch den männlichen Pol dieser Spindel an, an ihrer Structur sind keine Differenzen mehr wahrzunehmen; die Maschenzüge erstrecken sich continuirlich von einem Pol zum andern. Diese eigenthümliche Kernfigur ist schon von andern Autoren (SCHNEIDER, LABBÉ u. A.) gesehen worden, aber natürlich nicht richtig erkannt. Sie wurde stets als Kerntheilungsspindel gedeutet, womit sie gar nichts zu thun hat, und galt als Beweis für das Vorkommen echter Karyokinese bei den Coccidien. LABBÉ hatte sogar Centrosomen bei solchen Spindeln entdeckt, die schon SIEDLECKI (98) als Kunstproducte zurückgewiesen hat.

Mit der vollständigen Verschmelzung der Kerne ist die Copulation vollendet und die Oocyste ausgebildet.

Recht abweichend stellt sich der Befruchtungsvorgang bei *Coccidium lacazei* dar. Schon bei Besprechung des Reifungsprocesses wurde erwähnt, dass hier das Karyosom nicht ausgestossen wird, sondern während der Befruchtung im Kern bleibt. Es blieb mir hier daher räthselhaft, wie die Mikrogameten die Makrogameten auffinden. Hier versammeln sie sich aber auch in abweichender Weise ganz allmählich, und man findet noch jugendliche, nicht erwachsene Makrogameten schon häufig von Mikrogameten umringt. Das Eindringen des Mikrogameten erfolgt dann in derselben Weise wie bei *Coccidium schubergi* (auch *Klossia* und *Coccidium proprium* verhalten sich nach SIEDLECKI ähnlich). Die Copulationsstadien sind aber leicht durch die Gestalt und den Besitz des Karyosoms von denen des *Coccidium schubergi* zu unterscheiden; bei letzterm ist die Copula kuglig, bei *Coccidium lacazei* stets in Gestalt eines länglichen Rotationsellipsoids (cf. die Figur in SIEDLECKI's und meiner vorläufigen Mittheilung, 97). Bei *Adelea* weicht die Copulation ganz ab, indem hier schon die Mutterzellen der Mikrogameten die Makrogameten vor deren Reifung aufsuchen und dann auf ihrer Oberfläche 4 Mikrogameten bilden, von denen nur einer eindringt (cf. SIEDLECKI, 99). Bei allen bisher genauer untersuchten Coccidien [*Klossia octopiana* (SIEDLECKI, 98), *Coccidium lacazei* und *schubergi* (SCHAUDINN), *proprium* (SIEDLECKI, 78), *Adelea ovata* (SCHAUDINN u. SIEDLECKI, 97)] zeigen sich mancherlei Differenzen bei der Befruchtung, die uns warnen müssen, Einzelbeobachtungen bei den Protozoen zu verallgemeinern. Nur das Stadium der merkwürdigen Copulationsspindel (Fig. 82) findet sich in übereinstimmender Weise bei den erwähnten Formen. Leider vermögen wir über seine Bedeutung nichts Sicheres auszusagen.

9. Die Bildung der Sporocysten.

Nachdem der männliche und weibliche Kern innerhalb des Makrogameten vollständig verschmolzen sind, bleibt der Kern der Copula noch eine beträchtliche Zeit im Ruhezustand. Die Cystenhülle wird immer dichter und undurchlässiger, was sich nicht nur durch ihr stärker werdendes Lichtbrechungsvermögen documentirt, sondern auch durch die schwere Färbbarkeit der Cysten auf diesem Stadium (man muss meistens 2—3 Tage lang färben) bewiesen wird. Meist verlassen die Sporonten schon in diesem Zustand, wenn der Kern noch die lang gestreckte spindelförmige Gestalt besitzt, den Darm des Wirthes mit den Fäcalien und machen die Sporogonie ausserhalb desselben durch. Wenn man die Faeces mit den Cysten in eine feuchte Kammer bringt, kann man die Bildung der Sporocysten und Sporozoiten continuirlich verfolgen. Sie vollzieht sich in einer Zeit von 2—3 Tagen. Ein Theil der Sporonten macht aber seine ganze Entwicklung bis zur Ausbildung der Sichelkeime im Darmcanal des Wirthes durch. Manche Makrogameten sitzen tief im Darmepithel, wir haben aber gesehen, dass auch hierhin die Mikrogameten sich durcharbeiten und dieselben befruchten. Solche Formen machen ihre ganze Entwicklung im Epithel durch und gelangen erst allmählich mit der Regeneration des letztern in das Lumen des Darms und dann in die Aussenwelt. Ich habe nur an den nach aussen gleich zu Anfang abgelegten Cysten die Sporogonie im Leben verfolgt, mich aber auf Präparaten überzeugt, dass sie im Darm in derselben Weise verläuft.

In der abgelegten Cyste behält der Kern meist noch 24 Stunden die spindelförmige Gestalt bei. Manche Cysten bleiben überhaupt auf diesem Stadium stehen und gehen dann allmählich zu Grunde, während dicht neben ihnen gelegene sich weiter entwickeln. Es ist wenig wahrscheinlich, dass diese Entwicklungshemmung durch äussere Verhältnisse bedingt ist. Leider habe ich die Gründe hierfür nicht ausfindig machen können, denn auch in ihrem Innern zeigten die Cysten keine wahrnehmbare Abweichung von dem normalen Bau.

Dass auch bei der normalen Entwicklung der Kern so lange die spindelförmige Gestalt beibehält, ist schwer zu erklären. Man könnte daran denken, dass die vollständige Vermischung der männlichen und weiblichen Kernbestandtheile so lange Zeit in Anspruch nimmt, denn auch bei der Befruchtung der höhern Thiere dauert die vollständige Verschmelzung der Kernbestandtheile in manchen Fällen (z. B. Cope-

poden nach HÄCKER) sehr lange. Dort sind aber auch die mütterlichen und väterlichen Kernbestandtheile in dem Copulationskern noch zu unterscheiden, hier aber nicht mehr, auch zeigt die Spindel keinerlei Umlagerungen und Veränderungen in ihrem Innern, sondern sie scheint vollständig in Ruhe zu verharren. Erst nach ungefähr 24 Stunden beginnt sie sehr langsam ihre Gestalt zu verändern. Doch geschieht dies so allmählich, dass man es nicht mit dem Auge verfolgen kann. In einem Zeitraum von 3—4 Stunden zieht sich die Spindel im Centrum der Cyste zu einem kugligen Kern zusammen, hierbei werden die spitzen Pole allmählich flacher, die Längsstreifung, die durch eine parallele Anordnung der Maschenzüge bedingt ist, verschwindet, und das Netzwerk nimmt eine unregelmässige Configuration an (Fig. 83). Eine Kernmembran ist während des ganzen Processes nicht zu erkennen. Solange der Kern Spindelgestalt besass, war er aber wenigstens scharf begrenzt (Fig. 82), diese Begrenzung verschwindet bei der Zusammenziehung, es macht schliesslich den Eindruck, als ob die Kernsubstanzen in einer mit heller Flüssigkeit gefüllten Höhle flottirten (Fig. 83). Ich erkläre mir dieses Bild als dadurch entstanden, dass das Maschen- oder Alveolenwerk des Linins bei seiner Zusammenziehung Kernsaft abgegeben hat, der nicht sofort in das zähere Protoplasma abfliessen kann. Hierfür spricht auch, dass im Centrum des Kerns die Lininmaschen am engsten sind und die Chromatinkörnchen am dichtesten gedrängt liegen, während gegen die Peripherie hin die Structur immer lockerer wird. Im Leben ist auf diesem Stadium der Kern wegen des hellen Hofes ausserordentlich deutlich zu erkennen, ein Beweis, dass diese Flüssigkeitsansammlung nicht ein durch die Conservirung hervorgerufenes Kunstproduct ist. Die Zusammenziehung der Kernsubstanzen schreitet immer weiter fort, allmählich wird auch der helle Hof kleiner, d. h. das körnige Protoplasma rückt näher an das Lininmaschenwerk heran, was wohl dadurch erklärt werden kann, dass der Kernsaft langsam in das Protoplasma eindringt; das Maschenwerk des Kerns wird dichter und gleichmässiger, und schliesslich wird auch die Abgrenzung desselben gegen das Protoplasma wieder deutlicher. Die Gesammtmasse des Kerns nimmt nun kaum die Hälfte des frühern Raums ein (Fig. 84).

Jetzt rückt der Kern an die Peripherie der Zelle (Fig. 85) und macht eine Reihe merkwürdiger Veränderungen durch, bevor er zur Theilung schreitet. Die Chromatinkörnchen beginnen sich in mäandrischen Reihen anzuordnen (Fig. 91) und innerhalb derselben mit einander zu verschmelzen; sie formen auf diese Weise ein lockeres Faden-

knäuel (Fig. 92). Die Lininstructur verschwindet allmählich; es scheint, dass diese Substanz beim Aufbau des Chromatinfadens als Grundsubstanz verwendet wird, das Chromatin verdeckt sie aber ganz. Der dünne, lange, vielfach aufgeknäuelte Chromatinfaden zieht sich nun stark zusammen, er wird hierbei sehr dick und bildet schliesslich nur 5—6 Windungen. Fig. 86 u. 93 zeigen dieses auffallend grobe Knäuel, das auch im Leben sehr deutlich hervortritt. Nach den bisherigen Umlagerungen der Kernsubstanzen konnte man meinen, dass der Kern sich zu einer typischen Mitose vorbereite, die Bildung des Fadenknäuels zeigt die grösste Uebereinstimmung mit der Spirembildung bei der Karyokinese der höhern Thiere. Die weitern Kernveränderungen sind aber nun ganz abweichend. Der dicke Chromatinfaden zerfällt in eine Anzahl ganz verschieden grosser Chromatinbrocken, zwischen denen wieder ein achromatisches Netzwerk sichtbar wird (Fig. 94). Die grössern Chromatinkörper theilen sich in kleinere, bis alle ungefähr die gleiche Grösse haben, das Lininmaschenwerk wird gleichmässiger, und schliesslich ist der Zustand erreicht, auf welchem der Kern sich schon vor der Knäuelbildung befand (Fig. 95). Der einzige erkennbare Unterschied besteht darin, dass jetzt die Kernstructur etwas gröber ist als vorher. Die Chromatinkörner sind etwas grösser und weniger zahlreich.

Während diese Kernveränderungen stattgefunden haben, sind auch im Protoplasma Umlagerungen vor sich gegangen. Die kleinen, mit Eisenhämatoxylin stark färbbaren Körnchen, die bereits früher erwähnt wurden (Fig. 79—84), waren, solange der Kern im Centrum (Fig. 83, 84) lag, durch das ganze Protoplasma zerstreut. Als der Kern an die Peripherie rückte, begannen sie sich zu kleinen Gruppen zu vereinigen (Fig. 85), die dann alle zu einem einzigen Haufen im Centrum der Zelle zusammenrückten (Fig. 86). Hier bleiben sie bis zur Theilung der Zelle in die Sporocysten liegen (Fig. 87—90, 99a).

Bei der nun erfolgenden Kerntheilung bleibt der Kern an der Oberfläche der Zelle. Er streckt sich in die Länge und zwar stets in tangentialer Richtung, das Maschenwerk des Linins ordnet sich hierbei in parallelen Längszügen an, wie dies ja von zahlreichen Protozoenkernen schon bekannt ist (Fig. 87 u. 96). Bei der weitern Längsstreckung nimmt der Kern hantelförmige Gestalt an (Fig. 88, 97). Das Verbindungsstück wird immer dünner, hierbei krümmt sich die Hantel, wie Fig. 89 es zeigt, bis sie parallel zur Oberfläche liegt, und schnürt sich schliesslich in zwei gleiche Hälften durch. Nach der Durchschnürung ist sofort in den beiden Tochterkernen die streifige

Anordnung des Lininmaschenwerks verschwunden (Fig. 98). Der von der Durchschnürung herrührende Zipfel wird langsam eingezogen, und die beiden Kerne runden sich ab, um alsbald wieder zur Theilung zu schreiten, die genau so wie die eben beschriebene verläuft. Charakteristisch ist auch für diese Theilung, dass die Kerne sich in tangentialer Richtung in die Länge strecken, doch so, dass ihre beiden Längsaxen auf einander senkrecht stehen. Im Hantelstadium bilden die beiden Kerne daher eine kreuzförmige Figur, wenn man sie von oben betrachtet, die vier Tochterkerne liegen dann gleichmässig vertheilt in den Quadranten des Kreises (Fig. 90).

Die hier geschilderte Kerntheilung unterscheidet sich wesentlich von der bei der Schizogonie beschriebenen. Hier fehlt das Karyosom und die Zwischenkörper. Ueberhaupt verläuft die Kerntheilung einfacher, sie erinnert am meisten an die Theilung des Makronucleus mancher Infusorien, bei der auch eine Längsstreifung, die von einer Anordnung der Kernsubstanzen in parallelen Reihen herrührt, sich bemerkbar macht. Auch mit der Kerntheilung von *Ceratium*, wie sie durch Lauterborn (95) beschrieben ist, wäre sie zu vergleichen.

Schon während der Kerntheilung hat sich der Inhalt der Cyste etwas contrahirt (Fig. 90), es ist zwischen Protoplasma und der Cystenhülle ein schmaler, mit Flüssigkeit erfüllter Spaltraum aufgetreten, der sich allmählich vergrössert. Erst nach vollendeter Kerntheilung, nachdem die vier Tochterkerne sich abgerundet haben, beginnt die Theilung des Protoplasmas. Die Bildung der Sporoblasten erfolgt durch gleichzeitigen Zerfall in vier Theilstücke. Diese Art der Zelltheilung, die am meisten Aehnlichkeit mit der superficiellen Furchung der Metazoeneier hat, ist charakteristisch für die Sporoblastenbildung der Coccidien überhaupt, wie die neuern Beobachter übereinstimmend angeben. Die abweichenden Angaben der ältern Forscher, wie Stieda (65), Balbiani (84), L. Pfeiffer (88) u. A., die bei *Coccidium* behaupteten, dass der Cysteninhalt erst in zwei und dann erst in vier Stücke getheilt wird, können nicht auf Beobachtungen beruhen, sondern nur Annahmen sein. Schuberg gebührt das Verdienst, zuerst hierauf hingewiesen zu haben, er sagt: „Man muss die Bildung der Sporoblasten als Theilung und nicht als Knospung auffassen. Diese Ansicht stimmt mit dem überein, was von andern Coccidien bekannt ist, und schliesst auch näher an den Theilungsmodus der Gregarinen an, wo ja ebenfalls eine simultane Sporenbildung stattfindet.“ Ich habe die Theilung des Cysteninhalts zweimal am lebenden Object verfolgt. Dieselbe erfolgt bei *Coccidium schubergi* sehr langsam. In beiden

Fällen war die Abschnürung der Sporoblasten erst 3 Stunden nach vollendeter Kerntheilung beendigt. Während der ersten 2 Stunden macht das Protoplasma nur sehr träge amöboide Bewegungen, in der Art, dass sich fast unmerkbar an einer Stelle der Oberfläche eine sanfte Erhebung hervorwölbt und dann wieder eingezogen wird, um an einer andern Stelle aufzutreten. Bei diesem wechselnden Spiel hat man den Eindruck, als ob die Zelle wiederholt Anläufe nimmt, um sich zu furchen, es aber nicht fertig bringt. Schliesslich bleibt aber doch ein solcher Buckel bestehen, es gesellen sich allmählich drei weitere hinzu, und die Furchung beginnt. Während dieser Vorgänge auf der Oberfläche der Zelle sind auch im Innern des Plasmas Veränderungen vor sich gegangen. Schon während des Auseinanderrückens der vier Tochterkerne treten zwischen den stark glänzenden „plastischen Granula" kleine, viel blassere Tröpfchen auf, so unmerklich, dass man ihre Entstehung nicht verfolgen kann. Während diese homogenen, hellen Kügelchen an Menge zunehmen, nehmen die dunkeln plastischen Granula ab; es scheint demnach, als ob sie auf Kosten der letztern entständen und vielleicht nur Umwandlungsproducte derselben sind. Anfangs sind diese Gebilde nicht grösser als die plastischen Granula; sie liegen stets in den centralen Theilen der Zelle, nie an der Oberfläche. Bei den amöboiden Bewegungen des Plasmas werden die Bestandtheile desselben durch sehr langsame Strömungen hin und her verlagert. Es ist nun sehr interessant, dass hierbei die vier Kerne nicht nur ihre gleichmässigen Abstände, sondern auch ihre Lage genau beibehalten, wie ich mich mit Hülfe des Ocularmikrometers überzeugen konnte. Anders die kleinen, hellen Tröpfchen: sie werden hin und her geschoben und kommen mit einander in Berührung; sobald dies geschieht, verschmelzen sie mit einander zu grössern Kugeln. Diese Verschmelzungen vollziehen sich so lange, bis schliesslich alle Kugeln sich zu 8 grossen sphärischen Körpern vereinigt haben, die sich während der Verschmelzungen allmählich regelmässig auf die Quadranten des Zellkörpers vertheilt haben, und zwar liegen neben jedem der 4 Zellkerne 2 Kugeln, wie es Fig. 77 zeigt. Diese regelmässige Anordnung der Kugeln fällt stets mit dem Beginn der Abfurchung der Sporoblasten zusammen (Fig. 77). Die physiologische Bedeutung dieses merkwürdigen Zusammentreffens ist mir vollkommen unklar geblieben.

Die vier Buckel sind zu Anfang der Abschnürung über Kreuz gestellt (Fig. 77) und die Furchen Anfangs meridional; bei der weitern Durchschnürung geht aber mit der Gestaltveränderung der vier Theil-

stücke auch eine Verlagerung derselben vor sich. SCHUBERG (95) hat die Lage der Sporoblasten bei den Coccidien der Maus recht gut beschrieben, und ich kann mich seinen Beobachtungen auch bezüglich meiner Form anschliessen (cf. Fig. 77 u. 78).

Wir haben früher gesehen, dass die mit Hämatoxylin stark färbbaren Körnchen sich im Centrum der Zelle zu einem Haufen vereinigten (cf. Fig. 85—90). Bei der Trennung der vier Sporoblasten bleibt dieser Körnerhaufen im Centrum der Cyste als kleiner, unregelmässig gestalteter Restkörper zurück (Fig. 78 u. 99a). Die Färbbarkeit dieser Körner nimmt schnell ab, und sie lösen sich schliesslich ganz auf, so dass bald nichts mehr von einem Restkörper in der Cyste zu entdecken ist. Dieses Verschwinden desselben erklärt die von einander abweichenden Angaben der Autoren, indem die einen Stadien vor, die andern nach der Auflösung desselben vor sich gehabt haben. Ausser diesen feinen, hämatoxylinophilen Granula finden sich auch zwischen den vier Sporoblasten und zwischen ihrer Oberfläche und der Cystenhülle zerstreut plastische Granula, die bei dem Furchungsprocess aus dem Plasma ausgetreten sind und nun allmählich verschwinden (Fig. 78, 99 u. 99a).

Die Sporoblastenbildung von *Coccidium lacazei* erfolgt in ähnlicher Weise, die Kerntheilung ebenso. Die Cyste ist aber stets leicht von der des *Coccidium schubergi* zu unterscheiden; sie besitzt nämlich ovale Gestalt, während sie hier kuglig ist. Die länglichen Sporoblasten liegen in der Cyste mit ihren Längsaxen parallel zur Längsaxe desselben (cf. die Figur in SIEDLECKI's und meiner vorl. Mittheilung, 97).

Auffallend gegenüber andern Coccidien ist bei *Coccidium schubergi* die Schnelligkeit, mit welcher der ganze Process der Sporoblastenbildung abläuft. Während SCHUBERG (95) bei den Mäusecoccidien eine Dauer von 4 Tagen für diese Entwicklung angiebt, konnte ich dieselbe in 4 Stunden verfolgen. Bei *Coccidium lacazei* habe ich die Zeit noch nicht festgestellt; da aber bei dieser Form die Sporozoitenbildung ebenso wie bei *Coccidium schubergi* schon in 2—3 Tagen nach der Entleerung aus dem Wirth vollendet ist, dürfte auch die Sporoblastenentwicklung nicht länger dauern als bei dieser Art.

Sobald die Abgrenzung der Sporoblasten von einander vollendet ist, strecken sich dieselben in die Länge und nehmen die Gestalt eines Rotationsellipsoids an. Der Kern liegt in der Mitte und zeigt denselben Bau wie zu Beginn der Plasmatheilung. Die hellen Kugeln, deren Bildung oben geschildert wurde, sind zu je zwei auf die vier Sporoblasten vertheilt und liegen ganz regelmässig zu beiden Seiten

des Kerns, wie Fig. 99 es zeigt. Sie sind inzwischen noch etwas grösser geworden. Bald nach der Isolirung der Sporoblasten macht sich auf ihrer Oberfläche eine feine doppelte Contour bemerkbar, die allmählich dicker wird und sich von der Oberfläche abhebt, sie macht den Eindruck einer zarten Gallerthülle (Fig. 100, 103—108); erst nach Bildung dieser äussern Hüllschicht (Exospore) scheidet der Sporoblast eine der Oberfläche dicht aufliegende, stark lichtbrechende Membran ab (Endospore) und entwickelt sich damit zur Sporocyste (Fig. 103). Schon auf diesem Stadium bemerkt man eine starke Abnahme der plastischen Granula, die augenscheinlich bei diesen formativen Vorgängen allmählich verbraucht werden. Die zarte äussere Hüllschicht der Sporocyste (das Exospor) ist an Canadabalsampräparaten, wegen ihres geringen Lichtbrechungsvermögens, nicht wahrzunehmen, deutlich aber in Glycerin und essigsaurem Kali. Sie färbt sich ebenso wenig wie das Endospor (die dicke Cystenmembran) mit irgend einem der von mir angewandten Farbstoffe. Wenn man die Cysten zerdrückt, so kann man die Sporocysten isoliren, das Exospor wird hierbei stets zerstört, es besitzt weiche Consistenz und zerfliesst; ich halte es für gallertig und glaube, dass es zur Suspendirung der Sporocysten im Cystenraum dient. Léger (98c) hat diese Hüllschicht bei *Coccidium lacazei* schon gesehen und abgebildet.

10. Die Sporozoitenbildung.

Die Theilung des Sporocysteninhalts in zwei Sporozoiten dauert länger als die Sporoblastenbildung. Ich habe die Zeit auf ca. 10 Stunden berechnet. Sie beginnt mit der Kerntheilung, die mit der Ausbildung eines grossen Restkörpers, der zwischen den beiden Sporozoiten liegen bleibt, Hand in Hand geht. Die beiden blassen Kugeln neben dem Kern stellen nämlich die Anlagen des Restkörpers dar. Der Kern liegt in der Aequatorialebene, und es beginnt, sobald die Cystenhülle abgeschieden ist, alsbald die Theilung; er streckt sich in die Länge, nimmt Hantelgestalt an und schnürt sich in zwei Hälften durch. Die feinern Vorgänge hierbei sind genau dieselben wie bei der Kerntheilung, die zur Sporoblastenbildung führt. Während die Kerntheilung beginnt, ziehen sich die beiden Restkörperanlagen in einander zugewendete Spitzen aus, deren Lage aus Fig. 104 ersichtlich ist. Wenn man die Sporocysten in diesem Zustand unter dem Deckglas zerdrückt, kann man die beiden Restkörperanlagen isoliren; sie sind sehr zähflüssig und lassen sich breit drücken, ohne zu zerfallen, kehren bei Aufhören des Druckes aber nicht in ihre frühere Gestalt zurück, sind also nicht

elastisch. Eine Färbung derselben konnte ich mit den verschiedenen von mir angewandten Farbstoffen nicht erzielen. In verdünnten Säuren sowohl wie in concentrirten lösen sie sich auf. Bei Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure und Salzsäure ist vor ihrer Auflösung eine starke Quellung derselben zu beobachten. Diese Quellbarkeit scheint die Ursache zu sein, dass bei dem Hineingelangen der Cysten in den Darmcanal eines neuen Wirthsthieres die Sporocysten gesprengt werden.

Der Kern stellt sich bei seiner Theilung etwas schief zur Aequatorialebene ein (Fig. 104), parallel mit den schräg gegenüber liegenden Flächen der Restkörperanlagen. In Fig. 102 ist die Theilung des Kerns eben vollendet. Die Restkörperanlagen liegen mit einer Fläche der Cystenwand dicht an, aber auf entgegengesetzten Seiten. Diese Lagerung und das Verhältniss zu den Kernen ist nicht leicht zu erkennen. Die Figg. 102 und 102a—e stellen die Resultate meiner hierauf bezüglichen Untersuchungen dar. Fig. 102a—e sind 5 auf einander folgende Schnitte durch die in Fig. 102 in toto gezeichnete Sporocyste. Die Richtung der 5 Schnitte ist durch 5 Linien mit den Buchstaben *a—e* bezeichnet, die den Figg. 102a—102e entsprechen. Ich glaube, dass aus diesen Figuren die Lagerung der Restkörperanlagen und der Kerne ohne weitere Erklärung verständlich ist. Man bemerkt an den Querschnitten, dass die plastischen Granula nur noch die peripheren Theile der Cyste einnehmen, während die innern Theile von einem alveolären Plasma gebildet werden.

Die beiden Kerne rücken nun auf entgegengesetzten Seiten der Restkörperanlagen nach den Polen (Fig. 105), während die Restkörper von den Polen weg nach dem Centrum näher an einander rücken und schliesslich mit ihren Spitzen sich berühren und dann verschmelzen (Fig. 106). Nun beginnt die Theilung des Protoplasmas in die beiden Sporozoiten. Der Restkörper nimmt hierbei ovale Gestalt an und liegt genau central zwischen den beiden Sichelkeimen. Zwei gegenüber liegende Flächen desselben berühren die innere Oberfläche der Cystenmembran (Fig. 107). Bei der Ausbildung der Sporozoiten, deren Lagerung aus Fig. 107 ersichtlich ist, wird wieder ein Theil der plastischen Granula aus dem Protoplasma ausgeworfen. Sie füllen den Raum zwischen den Sporozoiten und zwischen diesen und dem Restkörper aus und werden allmählich gelöst, auch die wenigen in den Sporozoiten zurückbleibenden Granula verschwinden bald, und das Plasma nimmt eine gleichmässige, grob alveoläre Structur an, wie wir es bei den frei gewordenen Sporozoiten bei Beginn dieser Auseinandersetzungen kennen gelernt haben (cf. Fig. 108 u. 1—2). In der

Cyste liegen die Sichelkeime mit ihren Vorderenden, die etwas verdickt sind und den Kern beherbergen, an den entgegengesetzten Polen und verlassen auch beim Ausschlüpfen die Cyste in entgegengesetzter Richtung (Fig. 108).

Wie oben erwähnt, scheint das Platzen der Cystenwand durch Quellung des Restkörpers bewerkstelligt zu werden. Die Cysten öffnen sich stets in einer meridionalen, glatten Linie (Fig. 108), die wohl präformirt ist, obwohl ich sie vorher, trotz vieler Mühe, nicht erkennen konnte. Wenn man die Cysten in den Darmsaft eines frisch getödteten *Lithobius* bringt, kann man das Platzen der Sporocysten und das Auskriechen der Sporozoiten leicht beobachten. Zunächst entsteht unter der Einwirkung des Darmsafts ein kreisförmiges, kleines Loch in der Cystenhülle, das wohl auch präformirt gewesen sein muss, obwohl man vorher keine Andeutung derselben bemerkt (Fig. 101). Dann erst platzen die Sporocysten, meist plötzlich mit einem bemerkbaren Ruck. Während vorher die Restkörper glatt und prall waren, sind sie, sobald die beiden Schalenhälften der Sporocysten sich geöffnet haben, runzlig und erhalten ein körniges Aussehen, was vielleicht so zu erklären ist, dass sie stark gequollen waren und nach dem Platzen der Hüllen unter Flüssigkeitsabgabe zusammenfallen (Fig. 108). Die Sporozoiten kriechen aus der Cyste heraus (Fig. 101), und die leeren Cystenhüllen und Restkörper bleiben zurück und sind noch eine Zeit lang im Darmsaft zu beobachten; allmählich werden die Restkörper aber blasser und verschwinden schliesslich ganz; es bleiben dann nur die leeren Hüllen übrig, die zusammenfallen, aber nicht aufgelöst werden und wohl dann den Darmcanal des Wirthsthiers mit den Faeces verlassen. Das Eindringen der Sporozoiten in die Epithelzellen ist schon zu Anfang dieser Untersuchung geschildert worden.

Unterschiede der Sporozoiten habe ich nicht beobachtet, sie scheinen alle gleich zu sein, wohl aber sind sie von den Merozoiten zu unterscheiden, wie früher bereits ausführlich erörtert wurde [1]). Auf Grund meiner Infectionsversuche habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass die Sporozoiten im Gegensatz zu den Merozoiten nur zur ungeschlechtlichen Schizogonie, aber nicht zur geschlechtlichen Sporogonie fähig sind [2]). In der ersten Zeit nach der Verfütterung der Cysten

1) Auch bei *Adelea* sind die Sporozoiten noch nicht in männliche und weibliche differenzirt (cf. Siedlecki, 99).

2) Anders ist es bei *Benedenia*, wo die Sporozoiten sich direct zu Makrogameten entwickeln; hier fehlt die Schizogonie, sie ist wohl secundär unterdrückt; die Autoinfection erfolgt hier durch die Sporo-

fand ich in den inficirten Thieren stets nur Stadien der Schizogonie, erst später trat die Copulation ein, an die sich Sporogonie schloss. Dieses Resultat stimmt gut mit den sonstigen Erfahrungen an Protozoen überein (Heliozoen, Infusorien). Immer folgt auf die geschlechtlichen Vorgänge eine längere Periode der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, auch im Zellenstaat der Metazoen ist es ja nicht anders.

Auf die Analogie der geschlechtlichen Vorgänge bei den Coccidien und den Infusorien haben wir schon in unserer vorläufigen Mittheilung (97) hingewiesen. Simond (97) spricht sich auch ähnlich aus. Interessanter noch ist die Aehnlichkeit des Zeugungskreises der Coccidien mit dem vieler Daphniden und Rotatorien, auf die Siedlecki (99) bereits aufmerksam gemacht hat. Die Sommereier entstehen hier auf parthenogenetische Weise und sorgen durch schnelle Entwicklung für eine rapide Vermehrung der Individuen in einem günstigen Nahrungsgebiet; die Männchen treten erst auf, wenn die Lebensbedingungen schlechter werden, dann kommt es zur geschlechtlichen Fortpflanzung, und es werden die Wintereier gebildet, die gegen äussere Einflüsse widerstandsfähiger sind und die Erhaltung der Art gewährleisten. Genau so bei den Coccidien; solange im Darm noch günstige Lebensbedingungen vorhanden sind, pflanzen sich diese Organismen auf ungeschlechtliche Weise durch Schizogonie fort; wenn sie sich aber im ganzen Darm ausgebreitet haben und naturgemäss dadurch die Ernährungsverhältnisse schlechter geworden sind, treten die Geschlechtsformen auf, und es kommt zur Bildung der Dauereier oder Oocysten.

Die natürliche Infection der Lithobien mit den Coccidien.

Wir haben gesehen, dass es gelingt, die Lithobien durch Verfütterung der Coccidiencysten auf künstliche Weise zu inficiren. Wie geschieht aber die natürliche Infection? Die Lithobien sind Fleischfresser, und ich habe nie beobachtet, dass sie ihren eigenen Koth verzehren, wie es bei vielen alles fressenden Arthropoden vorkommt (z. B. den Asseln). Eine Art der Infection kann man nun an den gefangenen Lithobien leicht beobachten; wenn man nämlich mehrere derselben zusammen in ein Gefäss setzt, haben sie sich nach kurzer Zeit gegenseitig aufgefressen; es bleibt meist schliesslich nur ein einziger übrig, der dann wohl gemästet erscheint, aber dafür auch alle

zoiten, wahrscheinlich in der Weise, dass die Sporocysten aus der Submucosa in den Darm gelangen, hier platzen, worauf die Sporozoiten wieder in das Darmepithel und auch in die Submucosa gelangen (cf. Siedlecki, 98).

Coccidienarten, welche die andern enthielten, in seinem Darm zusammen gesammelt hat. Ich habe nicht inficirte Lithobien mit den Därmen inficirter gefüttert und, wie es zu erwarten war, die erstern inficirt. Hierbei wurde die Infection nicht nur durch die Cysten vermittelt, sondern alle im Darm lebenden Stadien entwickelten sich in dem neuen Darm weiter, sie wurden nicht verdaut; nur die Jugendzustände, welche noch in Darmepithelzellen sich befanden, aber schon ihre Bewegungsfähigkeit verloren hatten (junge Schizonten, Makrogameten und Mikrogametocyten) wurden nach Verdauung [1]) der sie umhüllenden Epithelzellen mit den Faeces aus dem Darm entleert; hingegen verlief die Schizogonie in normaler Weise weiter, die Sporozoiten, die frei im Darm des gefressenen Thieres sich befanden, wanderten in das Epithel des neuen Wirthes ein u. s. w.

In unserer vorläufigen Mittheilung hatten wir über unsere vergeblichen Bemühungen, in den Nährthieren der Lithobien die Coccidien mit Sicherheit nachzuweisen, berichtet. Ich habe nun diese Versuche in systematischer Weise fortgesetzt, indem ich *Lithobius*-Koth mit Coccidiencysten an verschiedene Thiere, die mit den Lithobien zusammen leben, verfütterte. In unserm Institutsgarten kommen an Nährthieren nur die Asseln (*Oniscus* und *Porcellio*) in Betracht. Denn wie ich beobachtet habe, frisst *Lithobius* von den ausserdem dort lebenden Organismen Regenwürmer (wenigstens in der Gefangenschaft) nicht, ebenso wenig Schnecken (schon die Schleimabsonderung verhindert dies; ich habe wiederholt die kleinen *Limax*, welche man unter Steinen zusammen mit *Lithobius* findet, ihm vor die Mundöffnung gehalten, nachdem er ordentlich ausgehungert war, aber niemals biss er an, während er Insecten gleich nimmt).

Da die Asseln jeden Schmutz fressen, nahmen sie auch den Koth des *Lithobius*, besonders gern, wenn auf demselben ein schöner Schimmelpilzrasen wucherte. Die Untersuchung ihres Darminhalts zeigte aber, dass die Coccidiencysten hier nicht platzen [2]), vielmehr

---

1) Die Verdauung der Zellen des eigenen Artgenossen im Darm des *Lithobius* erfolgt in sehr eigenartiger Weise. Schon zu Beginn des Processes tritt im Kern der zu verdauenden Zelle ein krystallähnliches Stäbchen auf (nach den Reactionen ein Proteincrystalloid); dieses wird auf Kosten der übrigen Kern- und Zellbestandtheile allmählich grösser und bleibt schliesslich als einziger Ueberrest der Zelle zurück, um dann auch verdaut zu werden.

2) Man findet zwar zuweilen Entwicklungsstadien von Coccidien in dem Asselraum, doch haben dieselben nichts mit den *Lithobius*-Coccidien

werden dieselben mit der Faeces unverändert entleert; auch Mehlwürmer habe ich mit Cysten gefüttert, aber dasselbe Resultat gehabt wie bei den Asseln. Trotzdem können die Asseln (und jedes andere Nährthier der Lithobien) die Infection vermitteln, wenn sie gerade zufällig *Lithobius*-Koth mit Cysten verzehrt haben und bald darauf von einem *Lithobius* gefressen werden; so ist es mir auch gelungen, die Lithobien mit Mehlwurm- und Asseldärmen, die Cysten enthielten, zu inficiren. Ein Wirthswechsel dürfte hiernach in dem Entwicklungscyclus der Coccidien nicht stattfinden.

Bei pflanzenfressenden Wirthsthieren ist die Infection viel einfacher, hier können die Nahrungsstoffe leichter mit dem Koth der inficirten Thiere in Berührung kommen, daher tritt bei Kaninchenzuchten, wo die Thiere auf engem Raum zusammenleben, die Coccidiose meist epidemisch auf.

Pathologie.

Die Coccidien des *Lithobius* bewohnen ausschliesslich den Darm ihres Wirthes; in andern Organen werden sie nicht gefunden. Während des grössten Theils ihrer Entwicklung leben sie im Innern der Epithelzellen. In demselben Maasse, in welchem die Coccidien heranwachsen, degeneriren die Wirthszellen. Der Sporozoit oder Merozoit dringt in der Epithelzelle gewöhnlich bis zur Oberfläche des Kerns vor und lagert sich demselben auf. Durch seine Bewegungen wird die Zelle in einen Reizzustand versetzt, und sie beginnt zunächst lebhaft zu wachsen; sie dehnt sich hypertrophisch aus und kann das Doppelte an Volumen gegenüber den nicht inficirten Zellen erreichen; auch der Zellkern wird Anfangs vergrössert. Bei der Ueberernährung sammeln sich im Plasma grosse, fettähnliche Kugeln an, es beginnt die sogenannte fettige Entartung der Zelle. Je mehr der Parasit heranwächst, desto mehr Nahrungsstoffe entzieht er der Wirthszelle; Anfangs schafft die letztere mehr heran, als der Parasit verzehren kann; bald aber ändert sich dies; die Zelle wird durch den andauernden Reiz seitens des Parasiten und durch die schnelle Entziehung der Nahrung beim rapiden Wachsthum desselben so geschwächt, dass sie nicht mehr assimiliren kann; sie stirbt allmählich ab, wobei das *Coccidium* auch den Rest der Epithelzelle resorbirt, um sein Wachsthum zu vollenden. Schliesslich bleibt von der ganzen Wirthszelle nur der zu einem com-

zu thun; es sind vielmehr besondere Formen, die nur den Asseldarm bewohnen; ich hoffe später einmal auf dieselben zurückzukommen.

pacten Chromatinklumpen zusammengeschrumpfte Zellkern und geringe Spuren von Plasma übrig, die mit dem Parasiten in das Lumen des Darms fallen und hier ganz resorbirt werden.

Also die inficirte Zelle geht unfehlbar zu Grunde. Wenn nun die Zahl der Parasiten sehr gross ist, so kommt es zu einer schweren Darmkrankheit, ja es kann vorkommen, dass fast das ganze Epithel zerstört wird; besonders bei der rapiden Vermehrung durch Schizogonie in den ersten Tagen nach der Infection wird der Darm so schnell mit Parasiten überschwemmt, dass kaum eine Epithelzelle frei von Parasiten ist, in manchen sich aber mehrere angesiedelt haben; bis zu 4 Schizonten habe ich in einer einzigen Zelle gefunden (cf. Fig. 70, wo 3 junge Schizonten und ein junger Makrogamet in einer Zelle liegen). Es hält dann die Epithelregeneration nicht Schritt mit der Epithelzerstörung, und der Organismus kann sehr geschwächt werden, so dass die Lithobien ganz matt daliegen und auf Reiz nur schwache Bewegungen ausführen. (Kaninchen sterben, wie bekannt, häufig an der acuten Coccidiose.) Bei solcher Masseninfection kommt es vor, dass die Sporozoiten keinen Platz in den Epithelzellen mehr finden, sie dringen dann, wie ich mehrfach beobachten konnte, sogar in erwachsene Coccidien einer andern Art ein (aber nie der eigenen Art). So zeigt Fig. 67 eine *Adelea ovata*, in der sich ein Makrogamet von *Coccidium schubergi* eingenistet hat, und Fig. 68 eine Copula von *Coccidium schubergi* in einer *Adelea*.

Die Faeces bestehen bei dieser acuten Coccidiose fast nur aus Epithelresten und Coccidienstadien, Sporozoiten und Schizonten; und während dieselben beim gesunden *Lithobius* dickflüssig sind und braune Farbe besitzen, sind sie beim kranken ganz dünnflüssig und milchigweiss.

Wenn der *Lithobius* dieses acute Stadium der Krankheit überstanden hat, tritt bald Besserung ein, und wir haben bei Besprechung der künstlichen Infection gesehen, dass er nach einiger Zeit ganz gesund, d. h. frei von Parasiten werden kann. Eine derartige spontane Heilung kommt, wie bekannt, auch bei Kaninchen vor; bei den erwachsenen Thieren findet man im Darm nur selten Coccidien, nur einige alte Herde von degenerirten Coccidien in der Leber deuten dann noch an, dass das betreffende Individuum einmal eine acute Coccidiose überstanden hat. Die Erklärung für diese spontane Heilung liegt in der Thatsache, dass die ungeschlechtliche Vermehrung, die, wie wir gesehen haben, allein die Autoinfection vermittelt, eine Grenze hat. Unsere Versuche über die künstliche Infection lehrten uns, dass

die Stadien der Schizogonie mit dem Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung spärlicher werden. Erfolgt keine Neuinfection, so werden schliesslich alle Coccidien als Oocysten entleert; selbst die tief im Epithel steckenden Stadien werden bei der Epithelregeneration hinaus befördert. — Wie bei den Infusorien hat auch hier die Befruchtung einen die Vermehrung sistirenden Einfluss. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung dient zur Vermehrung der Individuen, die geschlechtliche zur Erhaltung und Verbreitung der Art.

Systematisches.

Die Erkenntniss, dass die cystenlosen, *Eimeria*-ähnlichen Formen nur Stadien der ungeschlechtlichen Vermehrung der Cysten bildenden Coccidien sind, machte eine Revision des Systems derselben nothwendig. LÉGER (98) hat dieselbe bereits vorgenommen, und ich schliesse mich seiner Eintheilung vollständig an. Sie basirt auf der Zahl der Sporocysten und Sporozoiten in der Oocyste und vereinfacht das ganze System ausserordentlich. Die Gruppe der „Monosporées" oder „Polyplastidées monogéniques" LABBÉ's, welche die Gattungen *Eimeria*, *Pfeifferia*, *Caryophagus*, *Rhabdospora*, *Gonobia*, *Molybdis*, *Cretya* enthielt, fällt weg, und es bleiben nur 3 Familien übrig, die sich mit ihren Hauptgattungen folgendermaassen charakterisiren lassen:

Oocyste enthält	2 Sporocysten: I. Fam. **Disporocystidae**	Sporocyste dizoisch (mit 2 Sporozoiten)	1. Gen.	*Cyclospora* SCHN.
		Sporocyste tetrazoisch (mit 4 Sporozoiten)	2. Gen.	*Isospora* SCHN. (incl. *Diplospora* LABBÉ
	4 Sporocysten: II. Fam. **Tetrasporocystidae**	Sporocyste dizoisch, kuglig oder oval	3. Gen.	*Coccidium* LEUCK. (incl. *Goussia* LABBÉ)
		Sporocyste dizoisch in Gestalt einer Doppelpyramide	4. Gen.	*Crystallospora* LABBÉ
	n Sporocysten: III. Fam. **Polysporocystidae**	Sporocyste monozoisch	5. Gen.	*Barouxia* SCHN. (incl. *Echinospora* LÉG. und *Diaspora* LÉG.)
		Sporocyste dizoisch	6. Gen.	*Adelea* SCHN. (incl. *Minchinia* LABBÉ)
		Sporocyste trizoisch, kuglig (ohne Schizogonie)	7. Gen.	*Benedenia* SCHN.
		Sporocyste tetrazoisch, kuglig (mit Schizogonie)	8. Gen.	*Klossia* SCHN.
		Sporocyste di- oder tetrazoisch, oval	9. Gen.	*Hyaloklossia* LABBÉ

In dieser systematischen Uebersicht habe ich nur die Hauptgattungen der Coccidien aufgeführt, die nach meiner Ansicht als sicher

gelten können. Die Gattungen *Diplospora*, *Goussia*, *Echinospora*, *Diaspora*, *Minchinia*, welche Léger noch aufführt, sind theils so wenig genau bekannt, theils weisen sie so geringe Unterschiede von andern auf, dass ihre Existenzberechtigung erst noch durch genauere Untersuchungen erwiesen werden muss. Ich habe sie in der Uebersicht auf die Gattungen vertheilt, bei denen sie meines Erachtens vorläufig gut untergebracht werden können, bis man mehr von ihnen weiss[1]). Die sichern Arten der Coccidien sind von Léger (98) gut zusammengestellt, und es ist diesem Autor die Revision des Coccidiensystems ebenso vorzüglich gelungen wie früher sein Gregarinensystem.

Die Beziehungen der Coccidien zu den übrigen Sporozoen.

Unsere Kenntnisse über die Entwicklung der Coccidien lassen sich für den bequemern Vergleich mit den übrigen Sporozoen in folgende drei Schematen zusammenfassen.

I. Typus (*Coccidium*).

Sporozoiten ☿ ⇝ Schizonten ☿ ⇝ Schizogonie ⇝ Merozoiten ☿ ⇝ Schizonten ☿ (wiederholte Schizogonie) ⇝

Merozoiten ☿ ⇝ { Schizonten ☿ (Schizogonie bald erlöschend) / Makrogameten ♀ / Mikrogametocyten Mikrogameten ♂ } Oocyste ⇝ Sporocysten ⇝ Sporozoiten.

II. Typus (*Adelea*).

Sporozoiten ☿ ⇝ Schizonten ☿ ⇝ Schizogonie ⇝ Merozoiten ☿ (?) ⇝

⇝ { Schizonten ♂ ⇝ Schizogonie (wiederholt?) ⇝ Mikrogametocyten ⇝ Mikrogameten ♂ / Schizonten ♀ ⇝ Schizogonie (wiederholt?) ⇝ Makrogameten ⇝ Makrogameten ♀ } ⇝ Oocyste ⇝ Sporocysten ⇝ Sporozoiten.

III. Typus (*Benedenia*).

Sporozoiten ☿ (?) ⇝ { Mikrogametocyten ⇝ Mikrogameten ♂ / Makrogameten ♀ } Oocyste ⇝ Sporocysten ⇝ Sporozoiten.

Adelea stellt hiernach die höchste Stufe dar; hier tritt schon bei den ungeschlechtlichen Generationen die Trennung in zwei Geschlechter auf. Vielleicht wird man bei genauerer Untersuchung auch bei andern Angehörigen der Gattung *Coccidium* Aehnliches finden, wie Siedlecki

1) Bei anderer Gelegenheit hoffe ich in nächster Zeit noch ausführlicher auf das Coccidiensystem zurückzukommen.

(99) vermuthet; bei den mir vorliegenden Formen des *Lithobius* habe ich auch bei genauester Untersuchung keine Unterschiede der Schizonten gefunden, welche auf einen so frühzeitig auftretenden geschlechtlichen Dimorphismus hinweisen könnten.

Wenden wir uns nun zunächst den Gregarinen zu; die ausgebildeten Stadien zeigen hier zwar wenig Aehnlichkeit mit den Coccidien, wohl aber die Jugendstadien, die Sichelkeime, die bei beiden Gruppen nicht nur denselben Bau, sondern auch dieselben Lebenserscheinungen (Bewegung, Einwanderung in die Epithelzellen) aufweisen. Wichtiger noch ist aber der Vergleich der Zeugungskreise.

Schon Léger (98) hat den Entwicklungscyclus der Coccidien mit dem der Gregarinen verglichen; er homologisirt die Oocysten der Coccidien mit den Sporocysten der Gregarinen. Siedlecki (99) hat diesen Versuch Léger's bereits critisirt; ich kann mich ihm ganz anschliessen; ich bin ebenso wie er der Ansicht, dass man nur die Sporocysten in beiden Gruppen homologisiren kann. Obwohl wir sehr wenig von der Gregarinenentwicklung wissen und hier neue Untersuchungen sehr nöthig sind, können wir doch auf Grund der Beobachtungen Wolter's (91), die bisher allein das Vorkommen der geschlechtlichen Fortpflanzung bei einer Gregarine behauptet haben, folgendes provisorische Schema der Gregarinenentwicklung aufstellen, um es mit dem der Coccidien zu vergleichen:

$$\text{Sporozoiten } ☿ \rightsquigarrow \begin{matrix}\text{Isogameten}\\ \text{Copulation}\end{matrix} \rightsquigarrow \text{Oocyste — Sporocysten — Sporozoiten.}$$

Sehen wir von dem Fehlen des geschlechtlichen Dimorphismus ab, so stimmt dieser Cyclus vollkommen mit dem für *Benedenia* aufgestellten überein, wie dort fehlt auch hier die Schizogonie.

Durch die interessante Entdeckung von Caullery u. Mesnil (98) ist nun aber auch eine echte Gregarine mit Schizogonie bekannt geworden. Hoffentlich gelingt es, bei dieser Form auch die geschlechtliche Fortpflanzung festzustellen und genauer zu studiren, dann hätten wir in dem Generationswechsel dieser Gregarine die vollste Uebereinstimmung mit dem von *Coccidium*. Jeden Falls sind nach Auffindung dieser Uebergangsform die verwandtschaftlichen Beziehungen der Coccidien und Gregarinen sehr viel enger geworden.

Die nächste Abtheilung der Sporozoen, mit der wir die Coccidien vergleichen wollen, sind die Hämosporidien. Hier machen die neuesten Entdeckungen der Malariaforschung schon eine genauere Parallelisirung der Entwicklungscyclen möglich[1]).

1) Cf. auch Schaudinn, F., Ueber den Generationswechsel der Coccidien und die neuere Malariaforschung, in: SB. Ges. nat. Freunde Berlin,

Bis zum Jahre 1897 kannte man von den Hämosporidien nur die ungeschlechtliche Fortpflanzung. Dieselbe zeigt grosse Uebereinstimmug mit der Schizogonie der Coccidien und dient ebenso wie diese zur Autoinfection des Wirthsthieres. Die Uebereinstimmung geht sogar in die Details; die Kerntheilung, welche Ziemann (98) neuerdings bei Malariaplasmodien und andern Hämosporidien beschrieben hat, ist eine multiple, welche die grösste Aehnlichkeit aufweist mit der mancher Coccidien. Ein Jahr nach unserer Entdeckung der Befruchtung bei den Coccidien wurde der Vorgang in ganz entsprechender Weise bei Hämosporidien beobachtet. Wenn auch noch keine eingehende Schilderung der einzelnen Stadien der geschlechtlichen Fortpflanzung nach Präparaten vorliegt, so hat McCallum (98) doch die Copulation am lebenden Object verfolgt, und seine Abbildungen lassen kaum eine andere als die von ihm gegebene Deutung zu, um so weniger, wenn man sie mit den entsprechenden Stadien der Coccidien vergleicht. Seine Beobachtungen beziehen sich auf *Halteridium* und *Plasmodium*; genau so wie bei den Coccidien sind auch hier die Mikrogametocyten und Makrogameten an ihrer feinern Structur zu unterscheiden; die Mikrogameten entstehen in derselben Weise auf der Oberfläche der Zelle, lösen sich vom Restkörper ab, und ein einziger dringt in den Makrogameten ein, kurz die Uebereinstimmung ist vollkommen bis auf die Copula. McCallum sah, dass dieselbe zu einem beweglichen Organismus wird, der durch die Zellen hindurchdringen kann, verfolgte aber nicht sein weiteres Schicksal; während also bei den Coccidien sich an die Befruchtung gleich die Sporogonie anschliesst, ist bei den Hämosporidien noch ein bewegliches Zwischenstadium eingeschoben, welches ich Ookinet genannt habe [cf. [1])]; diese Verschiedenheit ist durch die weitere Entwicklung der Hämosporidien erklärlich, mit deren Erforschung sich besonders Ross (cf. Manson, 98) und Grassi (98, 99) mit Erfolg beschäftigt haben. (Ich kann hier nicht ausführlich auf die Malarialiteratur eingehen, man findet eine übersichtliche Zusammenstellung derselben in dem zusammenfassenden Referat von Nuttal, 99.) Wenn auch die Untersuchungen dieser Forscher noch nicht abgeschlossen und in ihren Einzelheiten publicirt sind, so scheint doch das, was über die weitere Fortpflanzung der Hämosporidien bisher bekannt geworden ist, in grosser Uebereinstimmung mit den Coccidien zu stehen. Der wichtigste Unter-

---

1899, p. 159—178 (während des Druckes dieser Arbeit erschienen), wo Näheres über diesen Vergleich mitgetheilt ist.

schied zeigt sich, wie schon erwähnt, darin, dass bei den Coccidien die Copula direct im Wirth oder in den abgelegten Faeces, also in der Aussenwelt sporulirt, während sie bei den Hämosporidien beweglich wird und in einen andern Wirth gelangt[1]), der dann die Infection des ersten Wirthes vermittelt, nachdem in seinem Körper die Sporogonie stattgefunden hat. Bei *Plasmodium* und *Proteosoma* ist dieser Zwischenwirth eine Mücke (*Anopheles*), wie durch die Experimente von Ross und Grassi bewiesen ist. Nach den Untersuchungen dieser Forscher können wir folgendes (zum Theil noch etwas hypothetisches) Schema der Hämosporidien-Entwicklung aufstellen:

1. Wirth (Blut), Sporozoiten ☿ — Schizont ☿ (Schizogonie) ⇝ Merozoiten — Schizonten (Schizogonie wiederholt) ⇝

⇝ Merozoiten ⇝ — Schizonten (bleiben im 1. Wirth u. vermehren sich weiter)
— Makrogameten (Halbmonde) ♀
— Mikrogametocyten (Sphären mit Geisseln) Mikrogameten ♂

} Copulation vor oder nach Aufnahme in den Darm des 2. Wirthes (Insect).

2. Wirth (Insect), Eindringen der Copula (Ookinet) in das Darmepithel ⇝ Sporocysten — Sporozoiten (gelangen in die Leibeshöhle, von hier in die Speicheldrüse des Insects und durch Stich in den 1. Wirth).

Wir haben hier alle die Stadien, welche im Generationswechsel von *Coccidium* vorkommen, vertreten, nur sind sie hier auf zwei Wirthe vertheilt.

Was nun die Myxosporidien betrifft, so haben die neuesten Untersuchungen gezeigt, dass diese Organismen sich in ihrem Bau und ihrer Entwicklung recht weit von den Coccidien entfernen. Der Besitz von Pseudopodien, die Polkapseln und vieles Andere ist ganz abweichend von dem, was wir bei Coccidien und den ihnen verwandten Gregarinen und Hämosporidien wissen. Auch Bildung der Dauersporen erfolgt nicht am Ende, sondern während des ganzen vegetativen Lebens innerhalb des Plasmas; wie Doflein (98), der letzte Untersucher dieser Formen, betont, weisen sie in Bezug auf die Pseudopodienbildung, die Kernverhältnisse und den ganzen Entwicklungscyclus Beziehungen zu den Foraminiferen auf, so dass man beide Gruppen von einer verwandten Wurzel ableiten könnte. (Auch die Keime besitzen Rhizopodenähnlichkeit, sie sehen wie kleine Amöben aus.) Mit den Coccidien aber finden

1) Ob bei allen Hämosporidien, ist noch sehr fraglich; bei den Amphibien z. B. glaube ich, dass die Drepanidien sich ohne Zwischenwirth entwickeln.

sich kaum Vergleichspunkte. Hingegen haben die neuesten Untersuchungen von Laveran u. Mesnil (99) auf die Beziehungen der Sarcosporidien zu den Myxosporidien ein interessantes Licht geworfen. Bisher fand sich hier nur die biologische Uebereinstimmung, dass die Fortpflanzungsproducte während des ganzen vegetativen Lebens im Plasma gebildet werden. Diese beiden Forscher haben nun aber bei den Sporen der Sarcosporidien auch das Vorhandensein von Polkapseln, die doch hoch differenzirte, specifische Bildungen sind, wahrscheinlich gemacht und sich für die Verwandtschaft dieser beiden Gruppen ausgesprochen.

Ich glaube, dass wir auf Grund unserer hier angedeuteten Kenntnisse von den Beziehungen der Sporozoengruppen zu einander berechtigt sind, diese Classe in zwei natürliche Subclassen einzutheilen, von denen die erste die 3 Ordnungen der Gregarinen, Coccidien und Hämosporidien umfasst, die zweite die Myxo- und Sarcospodien. Ich schlage vor, die erste, weil die dazu gehörigen Organismen am Ende ihres vegetativen Lebens sporuliren, *Telosporidia* zu nennen und sie der zweiten gegenüber zu stellen, welche Formen enthält, die von Jugend auf während des ganzen vegetativen Lebens Fortpflanzungskörper bilden und deshalb *Neosporidia* heissen mögen. Ueber die Abstammung der Coccidien, die ich für die am wenigsten differenzirte Gruppe der *Telosporidia* halte, lässt sich bei unsern geringen Kenntnissen von der Protozoen-Entwicklung kaum etwas aussagen. Ihr Generationswechsel zeigt zwar grosse Uebereinstimmung mit dem der Volvocineen, und auch die Geisselbildung bei den Mikrogameten könnte, wie Léger (98c) betont, für die Idee der Flagellaten-Verwandtschaft ins Feld geführt werden. Aber wir wissen ja nicht, ob nicht auch andere Protozoen einen ähnlichen Zeugungskreis besitzen. Daher halte ich derartige Speculationen für verfrüht; wir müssen erst mehr über die Biologie der Rhizopoden und Flagellaten wissen. Die neuern Untersuchungen über Protozoen haben gezeigt, wie verwickelt die Verhältnisse hier liegen können, wie mannigfaltige Verschiedenheiten bei scheinbar nahe verwandten Organismen (d. h. meist nur äusserlich ähnlichen Organismen; was ist z. B. alles in der Gruppe der Amöben zusammengestellt?) vorliegen können. Mit immer grösserm Staunen nimmt man beim weitern Eindringen in diese Welt der Einzelligen wahr, was schon die einzelne Zelle an Differenzirungen und Umwandlungen leisten kann. Aus diesem Grunde muss man in keiner Gruppe vorsichtiger mit phylogenetischer Speculation sein als bei den Protozoen.

Literaturverzeichniss.

Balbiani (84), Leçons sur les Sporozoaires, publiées par Pelletan, in: J. Microgr., 1884.

Blochmann (94), Ueber die Kerntheilung bei Euglena, in: Biol. Ctrbl., V. 14, 1894, p. 194—197.

Borgert, A. (96), Fortpflanzungsverhältnisse bei tripyleen Radiolarien (Phaeodarien), in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1896, p. 192—195.

Brandt, K. (90), Neue Radiolarienstudien, in: Mitth. Ver. Schleswig-Holsteiner Aerzte, 1890, Heft 12.

Bütschli, O. (81), Ueber eine eiförmige Psorospermie aus dem Darm des Lithobius forcipatus, in: Z. wiss. Zool., V. 35, 1881.

— (82), Protozoa, in: Bronn Cl. Ordn. Thierreichs, V. 1, 1882.

— (92), Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892.

Caullery, M., et Mesnil, F. (98), Sur une Grégarine coelomique présentant, dans son cycle évolutif, une phase de multiplication asporulée, in: CR. Soc. biol. Paris, janvier 1898.

Clarke, J. (95a), A study of Coccidia met with in mice, in: Quart. J. micr. Sc., (2) V. 37, 1895, p. 277—283, tab. 30.

— (95b), Observations of various Sporozoa, ibid., p. 285—302, tab. 31—33.

Cohn, L. (96), Ueber Myxosporidien von Esox lucius und Perca fluviatilis, in: Zool. Jahrb,, V. 9, Anat., 1896, p. 227—272, tab. 17—18.

Doflein, F. (98), Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien, ibid. V. 11, Anat., 1898, p. 281—350, tab. 18—24.

Eberth (62), Ueber Psorospermienschläuche der Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., V. 11, 1862, p. 397—401, tab. 34.

Eimer, Th. (70), Ueber die ei- und kugelförmigen Psorospermien der Wirbelthiere, Würzburg 1870.

Gabriel, B. (80), Zur Classification der Gregarinen, in: Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 569—571.

Grassi, B. (98a), Rapporti tra la malaria e peculiari insetti (Zanzaroni e Zanzaroni palustri), in: Policlinico, V. 5, 1898, September.

— (98b), La malaria propagata per mezzo di peculiari insetti, in: Rendic. Accad. Lincei, (5) V. 7, Fasc. 9, novembre 1898.

Grassi, B., e Dionisi, A. (98), Il ciclo evolutivo degli Emosporidi, ibid. Fasc. 11, dicembre 1898.

Grassi, B., Bignami, A., e Bastianelli, G. (98), Ulteriori ricerche sul ciclo dei parassiti malarici umani nel corpo dei zanzaroni, ibid. decembre 1898.

— (99), Resoconto degli studi fatti sulla malaria durante il mese di gennaio, ibid. V. 8, Fasc. 3, febr. 1899.

Hagenmüller, P. (98), Coccidie nouvelle du Gongylus ocellatus, in: CR. Soc. biol., Paris 1898, p. 75.

Hauser, G. (95), Ueber die Protozoen als Krankheitserreger und ihre Bedeutsamkeit für die Entstehung der Geschwülste, in: Biol. Ctrbl. V. 15, 1895, p. 676—686.

Hertwig, R. (79), Der Organismus der Radiolarien, Jena 1879.

— (84), Ueber die Kerntheilung von Actinosphaerium Eichhorni, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 17, 1884, p. 490.

— (98), Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Achinosphaerium Eichhorni, in: Verh. bayer. Acad. Wiss., 2. Cl., V. 19, Abth. 3, 1898.

Hofer, B. (90), Der Einfluss des Kerns auf das Protoplasma, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 24, 1890.

Keuten, J. (95), Die Kerntheilung von Euglena viridis, in: Z. wiss. wiss. Zool., V. 60, 1895.

Kloss, H. (55), Ueber Parasiten in der Niere von Helix, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, V. 1, 1855, p. 189—215, tab. 15—16.

Korschelt, E. (89), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat. 1889.

Labbé, A. (94a), Sur la coéxistence, chez le même hôte, d'une Coccidie oligosporée et polysporée, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 119, 1894, p. 537—539.

— (94b), Sur la morphologie et la classification des Coccidies, ibid. 1894, p. 1019—1020.

— (95), Bananella lacazei, genre nouveau de Coccidie oligosporée, in: Arch. Zool. exper., (3) V. 3, 1895, p. 15—16.

— (97a), Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies, ibid. V. 4, 1897, p. 517—654, tab. 12—18.

— (97b), A propos de la découverte d'un prétendu stade flagellé chez les Coccidies, in: CR. Soc. biol. Paris, V. 4, 1897, p. 569—570.

Lauterborn, R. (95), Protozoenstudien. I. Kern- und Zelltheilung von Ceratium hirundinella, in: Z. wiss. Zool., V. 59, 1895.

Laveran, A. (97), Sur une Coccidie du goujon, in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 725—726.
— (98), Traité du paludisme, Paris 1898, p. 66.
— et Mesnil, F. (99), Sur la morphologie des Sarcosporidies, in: CR. Soc. biol. Paris, mars 1899.
Léger, L. (97a), Coccidies nouvelles du tube digestif des Myriapodes, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 125, 1897, p. 51—52, auch in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 382—385.
— (97b), Le cycle évolutif des Coccidies chez les Arthropodes, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 125, 1897, p. 966—969.
— (97c), Etude expérimentale sur les Coccidies, ibid. 1897, p. 329—330.
— (97d), Echinospora labbei, nouvelle Coccidie polysporée du tube digestive des Myriapodes, in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 1082—1084.
— (98) Etudes sur les Coccidies, in: Bull. sc. France Belg., (4) V. 31, 1898, p. 1—22.
— (98a), Essai sur la classification des Coccidies et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues, in: Bull. Mus. Marseille, V. 1, 1898, Fasc. 1.
— (98b), Sur les microgamètes des Coccidies, in: CR. Soc. biol. Paris, juin 1898.
— (98c), Sur la morphologie et le développement des microgamètes des Coccidies, in: Arch. Zool. expér., (3) V. 6, 1898, Notes et Revue.
Leuckart, R. (79), Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 2. Aufl., V. 1, Leipzig u. Heidelberg 1879—1886.
Leyden, E. v. und Schaudinn, F. (96), Leydenia gemmipara Schaud., ein neuer, in der Ascitesflüssigkeit des lebenden Menschen gefundener, amöbenähnlicher Rhizopode, in: SB. Acad. Wiss. Berlin, V. 39, 1898, p. 951—963, tab. 6.
Mc Callum, W. G. (98), On the hämatozoan infection of birds, in: Journ. exper. Med., V. 3, 1898, No. 1.
Manson, P. (98), An exposition of the mosquito-malaria theory and its recent developments, in: Journ. trop. Med., V. 1, 1898, No. 1, auch in: Brit. med. Journ., 24. Sept. 1898, und Lancet, 1898, No. 3912, p. 488.
Mesnil, F., et Marchoux, E. (97), Sur un Sporozoaire nouveau (Coelosporidium chydoricola n. g. n. sp.) intermédiaire entre les Sarcosporidies et les Amoebidium Cienk., in: CR. Acad. Sc. Paris, août, 1897.
Metschnikoff E., (97), Sur le stade flagellé des Coccidies, in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 4, 1897, p. 593—594.
Mingazzini, P. (90a), La parentele dei Coccidi colle Gregarine, in: Boll. Soc. Nat. Napoli, 1890, p. 151—159.
— (90b), Classificazione dei Coccidi e delle Gregarine, in: Atti Accad. Lincei, (5) V. 1, 1890, p. 68—75.
—, (90c), Ciclo evolutivo de la Benedenia octopiana, ibid. 1890, p. 218—222.

Mingazzini, P. (90d), Contributo alla conoscenza dei Coccidi, in: Atti Accad. Lincei, (5) V. 1, 1890, p. 175—181.
— (92), Nuove specie di Sporozoi, ibid. V. 2, Fasc. 11, 1892, p. 376—462.
Nuttal, G. H. F. (99), Die Mosquito-Malaria-Theorie, in: Ctrbl. Bakt., V. 25, 1899, No. 5—10.
Pfeiffer, L. (88), Beiträge zur Kenntniss der pathogenen Gregarinen, in: Zeitschr. Hygiene, V. 5, 1888.
— (90a), Unsere heutige Kenntniss von den pathogenen Protozoen, in: Ctrbl. Bakt., V. 8, 1890.
— (90b), Vergleichende Untersuchungen über Schwärmsporen und Dauersporen bei den Coccidieninfectionen und bei Intermittens, in: Fortschr. Med., 1890, No. 24, December.
— (91), Die Protozoen als Krankheitserreger, 2. Aufl., Jena 1891.
Pfeiffer, R. (92), Beiträge zur Protozoenforschung. I. Die Coccidienkrankheit der Kaninchen, Berlin 1892.
Podwyssozki, W. (94), Entwicklungsgeschichte des Coccidium oviforme im Zusammenhange mit der Lehre von den Krebsparasiten, in: Ctrbl. Bakt., V. 15, 1894.
— (95), Zur Entwicklungsgeschichte des Coccidium oviforme als Zellschmarotzer, in: Bibl. medica, Abth. D. 2. Dermatologie und Syphilidologie, 1895.
Rhumbler, L. (93), Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen), in: Z. wiss. Zool., V. 56, 1893.
— (94), Beiträge zur Kenntniss der Rhizopoden. II. Saccammina sphaerica M. Sars, in: Z. wiss. Zool., V. 57, 1894.
Schaudinn, F. (94), Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung, in: Biol. Ctrbl., V. 14, 1894.
— (95a), Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz, in: Z. wiss. Zool., V. 59, 1895.
— (95b), Ueber den Dimorphismus der Foraminiferen, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1895, No. 5.
— (95c), Ueber Plastogamie bei Foraminiferen, ibid. 1895, No. 10.
— (96a), Ueber den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi n. g. n. sp., in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 2, 1896, p. 31.
— (96b), Ueber die Copulation von Actinophrys sol Ehrbg., ibid. 1896, p. 83.
Schaudinn, F., u. Siedlecki, M. (97), Beiträge zur Kenntniss der Coccidien, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1897, p. 192—203.
Schewiakoff, W. (94), Ueber die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894.
Schneider, Aimé (75a), Note sur la psorospermie oviforme du poulpe, in: Arch. Zool. expér., V. 4, 1875, p. XL—XLV.
— (75b), Note sur les rapports des psorospermes oviformes aux véritables Grégarines, ibid. p. XLV—XLVIII.
— (81), Sur les psorospermies oviformes des Coccidies, ibid. V. 9, 1881, p. 387—404, tab. 26.

Schneider, Aimé (82), Sur le développement des Grégarines et Coccidies, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 95, 1882, p. 47—48.

— (83), Nouvelles observations sur la sporulation des Klossia octopiana, in: Arch. Zool. exp., (2) V. 1, 1883, p. 78—104, tab. 8—9.

— (86), Coccidies nouvelles ou peu connues, in: Tablettes zoologiques, V. 1, 1886.

— (92a), Le cycle évolutif des Coccidies et M. le docteur Pfeiffer, ibid. V. 2, 1892.

— (92b), Coccidies nouvelles ou peu connues, ibid. V. 2, 1892.

— (92c), Parenté des Coccidies et des Grégarinies, ibid.

Schuberg, A. (92), Ueber Coccidien des Mäusedarms, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg 1892.

— (95), Die Coccidien aus dem Darme der Maus, in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg, (N. F.) V. 5, 1895, Heft 4.

Siedlecki, M. (98a), Reproduction sexuée et cycle évolutif de la Coccidie de la seiche (Klossia octopiana Schn.), in: CR. Soc. biol. Paris 1898, mai.

— (98b), Reproduction sexuée et début de la sporulation chez la Coccidie des Triton (Coccidium proprium), ibid. 1898, juin.

— (98c), Etude cytologique et cycle évolutif de la coccidie de la seiche, in: Ann. Inst. Pasteur, 1898, p. 799—836, tab. 7—9.

— (99), Étude cytologique et cycle évolutif de Adelea ovata Schneider, ibid. 1899, février.

Simond, P. L. (96), Note sur le dimorphisme évolutif de la Coccidie appelée Karyophagus salamandrae Steinhaus, in: CR. Soc. biol. Paris, (10) V. 3, 1896, p. 1061—1063.

— (97a), Recherches sur les formes de reproduction asporulée dans le genre Coccidium, ibid. V. 4, 1897, p. 425—428.

— (97b), L'évolution des Sporozoaires du genre Coccidium, in: Ann. Inst. Pasteur, V. 11, 1897, p. 545—581, tab. 16—17.

Sjöbring, N. (97), Beiträge zur Kenntniss einiger Protozoen, in: Ctrbl. Bakt., V. 22, 1897, p. 675—684.

Stieda, L. (65), Ueber die Psorospermien in der Kaninchenleber und ihre Entwicklung, in: Arch. pathol. Anat., V. 32, 1865, p. 132—139, tab. 3.

Thélohan, P. (90), Sur deux Coccidies nouvelles parasites de l'épinoche et de la sardine, in: Ann. Microgr., V. 2, 1890.

— (92), Sur quelques Coccidies nouvelles parasites des poissons, in: Journ. Anat. Physiol., 1892.

— (95a), Recherches sur les Myxosporidies, in: Bull. sc. France Belg., V. 26, 1895, p. 100—394, tab. 7—9.

— (95b), Nouvelles recherches sur les Coccidies, in: Arch. Zool. exp., (3) V. 2, 1895, p. 541—573, tab. 22.

Vogel (45), in: Oesterlein's Jahrb. prakt. Heilkunde, V. 1, 1845.

Wasielewski, v. (96), Sporozoenkunde, Jena 1896.

— (98), Ueber geisseltragende Coccidienkeime, in: Ctrbl. Bakt., V. 24, 1898, p. 71—78.

Wolters, M. (91), Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen, in: Arch. mikr. Anat., V. 37, 1891, p. 99—139, tab. 5—8.

Ziemann, H. (98a), Ueber Malaria- und andere Blutparasiten, Jena 1898.

— (98b), Kurze Bemerkungen über die Theorie der Malariaübertragung durch Mosquitos und über Geisselformen bei Blutkörperparasiten, in: Arch. Schiffs- u. Tropenhyg., V. 2, 1898, Heft 6.

Zürn, F. A. (78), Die kugel- u. eiförmigen Psorospermien als Ursache von Krankheiten bei Hausthieren, Leipzig 1878.

Tafelerklärung.

Tafel 13.

Schema des Zeugungskreises von *Coccidium schubergi.*

Die Infection erfolgt durch eine Cyste, die in den Darmcanal des *Lithobius* gelangt, hier platzt und die Sporozoiten entleert (XX). Der Sporozoit (I) dringt in eine Darmepithelzelle ein (II) und wächst hier (III) zu einem kugligen Schizonten heran (IV), der ein grob alveoläres Plasma ohne Reservestoffe aufweist. Der Kern vermehrt sich durch eine primitive Mitose (V), die zahlreichen Tochterkerne nehmen eine oberflächliche Lage ein (VI), und es zerfällt die Zelle unter Zurücklassung eines grossen centralen Restkörpers in so viel Merozoiten, als Kerne vorhanden sind (Schizogonie, VIII). Die Merozoiten können die Schizogonie wiederholen (Fig. VIII über I—VIII). Alle Merozoiten sind Anfangs gleich, nach dem Eindringen in die Epithelzellen machen sich aber beim weitern Wachsthum Unterschiede bemerkbar, indem sich ein Theil (XIa) durch Aufspeicherung von Reservestoffen zu weiblichen Geschlechtszellen (XIb, Makrogameten), ein anderer unter Umwandlung des Plasmas in eine fein granulirte (sehr fein alveoläre) Structur (XIIa) zu den Mutterzellen der männlichen Geschlechtsproducte (Mikrogametocyten) entwickelt. Der Makrogamet (XIb) wird nach einem Reifungsprocess durch Ausstossung von Kernsubstanz (XIc) befruchtungsfähig. Der Kern des Mikrogametocyten vermehrt sich auf multiple Weise (durch Zerfall); die Tochterkerne rücken an die Oberfläche (XIIc) und schnüren sich mit wenig Plasma als Mikrogameten von einem grossen, zurückbleibenden Restkörper ab (XIId). Sie suchen mit Hülfe ihrer zwei Geisseln den Makrogameten auf, und einer dringt durch einen Empfängnisshügel in das Protoplasma des Makrogameten ein (XIII). Sein Kern verschmilzt mit dem des Makrogameten (XIV). Gleich nach dem Eindringen scheidet die Copula eine dicke Cystenhülle auf der Oberfläche ab und verwandelt sich damit zur Oocyste (XIV—XV). Der durch die Verschmelzung entstandene Copulationskern (XV) theilt sich in zwei, diese wieder ebenso (XVI—XVII), und es beginnt die Sporogonie, die sich in zwei Abschnitte gliedert, 1) den Zerfall in Sporo-

cysten (secundäre Cysten, XVIII), 2) Zerfall der Sporocysten in Sporozoiten (XIX). Die Oocyste verlässt früher oder später den Darm des Wirthes mit den Faeces und dient zur Neuinfection eines andern Individuums, indem sie mit den Faeces aufgenommen wird. Im Darm werden die Sporozoiten frei (XX).

Tafel 14—16.

Alle Figuren dieser 3 Tafeln sind mit Hülfe des Winkel'schen Zeichenapparats entworfen. Es wurde ein Mikroskop von Seibert mit dem apochromatischen Obj. homog. Immersion 2 mm und den Compensationsocularen 4, 8, 12, 18 benutzt. Vor jeder Tafelerklärung sind die bei den einzelnen Figuren verwendeten Systeme und die sich ergebenden Vergrösserungen aufgezählt.

Alle Figuren, die im Bleifederton gezeichnet sind, wurden nach dem lebenden Object entworfen, die farbigen nach Präparaten, die meist mit Sublimat-Alkohol fixirt und mit verdünntem Hämatoxylin gefärbt waren.

Tafel 14.

Schizontenentwicklung und Schizogonie von *Coccidium schubergi.*

Fig. 1a—1d, 1f—1l, 6—14, 17—28 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 8, Vergr. ca. $\frac{1000}{1}$.

Fig. 1e, 2—5, 15—16 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 12, Vergr. ca. $\frac{1500}{1}$.

Fig. 22, 24—36 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 18, Vergr. ca. $\frac{2250}{1}$ gezeichnet.

Fig. 1a—1d. Der aus der Cyste ausgeschlüpfte Sporozoit in verschiedenen Stadien der Gestaltveränderung.

Fig. 1e—1g. Sporozoiten während der Vorwärtsbewegung (Abscheidung eines Gallertfadens). In Fig. 1a zeigt der Pfeil links die Bewegungsrichtung des Sporozoiten, die Pfeile rechts die der Gallerte mit daran haftenden Körnchen an. Fig. 1g Zerreissen des Fadens, der zwischen zwei Steinchen befestigt war. Figg. 1h—1l Eindringen eines Sporozoiten in die Epithelzelle.

Fig. 2. Sporozoit; Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 3—5. Heranwachsen des Sporozoiten zum Schizonten (Behandlung wie bei Fig. 2).

Fig. 6. Ausgebildeter Schizont.

Fig. 7—9. Kerntheilung zur Schizogonie.

Fig. 10—14. Schizogonie.

Fig. 15. Junger Merozoit, Fig. 15a in Bewegung, Fig. 15b u. 15c Gestaltveränderungen.

Fig. 16. Dasselbe, etwas älter.

Fig. 17—22. Schizogonie junger, nicht ausgewachsener Merozoite.

Fig. 23. Ausgebildeter Schizont in einer Epithelzelle.

Fig. 24—29. Die Entwicklung des Karyosoms beim Wachsthum des Sporozoiten und Merozoiten innerhalb des Zellkerns.

Fig. 30—36. Die Kerntheilung zur Schizogonie.

Tafel 15.

Mikrogameten- und Makrogametenentwicklung von *Coccidium schubergi.*

(Fig. 52—53 von *Coccidium lacazei.*)

Fig. 37, 38, 55—57, 67—70 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 4, Vergr. ca. $\frac{750}{1}$.

Fig. 41—45, 58—66 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 8, Vergr. ca. $\frac{1000}{1}$.

Fig. 46—49, 54 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 12, Vergr. ca. $\frac{1500}{1}$.

Fig. 42a, 43a, 43b, 47a, 50—53, 63a, 64a bei Seibert, Obj. 2, Oc. 18, Vergr. ca. $\frac{2250}{1}$.

Fig. 37. Merozoit nach dem Leben.

Fig. 38. Daraus entstandener junger Mikrogametocyt, nach dem Leben.

Fig. 39 wie 37 nach Präparaten (Sublimat-Hämatoxylin).

Fig. 40 wie 38 ebenso.

Fig. 41. Ausgewachsener Mikrogametocyt; Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 42—45. Die multiple Kerntheilung des Kerns des Mikrogametocyten, die zur Bildung des Mikrogameten führt; nach Präparaten. Fig. 42a kleiner Theil der Oberfläche von Fig. 42 bei stärkster Vergrösserung ($\frac{2250}{1}$). Fig. 43a Quadrant aus einem Schnitt durch ein der Fig. 43 entsprechendes Stadium. Fig. 43b kleiner Theil der Oberfläche von Fig. 43 (beide bei stärkster Vergrösserung, $\frac{2250}{1}$).

Fig. 46—48. Die Ausbildung der Mikrogameten; Fig. 47a aus einem Schnitt durch eine Mikrogametenanlage, senkrecht zur Oberfläche.

Fig. 50a—c. Mikrogameten in verschiedenen Bewegungsstadien, nach dem Leben.

Fig. 51a—c. Desgl. nach Präparaten (Heidenhain'sche Färbung, Eisenhämatoxylin).

Fig. 52a—b. Mikrogamet von *Coccidium lacazei*, nach dem Leben.

Fig. 53a—c. Desgl. nach Präparaten (Sublimat, Eisenhämatoxylin).

Fig. 54. Restkörper des Mikrogametocyten, einige Stunden nachdem ihn die Mikrogameten verlassen haben.

Fig. 55. Merozoit, nach dem Leben.

Fig. 56—57. Derselbe entwickelt sich durch Anhäufung von Reservestoffen zu einem Makrogameten, nach dem Leben.

Fig. 58. Junger Makrogamet, nach Präparaten.

Fig. 59. Ausgebildeter Makrogamet, nach dem Leben.

Fig. 60. Derselbe streckt sich gerade und contrahirt sich, hierbei wird

Fig. 61 das Karyosom ausgeworfen.

Fig. 62. Der kuglig gewordene Makrogamet fällt aus der Epithelzelle heraus, die Theile des herausgeworfenen Karyosoms sind rings umher zerstreut.

Fig. 64—66. Die entsprechendem Stadien zu 59—62, nach Präparaten (Hermann'sche Flüssigkeit, Pikrokarmin).

Fig. 63a Kern mit umgebendem Plasma von 63, bei stärkster Vergrösserung ($\frac{2250}{1}$).

Fig. 64a Kern mit umgebenden Plasma von 64, bei stärkster Vergrösserung ($\frac{2250}{1}$).

Fig. 67. Ein Makrogamet von *Coccidium schubergi* hat sich in einer *Adelea ovata* eingenistet, die in einer Epithelzelle liegt, nach Präparaten.

Fig. 68. Copula von *Coccidium schubergi* in einer *Adelea.*

Fig. 69. Makrogamet und Mikrogametoblast (in Kerntheilung) neben einander in einer Epithelzelle, nach Präparaten.

Fig. 70. Mehrfache Infection einer Epithelzelle, 3 junge Schizonten und ein junger Makrogamet, nach Präparaten.

Tafel 16.

Copulation und Sporogonie von *Coccidium schubergi.*

Fig. 71—78, 79a, 79b, 85—90, 99—101 bei Seibert, Obj. 2 (homog. Imm.), Apochr. und Comp.-Oc. 8, Vergr. ca. $\frac{1000}{1}$.

Fig. 79—84, 91—98, 102, 103a bei Seibert, Obj. 2, Oc. 8, Vergr. ca. $\frac{2250}{1}$.

Fig. 103—108 bei Seibert, Obj. 2, Oc. 12, Vergr. ca. $\frac{1500}{1}$.

Fig. 71—72. Eindringen des Mikrogameten, nach dem Leben.

Fig. 73—74. Verschmelzung des männl. und weibl. Kerns und Ausbildung der Cystenhülle; nach dem Leben.

Fig. 75. Kernverschmelzung vollendet.

Fig. 76. Der Oocystenkern ist an die Oberfläche gerückt.

Fig. 77—78. Sporoblastenbildung, nach dem Leben.

Fig. 79—82. Befruchtung und Kernverschmelzung, entsprechend den in Fig. 72—75 nach dem Leben gezeichneten Stadien, nach Präparaten bei stärkster Vergrösserung entworfen; Sublimat-Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 79a u. 79b. Anordnung der Mikrogameten bei der Befruchtung, von der Oberfläche gesehen.

Fig. 83. Die Zusammenziehung des spindelförmigen Kerns des in Fig. 82 gezeichneten Stadiums.

Fig. 84. Zusammenziehung vollendet.
Fig. 85 entspricht Fig. 76.
Fig. 86. Kern der Oocyste im Knäuelstadium.
Fig. 87—89. Kerntheilung.
Fig. 90. Beendete Kerntheilung der Sporoblastenkerne.
Fig. 91—98. Knäuelbildung und Kerntheilung des Oocystenkerns.
Fig. 99. Die Oocyste mit den fertigen Sporocysten, nach dem Leben.
Fig. 99a. Desgl. nach Präparaten.
Fig. 100. Die Sporozoite sind in den Sporocysten ausgebildet.
Fig. 101. Ausschlüpfen der Sporozoiten im Darmsaft des *Lithobius*.
Fig. 102. Sporocyste mit den beiden Restkörperanlagen und den beiden Sporozoitenkernen, Totalansicht.
Fig. 102a—e. 5 optische Durchschnitte durch Fig. 102, von dem obern Pol betrachtet, die Schnittebenen sind durch die Linien in Fig. 102 und die Buchstaben bezeichnet.
Fig. 103—107. Ausbildung der Sporozoiten, nach dem Leben.
Fig. 108. Ausschlüpfen der Sporozoiten aus der Sporocyste.

Die Gattung Triboniophorus.

Von

Dr. phil. **Wilhelm Pfeiffer.**

(Aus dem Zoologischen Institut in Berlin.)

Hierzu Tafel 17—20.

Einleitung.

Die Fauna von Australien hat sich gegenüber derjenigen der andern Erdtheile in vielen Thiertypen eine merkwürdige Eigenart bewahrt. Der fast vollständige Mangel der placentalen Säugethiere einerseits und der Reichthum an Monotremen und Marsupialiern andrerseits dürfte ein allgemein bekanntes Beispiel dafür abgeben. Auch unter den Pulmonaten giebt es eine Familie von nackten Schnecken — die Janelliden — welche bisher nur in Australien und Polynesien gefunden worden sind und sich dadurch auszeichnen, dass sie nur 2 Tentakel besitzen. Zu dieser Familie gehören die Janellen, Aneitellen, Aneiteen und Triboniophoriden. Die Janellen und Aneitellen sind von einer grossen Anzahl von Forschern eingehend untersucht worden. Insbesondere hat Plate neuerdings in seinen „Beiträgen zur Anatomie und Systematik der Janelliden" eine ganze Reihe neuer Angaben über die Beschaffenheit der innern Organe gemacht und damit für die systematische Stellung dieser Gattungen ganz neue Gesichtspunkte entwickelt. Die Kenntniss der Gattungen *Aneitea* und *Triboniophorus* dagegen weist grosse Lücken auf. Um nun diese Lücken einigermaassen auszufüllen und zu gleicher Zeit die sehr nahe liegende und interessante Frage zu lösen, in wie weit die innere Organisation derselben mit den Plate'schen Angaben über die Janellen übereinstimmt, habe ich 3 Individuen der Gattung *Triboniophorus*

untersucht und in der nachstehenden Arbeit beschrieben. Die Schwierigkeiten, welche die Erlangung des in unsern Sammlungen seltenen Materials bietet, hat Herr Prof. Dr. LUDWIG PLATE in ausserordentlich entgegenkommender Weise für mich beseitigt, indem er durch Tausch mit dem British Museum die 3 erwähnten aus Brisbane (Australien) stammenden und als *Triboniophorus graeffei* bezeichneten Individuen in seinen Besitz brachte. Ich will nicht unterlassen, ihm hierfür sowie für die Stellung dieses Untersuchungsthemas und die Förderung meiner Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrath Professor Dr. F. E. SCHULZE bin ich gleichfalls für die vielfache Anregung und Belehrung, welche ich in seinen Vorlesungen und während der praktischen Arbeiten genossen habe, sowie für die gütige Gewährung aller erforderlichen Hülfsmittel für diese Arbeit zu grossem Danke verpflichtet. Auch den Herren Dr. HEYMONS und Dr. v. MAEHRENTHAL spreche ich für das Interesse, das sie meinen Arbeiten entgegengebracht haben, meinen verbindlichsten Dank aus.

Die Gattung *Triboniophorus* ist von HUMBERT im Jahre 1864 neu aufgestellt worden. Er giebt eine kurze Charakteristik einer Art — *Triboniophorus graeffei* — welche später von SIMROTH und HEDLEY (1889) als *Aneitea graeffei* eingehender beschrieben worden ist. Am eingehendsten haben sich KEFERSTEIN und BERGH mit dieser Gattung beschäftigt; von ersterm stammt die Eintheilung derselben in 3 Arten: *Triboniophorus graeffei* HUMBERT, *Triboniophorus schüttei* und *Triboniophorus kreffti*. In wie weit diese Eintheilung zu Recht besteht, lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden, jeden Falls erscheint mir eine scharfe Trennung der 3 aufgestellten Arten nicht mit Sicherheit gewährleistet. Diese Unsicherheit hat ihren Grund darin, dass HUMBERT nur einige äussere Merkmale seiner Art (Fehlen der Rückenfurchen) angegeben hat. KEFERSTEIN hat dann ebenfalls aus geringfügigen äusserlichen Verschiedenheiten den Anlass genommen, die beiden neuen Arten *Triboniophorus schüttei* und *Triboniophorus kreffti* hinzuzufügen. Die Art, welche BERGH untersucht und für *Triboniophorus schüttei* erklärt hat, weil eine „hinlänglich ausgeprägte Rückenfurche, glatte Haut und mediane Zahnplatten" bei derselben vorhanden sind, kann ich von den andern beiden Arten nicht mit Sicherheit unterscheiden, seitdem HEDLEY nachgewiesen hat, dass die Haut bei den lebenden Thieren immer glatt ist, und nachdem KEFERSTEIN nachträglich auch bei *Triboniophorus kreffti* mediane Zahnplatten gefunden hat. Auch das Vorhandensein der Rückenfurchen

kann als ein beweiskräftiges Unterscheidungsmerkmal nicht anerkannt werden, da die Ausbildung der Rückenfurchen, besonders aber ihre grössere oder geringere Sichtbarkeit grossen Schwankungen unterworfen zu sein scheint und es somit wahrscheinlich ist, dass HUMBERT dieselben bei *Triboniophorus graeffei* übersehen hat. Scharfe Artunterschiede sind daher bei den bisher aufgestellten Formen nicht vorhanden. Diese Auffassung ist auch von HEDLEY, welcher *Triboniophorus graeffei, schüttei* und *kreffti* als Synonyma bezeichnet, vertreten worden.

Wenn ich nun die Resultate meiner Untersuchungen mit den Angaben der genannten Autoren vergleiche [1]), so sehe ich mich vor die Frage gestellt, ob ich meine Individuen als eine neue Art bezeichnen soll oder ob es möglich ist, dieselben bei einer der genannten Arten unterzubringen. Eine Identificirung mit einer der 3 vorhandenen Arten ist mir nicht möglich gewesen, da meine Thiere in mehreren wesentlichen Punkten von den genannten Arten abweichen. Für diese Beurtheilung ist die Frage von grossem Interesse, welche Merkmale man überhaupt für eine Speciesdiagnose gelten lassen darf. Das von HUMBERT angedeutete Fehlen der Rückenfurchen ist, wie ich bereits erwähnte und wie auch KEFERSTEIN betont hat, nicht charakteristisch. Unterschiede in der Färbung bieten gleichfalls keine genügenden Anhaltspunkte, da die ursprüngliche Färbung an conservirten Thieren nicht mehr mit ausreichender Sicherheit festgestellt werden kann. Andere Verschiedenheiten im Habitus bestehen aber anscheinend nicht. Somit muss der Hauptwerth auf die Beschaffenheit der innern Organe gelegt werden. Hier dürfte vor allen Dingen die Beschaffenheit des Kiefers, der Zähne und der Schalenkammer sichere Anhaltspunkte liefern. Wenn ich von diesen Gesichtspunkten aus meine Untersuchungsergebnisse denen der vorgenannten Autoren gegenüberstelle, so ergeben sich sofort höchst bemerkenswerthe Unterschiede, von denen ich hier nur die wichtigsten nennen will.

Die 3 von mir untersuchten Thiere haben nämlich einen rudimentären Mittelzahn, während *Triboniophorus schüttei* und *Triboniophorus kreffti* mit gut ausgebildeten medialen Zahnplatten ausgestattet sind. Die rudimentären Mittelzähne gleichen denen der *Aneitea macdonaldi* vollkommen. Im Hinblick hierauf muss es als eine dankens-

---

1) Eine kurze Charakteristik der Arten der Gattung *Triboniophorus* ist am Schluss der Arbeit in einer tabellarischen Uebersicht von mir aufgestellt worden.

werthe Aufgabe bezeichnet werden, die Beziehungen, welche zwischen den Aneiteen und der Gattung *Triboniophorus* zu bestehen scheinen, durch nähere Untersuchungen der Gattung *Aneitea* sicher zu stellen.

Weiterhin weicht die Bildung der Schalenkammer und des Kalkstückes sehr erheblich von derjenigen der 3 bekannten Arten ab. Während bei diesen mehrere Kalkstücke gefunden worden sind, habe ich bei meinen Thieren constant nur einen einzigen grossen Kalkstab nachweisen können. Von individueller Variation kann hierbei keine Rede sein, vielmehr muss diese Bildung als ein typisches Artmerkmal bezeichnet werden, da dieselbe bei den andern Arten bisher nicht beobachtet worden ist.

Die Form des Kiefers stimmt mit der von Keferstein beschriebenen überein. Bei *Triboniophorus graeffei* Humbert dagegen soll der untere Kieferrand fast gerade sein, *Triboniophorus schüttei* nach Bergh einen, wenn auch wenig vorspringenden, Zahn tragen.

In wie weit Verschiedenheiten in den innern Organsystemen Artunterschiede bedingen können oder als Gattungsmerkmale anzusehen sind, kann zur Zeit nicht entschieden werden, da nach der grundlegenden Arbeit Plate's Untersuchungen bei *Triboniophorus graeffei, schüttei* und *kreffti* fehlen.

Durch meine Untersuchungen, welche ich bereits im vorigen Jahre durch eine vorläufige Mittheilung der Oeffentlichkeit übergeben habe, sind die Angaben Plate's über die innere Organisation der Janellen auch für meine *Triboniophorus*-Art zum grössten Theile bestätigt worden. Es muss daher weitern Untersuchungen überlassen bleiben, ob auch die andern Arten dieselbe anatomische Einrichtung besitzen, und welche Merkmale als Gattungs- bezw. Artunterschiede aufgefasst werden können.

Wenn somit ein abschliessendes Urtheil über die Gattungsdiagnose zur Zeit noch nicht möglich ist, so muss doch hervorgehoben werden, dass die vielfachen Uebereinstimmungen zwischen meinen Individuen und den beschriebenen Arten *Triboniophorus graeffei*, *schüttei* und *kreffti* mit hoher Wahrscheinlichkeit den Schluss rechtfertigen, dass auch die Organe dieser letztern im Wesentlichen denselben anatomischen Bau aufweisen werden wie die von mir beschriebene Art.

Bezüglich dieser letztern kann wohl aus den oben erörterten Gründen kein Zweifel darüber bestehen, dass sie einer der 3 beschriebenen Arten nicht zugezählt werden kann. Ich möchte dieselbe daher als eine neue Species auffassen und nach ihrem Fundort Brisbane als *Triboniophorus brisbanensis* bezeichnen.

I. Literatur über Habitus und Lebensweise der Gattung *Triboniophorus.*

Triboniophorus graeffei. Der erste Forscher, welcher die Gattung *Triboniophorus* erwähnt hat, ist Humbert (1864). Derselbe empfing durch Prof. Mousson-Zürich zwei Mollusken aus Woolongong (Neu-Süd-Wales) von Herrn Graeffe, stellte dieselben in die Nähe der Gattungen *Janella* und *Aneitea* und gab ihnen den Namen *Triboniophorus.* Humbert hebt zum Unterschied von den Janellen und der *Aneitea* das Fehlen der Medianfurche hervor, erwähnt die Nierenöffnung gar nicht und beschreibt bei *Triboniophorus graeffei* 2 oder 3 grössere und eine Anzahl anderer, bedeutend kleinerer Kalkkörner im Mantel des Thieres. Das eine Exemplar war schmutzig gelb, das andere dunkel braun gefärbt. Die Länge betrug 35 mm, die Breite 11 mm.

Triboniophorus schüttei und *kreffti.* Keferstein (1865) erhielt von Herrn Schütte aus Sydney und durch Tausch mit dem Australian Museum in Sydney 4 Exemplare von zweitentakligen Landschnecken, welche er der Gattung *Triboniophorus* Humbert zuzählte. Er hebt im Gegensatz zu Humbert, welcher bei *Triboniophorus graeffei* das Vorhandensein der Rückenfurche gänzlich leugnet, hervor, dass bei *Triboniophorus kreffti* und bei einem kleinern, 32 mm langen Exemplar von *Triboniophorus schüttei* die Rückenfurche sehr kurz und unbedeutend, bei einem andern und bei dem 72 mm langen Exemplar von *Triboniophorus schüttei* dagegen bis zur Schwanzspitze zu verfolgen ist. Die Oberfläche des Körpers ist bei *Triboniophorus schüttei* ziemlich glatt und trägt bei dem grossen Exemplar an den Seiten einige kleinere und grössere Wärzchen. Bei *Triboniophorus kreffti* dagegen hat die Oberfläche ein besonders weiches Ansehen und ist in viele kleine Höcker und Schüppchen zerfallen.

Ferner untersuchte Bergh (1870) ein Exemplar *Triboniophorus schüttei*, welches von Herrn G. Ritter v. Frauenfeld in Sydney am Hunter River gefunden und nach der Natur gezeichnet worden war. Die Schnecke war lebend oben von lichter, graulich ockergelber Farbe, seitwärts mehr grau, der Fussrand ockergelb, die Ränder des Mantels carminroth gefärbt. Die Länge des lebenden Thieres betrug 9 cm, die Breite 14,5 mm. In Alkohol conservirt, mass dasselbe 3,5 cm in der Länge und 9 mm in der Breite. Die Farbe war in der Mitte des bei dem lebenden und todten Thiere stark gerundeten Rückens ziemlich licht bräunlichgrau, seitwärts mehr grau, die Farbe der Unterseite des Fusses und des Vorderendes des Kopfes grau gelblich, die

Ränder des Fusses dunkler, hinten mehr bräunlich, die Ränder des Mantels röthlich braun, aussen von einer schmalern weissen Linie eingefasst, die sich in die deutlichen weissen Kopfrillen und die mehr undeutliche Rückenfurche fortsetzte. Ausser den von KEFERSTEIN erwähnten äussern Merkmalen beschreibt BERGH noch die in der rechten Kopffurche, eine kleine Strecke hinter der quer gestellten Tentakelöffnung gelegene Genitalpapille. Von der Athemöffnung zieht sich eine Furche an den Anus hinunter. Die Fussohle zeigt eine Andeutung eines lichtern longitudinalen Mittelheils.

Aneitea graeffei. SIMROTH (1889) untersuchte eine von der Nordwestküste von Australien stammende *Aneitea graeffei* HUMBERT. Dieselbe hatte etwa die Grösse des *Arion empiricorum*, war runzlig und feinzottig und besass ausser Rücken- und Mantelfurche keine Furchen. SIMROTH ist gleichwohl der Ansicht, dass im lebenden Zustand auch hier ganz ähnliche Furchen wie bei *Triboniophorus schüttei* vorhanden sind.

HEDLEY (1889) hat in Australien Gelegenheit gehabt, äusserst werthvolle Beobachtungen über lebende zweitentaklige Schnecken zu machen. Aus seiner Beschreibung des Habitus von *Aneitea graeffei* geht hervor, dass dieselbe mit *Triboniophorus* identisch ist. Ob die Radula, der Kiefer, die Intestinal- und Genitalorgane etc. generelle Verschiedenheiten aufweisen, muss so lange dahingestellt bleiben, als genauere anatomische Untersuchungen über diese Gruppen noch ausstehen. Die HEDLEY'sche *Aneitea* stammt aus der Nähe von Brisbane und ist 136 mm lang. Die Tentakel sind contractil und retractil, die Athemöffnung kann sich sehr weit, bis zu 8 mm öffnen, so dass das Innere der Lunge sichtbar wird. Von dieser Oeffnung bis zum After zieht sich eine winzige Rinne hin. Aus der Athemöffnung fliesst der Schleim wellenförmig in die Furchen, welche fast als ein Wasserleitungssystem erscheinen, das zur Bewässerung des Körpers dient. Einige dieser Schnecken erscheinen glatt, andere wenig pockennarbig. Die Farbe wechselt zwischen Milchweiss bis zu Schattirungen von Lichtbraun oder Lichtgelb. Bei jungen Exemplaren ist ein bläulicher Schimmer beobachtet worden. Bei einer typischen Form ist auf dem blassgelben Leibe ein breites purpurrothes Band an der Spitze des Schildes und ein schmales, unregelmässiges Band von derselben Farbe an der hintern Hälfte des Fusses zu sehen. Ausserdem besteht noch eine orange oder ziegelroth gefärbte Varietät, die HEDLEY als *var. kreffti* bezeichnet. Die Kopfschild- und Mantelfurchen, sowie die Rückenfurche beschreibt HEDLEY in derselben Weise wie die vorbe-

nannten Autoren, nur zählt er jederseits 20 Lateralfurchen. Die Kalkfragmente, ungefähr 12 an der Zahl, liegen dicht unter dem vordern Ende des Schildes und erscheinen als abgerundete weisse Striche von unbestimmter Form. Das vordere Stück ist bei weitem grösser und scheint aus mehreren zusammengewachsenen Stücken zu bestehen. Ueber die Lebensweise berichtet Hedley, dass diese Thiere schlangenartig schnell hin und her kriechen, um einen dunklen Winkel zu suchen, in dem sie sich verbergen können. Am liebsten halten sie sich anscheinend in dichtem Gestrüpp, unter Baumstämmen und Steinen auf, wo sie oft heerdenweise zusammen leben. Bei nassem Wetter sieht man sie am Tage über Gras, Zweige u. s. w. kriechen. Bei trocknem Wetter kriechen sie nächtlicher Weile umher, und bei besonders heisser Jahreszeit verfallen sie mehr oder weniger in Schlaf. Einmal fand Hedley ein Exemplar bei einigen Eiern, welche es augenscheinlich gerade abgelegt hatte. Der Eihaufen mass etwa $^1/_4$ Zoll im Durchmesser, war kugelförmig, gelatineartig und lag in einer kleinen Vertiefung des Bodens unter einem Baumstamm.

II. Habitus.

Die 3 von mir untersuchten Exemplare der Gattung *Triboniophorus* stimmen äusserlich in den wesentlichsten Punkten überein, wenn sich auch in Farbe und Grösse etc. Verschiedenheiten ergeben haben. Ich werde die 3 Thiere daher nicht getrennt besprechen, sondern, wo nöthig, nur auf die Unterschiede hinweisen und bemerke vorweg, dass ich der Abkürzung halber die einzelnen Individuen mit I, II und III bezeichnen werde.

I und II haben eine lehmgelbe Färbung, welche auf dem Rücken etwas heller und an den Seitenflächen nach dem Fussrande zu dunkler wird bezw. einen grauen Farbenton annimmt. III dagegen zeigt eine gleichmässig graue Farbe und ist hierdurch von I und II wesentlich verschieden. Wie aus der Untersuchung der übrigen äussern Merkmale und besonders der innern Organe hervorgehen wird, stimmt III in seiner Organisation mit I und II vollkommen überein, so dass die Färbung allein zur Aufstellung von Artunterschieden nicht als ausreichend erachtet werden kann. Möglicher Weise ist die Verschiedenartigkeit der Färbung eine blosse Conservirungserscheinung.

In der Grösse weichen die genannten 3 Individuen von einander nicht unwesentlich ab, I misst 5,4, II 6,2 und III 6,5 cm. Diese Maasse bezeichnen die Länge der Thiere in ausgestrecktem Zustand, während dieselben thatsächlich stark contrahirt und zusammenge-

krümmt sind. Die grösste Breite des Fusses beträgt bei I 1,2, bei II 1,3 und bei III 1,5 cm.

Der Rücken ist hoch gewölbt, die Seitenwände fallen steil, fast senkrecht zum Fussrand ab, so dass das ganze Thier seitlich etwas zusammengedrückt erscheint. Nach dem Vorderende zu verringert sich der Höhendurchmesser des Thieres allmählich bis zu der den Mund bildenden Vorderfläche, während der Uebergang des Rückens in den Fuss am hintern Körperende sich durch eine plötzliche Senkung des Rückens vollzieht. Die Fussohle tritt am hintern Körperende nach Art einer geraden Hutkrempe (Zweimaster), seitlich aber nur wenige Millimeter hervor. Der Uebergang des Rückens in den Fuss vollzieht sich unmittelbar; ein Hyponotum, wie bei den Janellen, ist nicht vorhanden.

Die Haut ist besonders auf der Höhe der Rückenwölbung glatt, seitlich dagegen, in der Nähe der Fussränder und am Kopf in Falten zusammengezogen und gleichsam wie gepflastert. Diese Erscheinung dürfte sich aus der mit der Conservirung verbundenen starken Krümmung des Thieres ungezwungen erklären lassen, so dass man mit Hedley, welcher seine Beobachtung am lebenden Thiere gemacht hat, im Allgemeinen die Haut als glatt bezeichnen kann. Die Haut der Fussohle liegt in dichten Querfalten und lässt in ihrer Mitte vom Munde bis zum hintern Körperende einen ca. $^1/_2$ cm breiten hellern Streifen erkennen. Im vordern Drittel des Rückens befindet sich ein von 3 tiefen Furchen — Mantelfurchen — umgrenztes Dreieck (Manteldreieck) (Taf. 17, Fig. 1 *ma*), dessen 1 cm lange Basis in der Medianlinie, und dessen Spitze 2 mm vom rechten Fussrand entfernt liegt. Die Basis des Manteldreiecks wird somit von der später erwähnten Rücken- oder Medianfurche gebildet, welche an dieser Stelle eine geringe Ausbuchtung nach links erfahren hat (Taf. 17, Fig. 1). Bei II beträgt die Länge der median gelegenen Basis des Dreiecks 1,3 cm, bei III 1,0 cm. Die Ecken des Dreiecks sind abgerundet. In dem Winkel der Spitze befinden sich zwei deutlich sichtbare und durch eine tiefe Rinne — Renoanalrinne — mit einander verbundene Oeffnungen, von denen die obere die Athemöffnung (Taf. 17, Fig. 1 *atl* + *o.re*) und die untere die Afteröffnung (*an*) darstellt. Eine besondere, von den genannten Oeffnungen getrennt liegende Nierenöffnung ist nicht vorhanden; der Ureter mündet, wie ich später erörtern werde, in den Athemgang aus (Taf. 18, Fig. 9 ur_7, *atg*). Ebenso wenig ist im vordern Winkel des Manteldreiecks ein Hautläppchen, wie bei den Janellen, wo es den daselbst ausmündenden Nierenporus bedeckt, vorhanden. Unter der

Haut schimmern im Manteldreieck und noch vor demselben perlmutterglänzende Kalkconcretionen hindurch, welche sich aber bei weiterer Untersuchung als ein einziger grosser Kalkstab herausgestellt haben (cf. Cap. VII „Schalenkammer").

In dem hintern Winkel des Manteldreiecks geht die Basis des letztern in eine in der Medianlinie bis zum Ende des Rückens verlaufende seichte Furche (Taf. 17, Fig. 1 *mf*) — die Medianfurche — über, von welcher jederseits seichte Parallelfurchen ausgehen, die sich schräg von vorn und oben nach hinten und unten bis zum Fussrand erstrecken. Bei I und II erscheint die Medianfurche als heller, bei III als dunkler Strich. Die Seitenfurchen sind mehr oder weniger schwach entwickelt und undeutlich sichtbar, verlaufen zu einander fast parallel und geben nur ganz vereinzelte Nebenfurchen ab. Bei I habe ich vom Kopf bis zum Ende des Rückens links 14, rechts 13, bei II nur 5 jederseits und bei III rechts 12 und links 13 seichte Furchen zählen können. Dieselben treten nicht immer in gleichen Abständen von einander auf, sondern es liegen bei I und III die 7. bis 8. und 9. bis 10. Seitenfurche der rechten Seite näher zusammen, so dass zwischen 8. und 9. ein breiterer Zwischenraum entstanden ist.

Man wird aus dem Gesagten den Schluss ziehen müssen, dass die Verschiedenheit in der Anzahl und Beschaffenheit der Furchen kein systematisches Merkmal ist, welches zu Artunterschieden verwerthet werden könnte. Besonders die grosse Differenz in der Anzahl der Seitenfurchen bei I und II, welche, einschliesslich aller übrigen Organe, sogar in der Färbung mit einander übereinstimmen, legt den Gedanken nahe, dass in der Ausbildung dieser Seitenfurchen eine grosse individuelle Variabilität besteht.

Vom vordern Winkel des Manteldreiecks aus, also gewissermaassen als Fortsetzung der Medianfurche, laufen 2 tiefe Furchen divergirend nach vorn bis an die Fühler, umziehen diese von aussen her und enden in der Mundspalte. Diese beiden Furchen — die Kopfschildfurchen Plate's (Taf. 17, Fig. 1) — umgrenzen zusammen mit dem Vorderrande des Kopfes ein dreieckiges Hautstück — das Kopfschild (*ksch*). Es sind nur 2 Fühler vorhanden, welche die Augen tragen und bei allen 3 Exemplaren zurückgezogen sind, so dass man anstatt derselben nur zwei Oeffnungen — die Fühleröffnungen (*te*) — sieht. In der rechten Kopfschildfurche befindet sich 2 mm hinter der rechten Fühleröffnung der Genitalporus (Taf. 17, Fig. 1 *o. ge*), welcher bei den Janelliden dicht hinter dem rechten Fühler seine Lage hat. Bei II beträgt der Abstand der Genitalöffnung von der Fühleröffnung

3 mm, bei III sogar $3^1/_2$ mm, so dass erstere bei III fast in der Mitte der rechten Kopfschildfurche gelegen ist.

III. Situs der Mantelorgane.

Die Mantelorgane — Lunge, Niere, Herz, Kalkkammer und ein eigenthümliches Sinnesorgan — liegen im vordern Körperdrittel unmittelbar unter der Rückenhaut. Sie breiten sich unter dem Mantel (Taf. 17, Fig. 1 *ma*) aus und erstrecken sich daselbst vom rechten bis zum linken Fussrand. Auf der Aussenseite des Körpers ist von ihnen nur die vereinigte Athem- und Nierenöffnung (Taf. 17, Fig. 1 *atl* + *o.re*), sowie die Mastdarmöffnung (Taf. 17, Fig. 1 *an*) sichtbar. Um diese Organe daher dem Studium zugänglich zu machen, muss man den Theil der Rückenhaut, an welchem das Manteldreieck seine Lage hat, vorsichtig herauspräpariren. Hierbei hat sich folgendes Verfahren bewährt:

Man legt in der Fussplatte jederseits einen Schnitt durch die Haut parallel zum Fussrand so an, dass diese beiden Schnitte am hintern Fussende in einem spitzen Winkel zusammentreffen. Um die Pedalnerven nicht zu verletzen, muss die Schnittführung möglichst nahe am Fussrand erfolgen. Der grösste Theil der Rückenhaut, welcher mit den Organen der Leibeshöhle nur durch lockeres Bindegewebe verbunden ist, lässt sich nun vom hintern Körperende her leicht abheben und wird unmittelbar hinter dem Manteldreieck in der Querrichtung abgeschnitten. Das die Mantelorgane bedeckende Hautstück dagegen ist mit den Visceralorganen durch den Retractor penis, das Rectum sowie durch Gefässe und Nerven verbunden. Der Retractor penis setzt sich bei II und III an der Fusskante, bei I an der Rückenhaut, wie bei den Janellen, an. Die Loslösung dieses Hautstücks gelingt daher erst, nachdem unter der Lupe 2 grössere Nerven, die Aorta, der Retractor penis und endlich das Rectum durchschnitten sind. Gleichzeitig mit der Trennung dieser Organe durchschneidet man die Haut vor dem Manteldreieck von links nach rechts mit der Scheere und löst das gesammte Mantelstück auf diese Weise heraus. Wenn man dasselbe von der ventralen Seite unter der Lupe betrachtet (Taf. 17, Fig. 6), so bemerkt man zunächst eine zarte, zwischen den beiden Fussrändern ausgespannte Membran mit glänzender, musculöser Querstreifung — das Diaphragma (*dia*). Dasselbe ist ähnlich gewölbt wie die Rückenhaut, zeigt aber etwa in der Mitte eine quer verlaufende, kammartige Erhöhung (*k*), von welcher die vordere und hintere Fläche ventrodorsal dachartig abfallen. An dem Kamm ist

die Musculatur stärker entwickelt. An der hintern Fläche des Diaphragmas breiten sich dort, wo die Sinnesblase (*so*) zwischen Haut und Diaphragma eingebettet liegt, 2 divergirende Muskelbänder (*mu*) aus und lösen sich an den seitlichen Partien des Diaphragmas in einzelne Fasern auf. Das Diaphragma hat an 4 Stellen sichtbare Oeffnungen für Gefässe, Nerven und Rectum. An der rechten[1]) vordern Fläche wird dasselbe von einem Nerven (*n.pul*) in der Richtung von hinten nach vorn durchbohrt, welcher dann am vordersten Ende der Lunge in diese eintritt; dicht dahinter befindet sich eine Oeffnung für das Rectum (*rect*). An der linken hintern Fläche tritt ein Nerv (*n.os.I*), welcher das Sinnesorgan versorgt und Aeste an die Niere und die Rückenhaut abgiebt, in der Richtung von vorn nach hinten in das Diaphragma ein. Dicht vor dem Kamm des Diaphragmas entspringt auf der linken Seite die Aorta (*ao.com*) aus der Herzkammer (*ventr*). Die Innervirung des Herzens scheint von der Lunge her zu erfolgen und auf die Vorkammer und Kammer überzugreifen.

Durch das Diaphragma hindurch lassen sich die genannten Organe, die Lunge (*pul*), die Niere (*re*), das Herz (*ventr*, *atr*), die Schalenkammer (*sch*) und die Sinnesblase (*so*) mehr oder weniger deutlich erkennen. Die Lunge liegt auf der rechten Körperseite (*pul*) und reicht fast bis zur Medianlinie heran. Die Abgrenzung von der Niere ist deutlich sichtbar, dagegen scheint zwischen der Vorkammer des Herzens und der Lunge eine Trennung nicht zu bestehen. Die Lunge erstreckt sich bis etwas über den Eintritt des Lungennerven in das Diaphragma (Taf. 17, Fig. 6 *n.pul*) hinaus nach vorn. Die hintere Grenze ist nicht sichtbar.

An die mediale Lungenfläche grenzt die Niere an (*re*), welche auf der linken Körperseite ihre Lage hat und etwas über die Mittellinie hinausragt, so dass sie also einen grössern Theil des Mantelraums einnimmt als die Lunge. Sie ist ein einheitliches Organ und hat, von der ventralen und hintern Seite gesehen, eine sichelförmig gebogene Form. Man kann an ihr einen Körper und zwei nach vorn gerichtete Zipfel unterscheiden. Der linke laterale Zipfel reicht sehr weit nach vorn und liegt in der Nähe des linken Fussrandes. Er ist vorn ziemlich spitz ausgezogen. Der rechte mediale Zipfel überragt nur wenig die Kammebene des Diaphragmas nach vorn und ist abgerundet. Der

---

1) Die Bezeichnungen „rechts“ und „links“ beziehen sich auf die Besichtigung des Thieres von oben her, während für die Fig. 6 die entgegengesetzten Bezeichnungen Anwendung finden müssen.

vordere, ventralwärts gerichtete Rand der Niere ist zwischen den beiden Zipfeln muldenförmig nach hinten gebogen. Von dem Körper der Niere ist nur die hintere Fläche sichtbar, dieselbe fällt dorsoventral steil ab und hat, wenn man eine durch die tiefste Stelle der muldenförmigen Einsenkung gedachte Querebene als vordere Grenze betrachtet, fast die Gestalt eines Rechtecks mit hinten abgerundeten Ecken. Von einem Ausführungsgang der Niere ist nichts zu bemerken.

Zwischen den beiden Nierenzipfeln liegt vor dem Nierenkörper auf der linken Seite das Herz, welches aus einem rundlichen Ventrikel (*ventr*) und einem schmalen, röhrenförmigen Atrium (*atr*) besteht. Die Herzkammer liegt dem lateralen Nierenzipfel an, die Vorkammer wendet sich über die Medianlinie hinüber auf die rechte Seite und zwar vor und ventral vom medialen Nierenzipfel. Zwischen dem vordern Nierenrand und dem Herzen ist ein spaltartiger Raum sichtbar, das Pericardium (*per*). Aus der Kammer entspringt ventral die grosse Aorta (*ao. com*), welche das Diaphragma durchbohrt und sich bald in die vordere und hintere Aorta theilt. Auf der rechten Seite geht die Vorkammer ohne auffällige Grenze in das Lungengewebe über.

Zwischen Rückenhaut und Diaphragma bezw. Niere erstreckt sich von vorn nach hinten eine mit einem stabförmigen Kalkstück gefüllte einheitliche Schalenkammer (*sch*). Dieselbe geht von vorn rechts nach hinten links bis zur Medianlinie des Körpers, ist 0,5 cm lang, cylindrisch, perlmutterglänzend, der Innenseite der Rückenhaut dicht anliegend und senkt sich mit ihrem hintern Ende zwischen Lunge und Herz bezw. Niere ein, so dass sie von den genannten Organen an ihrem hintern Ende ventral bedeckt wird.

Am hintern Rande des Diaphragmas, dort, wo dasselbe in die Rückenhaut übergeht, und auf der Grenze der Lunge und der Niere befindet sich ein rundliches, blasenförmiges Sinnesorgan (*so*), welches von Plate bei den Janellen ebenfalls gefunden und als Homologon des Osphradiums der Basommatophoren aufgefasst worden ist.

IV. Die Anatomie der Mantelhöhle und Lunge.

Ueber die Mantelhöhle und die Lunge von *Triboniophorus* ist bisher wenig bekannt geworden. Humbert (1864) kennt dieselbe anscheinend gar nicht. Simroth (1889) hebt hervor, dass von einem eigentlichen Mantel als einer Hautduplicatur nicht die Rede sein könne. Er bestreitet die Angabe Keferstein's (1865), dass die Lunge von *Triboniophorus* ganz klein sei, und macht darüber folgende

Angaben: „Die Grenze zwischen Niere und Lunge ist nicht deutlich, ebenso wenig ein Ureter aufzufinden. Das Athemloch führt in eine enge Höhle, die sich rings in ein trabeculäres Balkenwerk verzweigt. Dasselbe dehnt sich namentlich nach der Seite aus und reicht mindestens rechts bis zum Sinus der Sohlenkante, um von ihm das Blut zu empfangen. Der v. Jhering'sche Satz, wonach bei den Pulmonaten die Lunge ein Theil der Niere sei, findet hier volle Anwendung. Eine so wirkungsfähige Lunge, wie bei den echten Pulmonaten, dürfte nicht vorhanden sein."

Bergh (1870) bezeichnet die Lunge als klein, von länglich ovaler Form, in der Mitte etwas eingeschnürt, von gewöhnlichem Bau.

In neuester Zeit hat Plate (1898) bei den Janellen die Mantelhöhle und Lunge anatomisch und histologisch gründlich studirt und dabei das bemerkenswerthe Resultat erzielt, dass die Lunge derselben einen wesentlich andern Bau zeigt als die Lunge der übrigen Pulmonaten. Während sich bei den typischen Lungenschnecken zahlreiche Gefässe unter dem Epithel der innern Mantelfläche ausbreiten, fand Plate bei den Janellen keine Spur von Gefässen. Dahingegen strahlten von der Wandung der Mantelhöhle zahllose feine, büschelförmig verzweigte Röhren aus, welche in einen grossen Blutsinus eintauchten und so den Gaswechsel des Blutes ermöglichten. Plate hat dieses Athmungsorgan als „Büschel"- oder „Tracheallunge" bezeichnet und dasselbe der gewöhnlichen „Gefässlunge" der Pulmonaten gegenüber gestellt. Er hebt weiterhin hervor, dass diese Unterschiede auch in der Systematik berücksichtigt werden können, und schlägt vor, bei den Stylommatophoren die Tracheopulmonaten (= Janelliden) den Vasopulmonaten gegenüber zu stellen.

Bei der von mir untersuchten *Triboniophorus*-Art liegt die Lunge auf der rechten Körperseite und reicht nicht ganz bis zur Medianlinie, welche äusserlich durch die Medianfurche bezw. deren Fortsetzung auf das Manteldreieck dargestellt wird. Sie ist bei II 3,600 mm, bei I 3,765 mm lang, bei III 2,400 mm breit, also um etwa 1 mm länger als breit (3 : 2), liegt unmittelbar unter der Rückenhaut und ist von der Leibeshöhle durch das Diaphragma getrennt (Taf. 17, Fig. 6). Der Athemgang verbindet dieselbe mit der Rückenhaut. Die Lungenröhren reichen vielfach zwischen die Schlingen des ziemlich complicirt gebauten Ureters (Taf. 17, Fig. 2); medianwärts grenzt die Lunge ausserdem an die Niere und die Schalenkammer an (Taf. 17, Fig. 3). Von der Athemöffnung, welche sich an der rechten Körperseite nahe dem Fussrand im untern Winkel des Manteldreiecks befindet (Taf. 17,

Fig. 1 *atl*) und am conservirten Thier stark zusammengezogen erscheint, führt der Athemgang in die Mantelhöhle hinein, indem er die Haut schräg von vorn nach hinten durchbohrt. Die Mantelhöhle ist bei I 1,2 mm, bei II 0,890 mm lang und bei III 0,285 mm breit. Ihr grösster Durchmesser liegt dem gemäss in der Längsrichtung des Thieres, während der Querdurchmesser etwa 5 mal so klein ist. Diese Zahlen beweisen, dass diese Höhle im Vergleich mit den gewöhnlichen Pulmonaten ausserordentlich klein ist. Was den Aufbau der Lunge anbelangt, so kann man anatomisch drei typische, bei mikroskopischer Untersuchung sofort in die Augen fallende Bestandtheile unterscheiden, die Mantelhöhle mit den Mantelhöhlendivertikeln (Taf. 17, Fig. 3 *div*), die schlauch- oder röhrenförmigen Luftkammern (Taf. 17, Fig. 2, 3 *lk*) und die peripheren Athemröhren (Taf. 17, Fig. 2 *pul*).

Das Centrum der Lunge wird von der erwähnten Mantelhöhle gebildet, welche aus dicken, musculösen Wänden (in Taf. 17, Fig. 3 *cav.pall* ist die Musculatur nur schematisch angedeutet worden) besteht, in denen Pigmenteinlagerungen und kleine einzellige Drüsen, wie in der äussern Haut, vorhanden sind. Die Wand dieser Mantelhöhle zeigt an den verschiedensten Stellen und ohne System Ausbuchtungen von wechselnder Grösse (Taf. 17, Fig. 3 *div*). Plate hat bei den Janellen die Ausbuchtungen der Wand am Dache der Mantelhöhle als Contractionserscheinungen aufgefasst, diejenigen der Seitenwand und des Bodens dagegen als Mantelhöhlendivertikel bezeichnet. Bei *Triboniophorus* sind diese Divertikel keine Contractionserscheinungen, da sie eine ganz verschiedene Länge besitzen, deutliche Röhren darstellen und in jedem Falle nach kürzerm oder längerm Verlaufe in die Luftkammern (Taf. 17, Fig. 3 *lk*) und weiterhin in die peripheren Athemröhrchen (Taf. 17, Fig. 2 *pul*) übergehen. Hierbei mag die Bemerkung Platz finden, dass Plate als Mantelhöhlendivertikel den Theil der Lunge bezeichnet hat, welcher zwischen der Mantelhöhle und den peripheren Athemröhren gelegen ist. Bei *Triboniophorus* stellen aber die Plate'schen Mantelhöhlendivertikel zwei anatomisch so verschiedene Bildungen dar, dass ich des bessern Verständnisses halber eine Unterscheidung derselben in Mantelhöhlendivertikel (*div*) und Luftkammern (*lk*) für angezeigt gehalten habe. Bei den Janellen tritt dieser Unterschied nicht so scharf hervor. Diese Mantelhöhlendivertikel sind ganz verschieden lang. Sie öffnen sich zuweilen sofort, mitunter aber erst nach mehrfacher Gabelung (Taf. 17, Fig. 3 *div* u. *lk*) in die peripher gelegenen Luftkammern. Bei II liegen die meisten Divertikel an den beiden lateralen Seiten der Mantelhöhle,

ventral ist ihre Zahl geringer, und dorsal zweigen sich nur wenige Divertikel am Uebergang zu den lateralen Seiten ab. An der Mündung des Athemgangs in die Mantelhöhle und in der Nachbarschaft des Rectums fehlen die Divertikel vollständig. Vom vordern Rande der Mantelhöhle strahlen 8 Divertikel nach vorn aus, vom hintern Rande derselben 2 grössere Divertikel nach hinten, die sich dann peripher weiter verzweigen. Die Vertheilung der Divertikel auf die ganze Ausdehnung der Wand der Mantelhöhle ist sehr unregelmässig. In vielen Schnitten findet man gar keine Divertikel, in andern 1—3 pro Schnitt. Im Ganzen konnte ich 24 Divertikel zählen, welche mit der Mantelhöhle communicirten. Die Wand dieser Divertikel besteht aus derselben starken Musculatur wie die Wand der Mantelhöhle; die Muskeln der letztern greifen offenbar auf die Divertikel über. Es ist bereits von Plate (1898) die Vermuthung ausgesprochen worden, dass diese stark entwickelte Musculatur den Zwecken der Athmung dient. Nach den Beobachtungen Hedley's (1889), wonach die Respirationsöffnung sich zuweilen so weit öffnet, dass man das Innere der Mantelhöhle sehen kann, ist diese Vermuthung zur Gewissheit geworden. Die in die Mantelhöhle eingeströmte Luft wird augenscheinlich durch die Contraction der musculösen Wandungen derselben und der Divertikel in die Luftkammern und in die peripheren Athemröhren getrieben, um dann aus diesen wiederum durch die antagonistische Wirkung des Diaphragmas herausgestossen zu werden, nachdem sie die die Athmungsorgane umspülende Hämolymphe mit Sauerstoff gesättigt hat. Die dorsale Wand der Mantelhöhle geht ohne sichtbare Grenze in die Musculatur der Haut über. Ventral und lateral wird die musculöse Wand der Athemhöhle von einem Blutsinus umgeben, welchen Plate bei den Janellen bereits beschrieben und als Rücken- oder Dorsalsinus bezeichnet hat. In diesem Sinus liegen ausser der Mantelhöhle bezw. der gesammten Lunge auch die Niere, die Ureterschlingen, das Herz, die Schalenkammer und das Sinnesorgan. Derselbe wird dorsal von der Rückenhaut und ventral von dem Diaphragma begrenzt und verhält sich im Uebrigen genau so wie bei den Janellen, so dass hier ein Hinweis auf die Plate'sche Abhandlung genügen dürfte.

Die Mantelhöhle und die Mantelhöhlendivertikel sind auf der Innenseite mit einem niedrigen cylindrischen Epithel bekleidet, welches dem Epithel der äussern Haut gleicht. Die Epithelzellen haben keine Basalmembran und springen verschieden weit nach innen vor. Die Kerne liegen nicht in gleicher Höhe. Einen Besatz mit Cilien habe ich an meinen Präparaten nicht nachweisen können. Trotzdem er-

scheint die Annahme gerechtfertigt, dass die Athemzellen auch bei *Triboniophorus*, wie PLATE dies von den Janellen nachgewiesen hat, bewimpert sind. Im Lumen der Mantelhöhle ist eine grau gefärbte, granulirt erscheinende Masse oft in grossen Mengen vorhanden, welche zweifellos als Drüsensecret aufzufassen ist. In wie weit sich die Athemzellen, wie dies PLATE bei den Janellen angegeben hat, an der Secretion betheiligen, muss dahingestellt bleiben. Erwähnt kann jedoch werden, dass die kleinen, einzelligen Drüsen, welche sich in der Wand der Mantelhöhle und der Divertikel befinden, bei *Triboniophorus* so zahlreich auftreten, dass die Menge des vorgefundenen Secrets sehr wohl von diesen Drüsen allein geliefert sein kann.

In der Umgebung des Athemgangs, besonders in der Nähe seiner Mündung in die Mantelhöhle, sind in die Musculatur der Rückenhaut kleine Schlauchdrüsen in grosser Anzahl eingebettet (Taf. 18, Fig. 9 u. 10 *Dr*). In einem Schnitt findet man mitunter 30 und mehr von diesen Drüsen. Sie bestehen aus einem cylindrischen Epithel mit basalem Kern, welcher breiter als hoch erscheint. Die einzelnen Zellgrenzen sind deutlich sichtbar. Im Drüsenlumen liegen schwach gefärbte Klumpen geronnenen Secrets. Diese Drüsen stimmen in ihrem Bau mit den von PLATE beschriebenen Schlauchdrüsen überein. Bei der *Janella schauinslandi* münden dieselben an der Vorderecke des Mantels, auf dem kleinen Lappen, welcher sich über die Nierenöffnung hinüberlegt, mittels eines kleinen Porenfeldes aus. Bei der *Aneitella berghi* münden nur 2 oder 3 Drüsenschläuche dort aus, wo der Athemgang in die Renoanalrinne des Rückens übergeht, während die übrigen rudimentäre, kleine, allseitig geschlossene Bläschen darstellen. Bei *Triboniophorus* ähneln die Schlauchdrüsen denen der *Aneitella* am meisten. Sie unterscheiden sich von ihnen aber dadurch, dass die Bläschen nicht geschlossen sind, sondern gruppenweise in den Athemgang ausmünden.

Die Mantelhöhlendivertikel (*div*) öffnen sich in blasige Räume — die Luftkammern —, denen die musculöse Wandung nahezu fehlt (Taf. 17, Fig. 2 u. 3 *lk*). Nur am Uebergang strahlt ein ganz dünner Muskelstreifen auf die Wand der Luftkammern aus, welcher bei schwacher Vergrösserung gar nicht zu sehen ist. Der Uebergang der Divertikel in die Luftkammern markirt sich daher ungemein scharf. Es kommt noch hinzu, dass das Epithel der Divertikel plötzlich seinen Charakter ändert und die kleinen einzelligen Drüsen ebenfalls verschwinden. Die Wand der Luftkammern besteht aus einer doppelt contourirten Membran, in welche länglich runde, kleine Kerne einge-

lagert sind (Taf. 17, Fig. 2 u. 3 *lk*). In der Nähe der Divertikel sind diese Blasen länglich gestaltet und gross, nach der Peripherie zu werden sie immer mehr rund und allmählich kleiner. Lateral von der Mantelhöhle sind sie am zahlreichsten, dorsal und ventral dagegen in geringerer Anzahl vorhanden. Es stossen häufig zwei Luftkammern mit ihren Wänden direct an einander an, an den Stellen indessen, an welchen drei oder mehr Divertikel zusammenstossen, befinden sich Lücken zwischen ihnen, in denen wahrscheinlich das Blut circulirt. An die Divertikel schliessen sich peripher lang gestreckte, äusserst schmale Röhrchen — Athemröhrchen — an (Taf. 17, Fig. 2 *pul*), in deren Wänden relativ grosse Kerne von rundlicher, gerader oder gebogener Form, deutlicher Grenzmembran und granulirtem Innern erkennbar sind. Am Anfang der Athemröhren sieht man zuweilen vielgestaltige Kerne, die scheibenförmig, unregelmässig gelappt und gefenstert erscheinen. Da dieselben mit den Kernen übereinstimmen, welche Plate (1898) bei den Athemröhren der Janellen und der *Aneitella berghi* beschrieben hat, so kann ich unter Hinweis auf diese Arbeit und die derselben beigegebenen Zeichnungen auf eine nähere Besprechung derselben Verzicht leisten. Die Athemröhrchen sind ventral etwa parallel mit dem Diaphragma gelagert, dorsal fehlen sie an der Einmündungsstelle des Athemgangs in die Mantelhöhle, zu beiden Seiten derselben verlaufen sie indessen dicht unter der Haut, der Rückenwölbung angepasst. Sie erstrecken sich nach vorn bis zum Eintritt des Lungennerven (Taf. 17, Fig. 6 *n.pul*) und schieben sich hinten zwischen die Ureterschlingen ein. Eine periphere Begrenzung ist nicht vorhanden. Sie tauchen in den beschriebenen Blutsinus ein oder legen sich an ein weitmaschiges, lockeres Gewebe an, dessen Spalten mit Blut gefüllt sind.

V. Die Niere.

Humbert (1864) erwähnt die Niere von *Triboniophorus* gar nicht. Keferstein (1865) giebt im Gegensatz zu Bergh (1870) nur an, dass die Niere sehr gross ist. Simroth (1889) hat Lunge und Niere nicht von einander zu unterscheiden vermocht, er glaubt, dass hier der v. Jhering'sche Satz, wonach die Lunge ein Theil der Niere ist, noch seine volle Anwendung findet, und hält weitere Untersuchungen für unerlässlich. Einen Ausführgang sowie einen Nierenporus neben dem Anus hat keiner von diesen Forschern gefunden. In dem Semper'schen Nachlass berichtet Simroth (1894) über die Niere von *Triboniophorus*, wie folgt: „Bei *Triboniophorus* liegt anscheinend nur links ein gut

geschlossener, starkblättriger Nierensack, welcher die Lunge zu einem guten Theil umfassen dürfte, da die Harnleiter von rechts kommen. Sie treten in eine besondere spaltförmige Erweiterung des Athemgangs, nahe über der Athemkammer."

Die Kenntnisse über die Niere von *Triboniophorus* sind also nach diesen Notizen sehr dürftig. Es können nur zwei Angaben als richtig anerkannt werden, nämlich die SEMPER'sche Bemerkung, dass anscheinend nur links ein gut geschlossener, starkblättriger Nierensack liegt und dass der Ureter in den Athemgang mündet.

Eine Trennung zwischen Niere und Ureter ist bisher noch nicht gelungen, ebenso wenig hat man bisher die innere Nierenöffnung oder die äussere Nierenöffnung oder endlich die sogenannte Nierenspritze — Renopericardialgang — nachgewiesen. Günstiger liegen die Verhältnisse für die Gattungen *Janella* und *Aneitella*. PLATE hat gezeigt, dass bei ersterer eine zusammenhängende, wenn auch durch eine schmale Verbindungsbrücke in zwei Lappen getrennte Niere vorhanden ist. Bei der *Aneitella berghi* ist die Organisation der Niere noch primitiver, da diese Art nur eine einheitliche Niere ohne Lappenbildung besitzt. Auch *Triboniophorus* schliesst sich in dieser Beziehung eng an *Aneitella* an, da hier, wie bereits erörtert worden ist, eine einheitliche Niere, welche die linke Seite der Mantelgegend ausfüllt und noch ein kleines Stück über die Medianlinie nach rechts reicht, vorhanden ist. Wenn man die Niere auf Längsschnitten betrachtet, so hat sie im Allgemeinen die Form eines Dreiecks, dessen vordere dorsoventral gerichtete Seite am kürzesten ist (Taf. 17, Fig. 7 bei *o. int. re*). Die ventrale und die dorsale Fläche dagegen ist lang; beide stossen hinten in einem spitzen Winkel zusammen. In der Ebene der innern Nierenöffnung schiebt sich zwischen die dorsale Fläche der Niere und die Rückenhaut im vordern Theil der Niere die Schalenkammer ein, so dass an dieser Stelle die dorsale Fläche eine der Wölbung der Schalenkammer entsprechende Ausbuchtung (Taf. 17 u. 18, Fig. 3, 7 u. 8) erfährt. Im Uebrigen verweise ich bezüglich der Gestalt der Niere auf das Capitel über den Situs der Mantelorgane (Taf. 17, Fig. 6).

Histologisch unterscheidet sich die Niere von *Triboniophorus* nicht wesentlich von der Niere anderer Pulmonaten. Es sind auf Schnitten kleine, gekammerte Räume vorhanden, welche in der Mehrzahl von vorn nach hinten und in der Richtung nach der grossen Nierenkammer zu (Taf. 17, Fig. 7) verlaufen. Die kleinen Kammern bestehen aus einem kernhaltigen Stützgerüst und sind mit einem niedrigen Epithel

ausgekleidet, welches einen basal gelegenen, ziemlich grossen Kern erkennen lässt. Die gekammerten Räume sind oft mit einer formlosen, gekörnten Masse vollständig ausgefüllt, welche Plate bei den Janellen als körniges Protoplasma gedeutet hat, das von den Zellen bei der Conservirung nach aussen gestossen worden ist. Daneben findet man auch noch Reste von untergegangenen Epithelien sowie von Coccidien und deren Kernen, die stellenweise noch eine schwache Färbung erkennen lassen. Diese Coccidien sind in grossen Mengen sowohl intra- als auch extracellulär in der Niere aller 3 Exemplare von *Triboniophorus* vorhanden und befinden sich in verschiedenen Stadien der Theilung und Copulation. Von der Niere der Janellen unterscheidet sich die *Triboniophorus*-Niere noch dadurch, dass auch auf der ventralen Seite der gemeinsamen Harnkammer das Nierengewebe wohl entwickelt ist. In dieser Hinsicht nähert sich die *Triboniophorus*-Niere mehr der Niere der *Aneitella berghi*. Die Harnkammer verläuft in derselben Richtung wie die Vorderfläche der Niere, nähert sich stellenweise der ventralen Fläche derselben, liegt aber im Allgemeinen etwa in der Mitte zwischen der dorsalen und ventralen Fläche des Nierenkörpers.

Die Niere öffnet sich mit einer ziemlich weiten Oeffnung (Taf. 17, Fig. 7 *o.int.re*) an der Vorderfläche des medialen Nierenzipfels in den sehr complicirt gebauten Ureter. Bei der *Janella schauinslandi* und der *Aneitella berghi* fand Plate die innere Nierenöffnung am Vorderrand fast in der Mitte des linken Lappens auf der Spitze eines kleinen, breit dreieckigen, nach vorn gewandten Zipfels. Bei *Triboniophorus* III (Taf. 17, Fig. 7 *o.int.re*) durchbricht die innere Nierenöffnung die vordere Fläche des rechten Nierenzipfels etwas unterhalb der Mitte seines verticalen Durchmessers. Sie liegt zwischen der ventralen Seite der Schalenkammer und der dorsalen Seite des Atriums (Taf. 17, Fig. 3 u. 7). Die letztere ist mit der innern Nierenöffnung bezw. mit dem Anfangstheil des Ureters verwachsen, wie aus einem Querschnitt bei *Triboniophorus* I (Taf. 17, Fig. 3 *o.int.re*) zu ersehen ist. Bei Berücksichtigung dieser Lageverhältnisse muss darauf hingewiesen werden, dass Contractionen und Expansionen der musculösen Vorkammerwand das Lumen der innern Nierenöffnung mehr oder weniger verengern bezw. verschliessen oder erweitern können. Aus diesem Umstand würde sich auch in Verbindung mit dem früher bereits erwähnten Modus der Athmung und dessen Einfluss auf die Mantelorgane die von Hedley (1889) beobachtete stossweise Abgabe des Nierensecrets sehr wohl erklären lassen. Insbesondere dürfte die

Thätigkeit des Atriums hierbei darin bestehen, die Rückstauung des Nierensecrets in die grosse Harnkammer bei den Contractionen des Diaphragmas zu verhindern.

Etwa 2 mm weiter nach links besitzt der mediale Nierenzipfel eine zweite Oeffnung, welche die Nierenkammer mit der Pericardialhöhle, ähnlich wie bei den Janellen, durch den Renopericardialgang verbindet. Derselbe ist auf einem Längsschnitt bei *Triboniophorus* III (Taf. 18, Fig. 8 *reper*) in der Längsrichtung getroffen und leicht durch seine stärkere Tinction kenntlich. Wie aus der Zeichnung ersichtlich ist, verläuft derselbe nach vorn zu geneigt, so dass der Uebergang ins Pericard dicht an der ventralen Seite erfolgt. Der Renopericardialgang ist innen mit einem relativ hohen Epithel ausgekleidet, welches basalständige Kerne besitzt und lange und starke, nach der Niere zu gekrümmte Wimpern trägt. Die einzelnen Epithelzellen und ihre Kerne liegen sehr dicht an einander. Sie sind etwa 2—3 mal so hoch wie die Epithelzellen des Ureters. Auf der dorsalen Seite der Wand des Renopericardialgangs, an der Nierenöffnung desselben, schlägt sich das Epithel nach vorn wieder um, verläuft in dieser Richtung etwa die halbe Länge des Ganges und hört dann plötzlich auf (Taf. 18, Fig. 8). An das Epithel schliesst sich das niedrigere und schwach gefärbte Nierenepithel unmittelbar an. Bei der ventralen Wand setzt sich das Epithel am hintern Ende des Ganges noch ein kurzes Stück in die Nierenkammer hinein fort, wird allmählich immer niedriger — die einzelnen Epithelien und ihre Kerne stehen nicht mehr so dicht an einander — und geht schliesslich in das Epithel der Niere über (Taf. 18, Fig. 8). An der Pericardialöffnung des Ganges hört das Wimperepithel plötzlich auf.

Der Ureter ist wie bei den Janellen und der *Aneitella berghi* ein sehr complicirtes Organ, welches in seinen Lagerungsverhältnissen nur mit Hülfe von Schnittserien erkannt werden kann. Er nimmt die rechte Körperseite vom rechten Nierenzipfel an bis zum Rectum ein und ist zum grössten Theil hinter der Mantelhöhle gelegen, wenn auch viele Athemröhren sich zwischen die Schlingen des Ureters einsenken und einzelne Ureterabschnitte vor der Mantelhöhle ihre Lage haben. Bei den von mir untersuchten Individuen ist die Lage und die Zahl der Ureterschlingen nicht vollkommen gleich. Gemeinsam ist allen der Verlauf der Ureterschlingen von links nach rechts und wieder zurück. Die Anzahl der auf diese Weise gebildeten rückläufigen Bogen dagegen variirt bei den einzelnen Thieren. Man kann z. B. bei Ex. I 2 und bei Ex. III 3 derartige Bogen unterscheiden. Bei Ex. II ist die

Schnittserie wegen mangelhafter Entkalkung nicht lückenlos geworden. So viel habe ich aber trotzdem aus den Schnitten ersehen können, dass der Verlauf des Ureters sich ähnlich gestaltet wie bei Ex. I. Von dem Ureter der *Aneitella berghi* unterscheidet sich der Ureter der Gattung *Triboniophorus* unter anderm dadurch, dass der Endtheil des letztern mit einem kleinern dorsalen Bogen in den Athemgang einmündet und nicht die mediale Seite der Lunge umfasst, wie dies Plate von der *Aneitella berghi* beschrieben hat. Bei den Janellen liegen diese Verhältnisse ganz anders, indem dort der Ureter nicht in den Athemgang, sondern selbständig im vordern Winkel des Manteldreiecks unter einem zipfelförmigen Anhangslappen mündet. Statt des bei der *Aneitella berghi* von Plate und bei *Triboniophorus* von mir ermittelten dorsalen Bogens der letzten Ureterschlinge ist bei den Janellen ein zum Rectum verlaufendes langes Divertikel vorhanden (vergl. fig. 24 d^4 der Abhandlung von Plate). Dieses Divertikel vermittelt gewissermaassen den Uebergang der Formen, welche die äussere Nierenöffnung in der Mitte des Manteldreiecks (Janellen) bezw. an der rechten Seite in dem Athemgang (*Aneitella*, *Triboniophorus*) haben.

Da ausser der erwähnten Verschiedenheit in der Anzahl der Ureterschlingen bei Ex. I und III auch in der Divertikelbildung kleine Unterschiede bestehen, so erscheint eine getrennte Besprechung derselben nöthig. Aus derselben wird sich indessen ergeben, dass die Abweichungen zur Artdiagnose sich nicht verwerthen lassen.

Ex. I. Wenn man die Fig. 11, Taf. 18, betrachtet, welche den Verlauf des Ureters schematisch zur Anschauung bringt, so dürfte darüber kein Zweifel mehr obwalten, dass derselbe sehr complicirt gebaut ist. Die Bezeichnungen ur_1, ur_2, ur_3, ur_4 und ur_5 geben zugleich den Weg an, den das Nierensecret von der innern Nierenöffnung zum Athemgang zurückzulegen hat. Die Buchstaben d_1, d_2, d_3, d_4, d_5 und d_6 bezeichnen die Divertikel, welche sich entweder beim Uebergang der einzelnen Ureterabschnitte bilden (d_3 bis d_6) oder partielle Ausstülpungen einer Ureterschlinge darstellen (d_1 und d_2). Hierbei ist zu beachten, dass ausser diesen längern Divertikeln zahlreiche Faltenbildungen und Aussackungen der Ureterwände vorhanden sind, welche in dem Schema nicht veranschaulicht werden konnten, aus den Figg. 2, 4 (Taf. 17), 9, 10 (Taf. 18) etc. aber ersichtlich sind. Die Bildung von so grossen Divertikeln wie bei den Janellen ist bei *Triboniophorus* nicht vorhanden. In dieser Beziehung schliesst sich der Ureter von *Triboniophorus* mehr dem der *Aneitella berghi* an.

Was die Lageverhältnisse des Ureters zur Schalenkammer und Lunge anbelangt, so ist zu bemerken, dass ur_1, nachdem er eine kleine Strecke nach hinten am medialen Nierenrand zurückgelegt hat (Taf. 17, Fig. 3), die Schalenkammer auf ihrer ventralen Seite begleitet und entsprechend der Krümmung derselben sich auf die rechte Seite der Schalenkammer fortsetzt, um am hintern Pole der Schalenkammer unmittelbar unter der Rückenhaut in ur_2 überzugehen. In Taf. 17, Fig. 2 hat sich der Uebergang bereits vollzogen, so dass ur_1 nicht mehr sichtbar ist. An dieser Stelle entsteht das Divertikel d_3, welches (Fig. 3) an der dorsalen Seite der Schalenkammer gelegen ist und sich von da nach vorn bis zu einer Querebene erstreckt, welche etwa die Mitte der Mantelhöhle trifft. Noch einige Mikra weiter nach vorn endigt (Fig. 3) links von d_3 das Divertikel d_1, welches sich von der innern Nierenöffnung an der ventralen Seite der Schalenkammer (Taf. 18, Fig. 11) nach vorn erstreckt. d_2 stellt gewissermaassen die Verlängerung von ur_1 nach hinten dar (Taf. 18, Fig. 11), verläuft auf der ventralen Seite der Schalenkammer zwischen dieser und dem Diaphragma und ist seitlich zwischen Lunge und Niere eingeschoben (Taf. 17, Fig. 2). ur_2 liegt an der dorsalen Seite der Lunge dicht unter der Rückenhaut (Fig. 2) und bildet an der rechten Körperseite mit ur_3 das Divertikel d_4 (Taf. 18, Fig. 11). ur_3 zieht sich von der rechten Seite dicht unter der Rückenhaut im Bogen nach der linken Seite hinüber, liegt bereits hinter der Lunge und geht bei d_5 in ur_4 über (Taf. 18, Fig. 11). Letzterer liegt ventral von ur_3, so dass sich beide in der dorsoventralen Richtung gewissermaassen decken, verläuft wieder von links nach rechts und verbindet sich bei d_6 mit ur_5 (Taf. 17, Fig. 3). ur_4 ist die am weitesten nach hinten gelegene Ureterschlinge, die sich aber auf der rechten Seite so weit nach vorn hin zieht, dass sie sich mit der am weitesten vorn gelegenen Ureterschlinge ur_5 in d_6 vereinigen kann (Taf. 18, Fig. 11). ur_5 wendet sich wieder von rechts nach links (Taf. 17, Fig. 3) und geht in einem kleinen dorsalen Bogen zwischen Lunge und Rückenhaut in den Athemgang über (Taf. 17, Fig. 5). Die Mündung desselben in den Athemgang erfolgt hierbei von links nach rechts (Taf. 18 u. 17, Fig. 11 u. 5) und an den vordersten Abschnitten der Lunge.

Ex. III. Das Schema (Taf. 18, Fig. 12) dieses Ureters ist nach Längsschnitten entworfen worden. Die Lage desselben stimmt hier in so fern mit Ex. I überein, als das Princip der Anordnung der Ureterschlingen in der Richtung von links nach rechts und umgekehrt in gleichem Maasse ausgesprochen ist. Dagegen besteht, abgesehen von

kleinern Abweichungen in der Divertikelbildung, in so fern eine Abweichung von Ex. I, als bei Ex. III ein rückläufiger Bogen mehr vorhanden ist. Während bei Ex. I nur 5 Ureterlagen zu zählen sind, bestehen bei Ex. III deren 7. Weiterhin erstrecken sich die Athemröhren bei Ex. III bis in die am weitesten nach hinten gelegenen Ureterpartien, wohingegen bei Ex. I schon ur_3 und ur_4 hinter der Lunge gelegen sind. Bei Ex. III ist ur_2 der am weitesten hinten gelegene Uretertheil. Fast alle Ureterabschnitte sind hier auf dem Querschnitt getroffen (Taf. 17 u. 18, Fig. 7 bezw. 8 u. 9), nur auf der rechten Seite, wo die einzelnen Ureterschlingen sich paarweise vereinigen, findet man Schnitte, welche die Ureteren nahezu in der Längsrichtung treffen (Taf. 18, Fig. 10). Die Ureterabschnitte sind wiederum mit ur_1, ur_2, ur_3, ur_4, ur_5, ur_6 und ur_7 und die den Uebergang derselben vermittelnden Divertikel mit div_1, div_2, div_3, div_4, div_5 und div_6 bezeichnet worden. Andere Divertikel haben der leichtern Orientirung halber die Buchstabenbenennungen *a*, *b*, *c* und *d* erhalten. Im Einzelnen gestaltet sich der Verlauf des Ureters bei Ex. III folgendermaassen: ur_1 ist Anfangs ventral der Schalenkammer gelegen, bildet nach links ein kleines Divertikel, erweitert sich nach der Aufnahme eines zweiten (Fig. 12b, Taf. 18) kleinen Divertikels und wendet sich in dorsalem Bogen zwischen Rückenhaut und Lungenröhren nach hinten und rechts, um bei div_1 in ur_2 überzugehen (Taf. 18, Fig. 10), welcher wiederum von rechts nach links zurückkehrt und dabei zum Theil ventral von ur_1 (Taf. 18, Fig. 10), zum grössern Theil aber dahinter (Taf. 18, Fig. 9) liegt. Bei div_4 gehen ur_2 und ur_3 in einander über. Letzterer liegt unmittelbar unter dem Diaphragma, bildet zwei Divertikel *c* (Taf. 18, Fig. 12) und *d* (Taf. 18, Fig. 12 u. 9), verläuft nach rechts und verbindet sich bei div_2 (Taf. 18, Fig. 10) mit ur_4. Dieser Uretertheil wendet sich, ebenfalls ventral gelegen, wieder nach links bis div_5 und geht daselbst in ur_5 über, welcher zwischen Rectum und ur_4 seine Lage hat (Taf. 18, Fig. 9) und abermals sich nach rechts wendet. Nachdem ur_5 und ur_6 sich in der Nähe des Durchtritts des Rectums durch die Haut mit einander in div_3 verbunden haben, verläuft ur_6 dicht unter der Rückenhaut und auf der dorsalen Seite der Lunge wieder nach links, um sich endlich in div_6 mit ur_7 zu vereinigen, welcher dann, dorsal gelegen, von vorn her in den Athemgang einmündet (Taf. 18, Fig. 9 u. 12). Bei div_6 befindet sich ein kurzes Divertikel (Taf. 18, Fig. 12e).

Wenn man die Lageverhältnisse der beiden Ureteren vergleicht, so ergeben sich folgende Unterschiede bei Ex. I und III:

Exemplar I.

ventral dorsal

ur_1

ur_4 ur_2

ur_3

ur_5

Exemplar III.

ventral dorsal

ur_1 ur_5

ur_3 ur_2 ur_6

ur_4 ur_7

Es entsprechen sich also:

bei Exemplar I (Taf. 18, Fig. 11)	$\begin{cases} ur_1 \\ ur_2 \end{cases}$	bei Exemplar III (Taf. 18, Fig. 12)	ur_1
	ur_3		ur_2
	ur_4		ur_3
	ur_5		$\begin{cases} ur_6 \\ ur_7 \end{cases}$

Der Umstand, dass bei Ex. III eine rückläufige Ureterschlinge mehr vorhanden ist (ur_4 und ur_5) als bei Ex. I, kann als ein principieller Unterschied in der Bildung beider Ureteren nicht gedeutet werden, da diese Schlinge nur eine nochmalige Einstülpung des Ureters zwischen ur_3 und ur_6, welche bei Ex. I fehlt, darstellt. Im Uebrigen ist die Lage beider Ureteren so übereinstimmend, dass an der Gleichartigkeit der Bildung kein Zweifel bestehen kann. Auch das Vorhandensein von kleinen Abweichungen in der Divertikelbildung ist belanglos, da die Divertikel zu klein sind. Es entsprechen sich im Allgemeinen:

bei Exemplar I (Taf. 18, Fig. 11)	d_1	bei Exemplar III (Taf. 18, Fig. 12)	a
	d_2		b
	d_5		$\begin{cases} c \\ d \end{cases}$
	d_4		div_1
	d_6		$\begin{cases} div_2 \\ div_3 \end{cases}$
	dors. Bogen von ur_5		div_6

d_3 bei Ex. I (Fig. 11) fehlt bei Ex. III (Fig. 12), dagegen ist div_5 bei Ex. III (Fig. 12) entsprechend der überzähligen Schlinge ur_4 und ur_5 bei Ex. I (Fig. 11) nicht vorhanden.

Das Epithel des Ureters besteht aus niedrigen Zellen, welche so dicht an einander liegen, dass Zellgrenzen nicht wahrnehmbar sind. Meist sind diese Zellen gleich hoch und innen durch eine Stäbchencuticula abgeschlossen. Am Flächenbild sieht man deutlich, dass die Zellen Protoplasmafortsätze nach allen Richtungen entsenden, welche bei den benachbarten Zellen nach Art der Finger gefalteter Hände in einander greifen („Stern- oder Lamellenzellen" nach Plate). In einzelnen Fällen erheben sich einige dieser Zellen über das Niveau der umliegenden Zellen. Die von Plate bei der *Janella schauinslandi* beschriebenen Calottenzellen habe ich in der von dem genannten Autor beschriebenen Form und Configuration nicht nachweisen können, dagegen habe ich hier und da Zellengruppen mit Büscheln von zarten Cilien gefunden, welche nicht sonnenförmig ausstrahlen, sondern an ihren peripheren Theilen leicht gebogen erscheinen. Diese Cilien sind weit zarter und kürzer als die im Epithel des Renopericardialgangs nachgewiesenen. Sie sind nur an einzelnen Stellen vorhanden, dort aber so gut erhalten, dass das Fehlen derselben an andern Stellen nicht auf den Einfluss der Conservirung zurückgeführt werden darf. Es scheint im Gegentheil, dass die Verhältnisse hier so ähnlich wie bei den Janellen liegen, nur mit dem Unterschiede, dass bei *Triboniophorus* die Calottenzellen nicht vereinzelt neben den Sternzellen vorkommen, sondern dass Gruppen von Calottenzellen mit Wimpern auftreten. Das Protoplasma der Zellen lässt eine faserig aussehende Längsstreifung erkennen, welche durch den eigenartigen Bau der Sternzellen bedingt wird. Jede Epithelzelle besitzt einen grossen Kern, welcher etwa in der Mitte der Zelle seine Lage hat, rundlich, oval oder länglich ist und eine wechselnde Anzahl von Chromatinkörnern einschliesst.

VI. Das Herz und die Gefässe.

Simroth hat in dem Semper'schen Nachlasswerk (1894) angegeben, dass das grosse Pericard die linke Seite einnimmt und dass in demselben nach oben und rechts, der Lunge zugekehrt, die Vorkammer, links und unten die Kammer liegt. Die Muskelbalken der Kammer befestigen sich trichterartig an der Mündung der Vorkammer und bilden so einen Klappenverschluss, wie bei unserm Herzen. Die Nierenspritze ist nicht erwähnt.

An anderer Stelle fügt Simroth (1889) ausserdem noch hinzu, dass der Ventrikel bei der *Aneitea graeffei* Humbert kuglig ist, die

Aorta sich sofort gabelt und als starke hintere Aorta intestinalis zur Leber verläuft.

Bergh (1870) bezeichnet das Pericardium als quer oval und etwa 5,5 mm lang. Die Vorkammer ist ziemlich gross und dünnwandig. Klappenbildung weder an der venösen noch arteriellen Oeffnung nachweisbar.

Keferstein (1865) erwähnt nur eine kuglige Herzkammer, längliche Vorkammer und ein bedeutendes Lebergefäss.

Diese literarischen Notizen stimmen mit den thatsächlichen Verhältnissen nur zu einem Theil überein, insbesondere geben sie keinen Aufschluss über die eigenartigen Verhältnisse bei der Blutcirculation. Die Untersuchungen bei *Triboniophorus* haben nun Folgendes ergeben:

Das Herz[1]) besteht aus einer in situ rundlich erscheinenden Kammer und einer länglichen Vorkammer, welche sich rechts an die Herzkammer anschliesst und bis in das Lungengewebe hineinreicht.

Herzkammer und Vorkammer sind von dem Pericard, einer dünnen Epithelmembran, umgeben, welche zwei Blätter bildet, von denen das viscerale der Herzwand unmittelbar anliegt, während das parietale die Innenseite des Diaphragmas, die ventrale Fläche der Niere bezw. die Innenseite der Rückenhaut überzieht. Zwischen diesen beiden Blättern liegt eine geräumige Höhle — die Pericardialhöhle — welche nach vorn fast bis zur vordern Grenze des Diaphragmas, nach hinten bis zur vordern Fläche des Nierenkörpers und dorsal bis zur Rückenhaut reicht. Dort, wo die beiden Nierenzipfel sich zum Nierenkörper vereinigen (Taf. 18, Fig. 11 u. 12), begleitet das Pericard die ventrale Nierenfläche. Auch das Atrium ist mit dem Pericard bekleidet, und zwar reicht das letztere auf der ventralen Seite bis in das Lungengewebe hinein, während die dorsale Seite des Atriums in ihren vordern Abschnitten der ventralen Fläche des rechten Nierenzipfels und dann noch weiter nach vorn dem Ureter anliegt (Taf. 17, Fig. 7). Hier ist kein Pericard mehr vorhanden, dasselbe hat sich bald nach dem Austritt des Atriums aus dem Ventrikel an die Wand des erstern angelegt.

Die Pericardialhöhle steht, wie im Abschnitt über die Niere bereits erwähnt worden ist, mit der Nierenkammer durch den Renopericardialgang in Verbindung (Taf. 18, Fig. 8). Im Uebrigen stellt dieselbe einen überall geschlossenen Sack dar.

Die Anordnung der arteriellen Gefässe bietet gegenüber den übrigen

---

1) Ueber die Lage desselben vergl. „Situs der Mantelorgane".

Pulmonaten keine wesentlichen Abweichungen. Die Aorta tritt aus dem Ventrikel an seiner ventralen Fläche heraus (Taf. 17, Fig. 6) und theilt sich alsbald in die Aorta posterior und Aorta anterior. Die Aorta posterior ist ein starkes Gefäss, welches mit den Magenwindungen verläuft, zahlreiche kleine Aeste an den Magen und Darm abgiebt und die Leberdrüsen mit Blut versorgt. Die Aorta anterior geht rechts neben dem Schlund in die Tiefe, um dann zwischen Pedal- und Visceralganglien (Taf. 18, Fig. 13) von hinten nach vorn hindurch zu treten, sich vor den Ganglien zu theilen und kleinere Aeste an den Genitalapparat, Schlundkopf, Fühler, Lippen, Stirn etc. zu senden (Taf. 18, Fig. 13). Ausserdem steht der Ventrikel durch eine ziemlich weite Oeffnung mit dem Atrium in Verbindung, welches sich nach rechts zu bis in die Lunge hinein erstreckt. Ventrikel und Atrium liegen also neben einander. Die Atrioventricular-Oeffnung erscheint an Schnittpräparaten gleichsam in den Ventrikel hineingezogen, so dass die Wandungen des Ventrikels auf der Aussenseite die Oeffnung nach rechts zu überragen und den Anfang des Atriums bedecken. Der Verschluss der Atrioventricular-Oeffnung erfolgt durch starke Muskelbalken, welche dieselbe kreisförmig umgeben. Das Atrium ist an der Herzkammeröffnung zusammengeschnürt, erweitert sich weiter nach rechts bauchig, um dann bei seiner Mündung in den Blutsinus wieder schmäler zu werden. Es hat somit im Allgemeinen eine spindelförmige Gestalt. Die Musculatur ist im mittlern, bauchigen Theil am stärksten, am Lungentheil am schwächsten entwickelt.

Das Interessanteste an diesem Blutgefässystem ist, wie Plate bereits bei den Janellen nachgewiesen hat, dass eine Lungenvene nicht vorhanden ist. Das Atrium nimmt das Blut direct aus dem Dorsalsinus auf und steht mit diesem durch eine weite Oeffnung in unmittelbarem Zusammenhang (Taf. 17, Fig. 3). An einzelnen Stellen kann man sogar nachweisen, dass die Musculatur des Atriums in diejenige der Mantelhöhle übergeht. Der Blutsinus umgiebt die Mantelhöhle überall (Taf. 17, Fig. 2, 3 u. 5), so dass das hier circulirende Blut die Athemröhren umspült und so den Gasaustausch ermöglicht.

VII. Die Schalenkammer.

Während Humbert (1864) bei *Triboniophorus graeffei* 2 oder 3 grössere Kalkkörner und eine Anzahl anderer, bedeutend kleinerer im Innern des Mantels beschrieben hat, besteht die Schale derselben nach Simroth (1894), (Semper'scher Nachlass) aus mehreren, dicht hinter einander liegenden Stücken, die in einer schwach gebogenen Linie

sich folgen, ihre „Taschen“ zwischen Mantelorganen und Integument eng ausfüllend. Nach eigenen Untersuchungen hat SIMROTH (1889) bei der *Aneitea graeffei* HUMBERT beobachtet, dass die Schale aus 3 getrennten Stücken besteht, die ganz fest in die tiefern Lagen der Cutis eingelassen sind. Das vordere Stück liegt vor der Lunge, das zweite über dem Pericard auf seiner rechten Seite, das dritte über der Niere. Die Stücke bestehen zum Theil aus derbem Conchiolin, zum Theil aus dichtem weissen Kalk. KEFERSTEIN (1865) spricht bei *Triboniophorus schüttei* ebenfalls von ziemlich vielen rundlichen Kalkconcretionen, die mit blossem Auge zuweilen als weisse Pünktchen wahrgenommen werden können. Bei *Triboniophorus kreffti* findet er neben dem Herzen und After vor der Lunge in der Körperwand ein kleines, dreieckiges, ziemlich dickes Schalenstück. BERGH (1870) hat bei *Triboniophorus schüttei* oberhalb des Pericardiums ein grösseres trianguläres Kalkstück von etwa 3,66 mm Länge und fast 1 mm Dicke ermittelt, welches an der Aussenseite mehr convex ist, an der Innenseite eine breite Kluft darbietet. Ein etwas schmäleres, etwa 3 mm langes, sonst ganz ähnliches Kalkstück liegt entlang der Gegend, in welcher Niere und Pericard zusammenstossen. Neben dem letztern finden sich ein etwas kleineres, 2 noch kleinere und 4—5 immer kleinere Kalkstückchen. Alle diese Kalkkörper sind einander sehr ähnlich, hart, nicht sehr bröcklig, weisslich, im Ganzen kleinen Eisstückchen mit eingeschlossenen Luftbläschen nicht unähnlich; ihre Oberfläche zeigt überall kleine, abgerundete Höckerchen.

In neuester Zeit hat PLATE bei den Janellen Schalenbläschen nachgewiesen und zwar bei der *Janella schauinslandi* in einer Anzahl von 60—80 Stück, bei der *Aneitella berghi* in viel geringerer Zahl, aber in erheblicherer Grösse (bis zu $^3/_4$ mm gross). Dieselben hängen frei in den Dorsalsinus hinein und haben in ihrer Wand keine besondere bindegewebige Tunica.

Bei den von mir untersuchten Exemplaren der Gattung *Triboniophorus* liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Der hauptsächlichste Unterschied besteht darin, dass von mir in allen drei Fällen eine einheitliche Schalenkammer mit einem einheitlichen grossen Kalkstück gefunden worden ist, wie ich das bereits in einer vorläufigen Mittheilung erwähnt habe. Um die Schalenkammer für Schnittpräparate geeignet zu machen, wurde das im „Situs der Mantelorgane“ näher beschriebene, herausgeschnittene Mantelstück in Pikrinschwefelsäure zum Entkalken gebracht, danach gründlich ausgewaschen, in Hämatoxylin gefärbt und in Paraffin eingebettet. Das Mantelstück bei

Ex. II hatte ca. 14 Stunden in der Entkalkungsflüssigkeit gelegen und wurde, als keine Kohlensäureblasen mehr aufstiegen, verarbeitet. Hier war der Kalk in den hintern Abschnitten der Schalenkammer nicht gelöst, so dass die Schnittserie nicht lückenlos geworden ist. Ex. I und III wurden in Folge dessen ca. 24 und sogar 48 Stunden in der Entkalkungsflüssigkeit belassen, wonach eine völlige Entkalkung ohne nachweisbare Schädigung der übrigen Gewebe eingetreten war. Die Lage der Schalenkammer ist bereits im Capitel „Situs der Mantelorgane" erörtert worden. An Querschnitten können die Lageverhältnisse derselben zu den benachbarten Organen noch dahin präcisirt werden, dass die Schalenkammer dorsal überall an die Rückenhaut anstösst, ventral im vordern Abschnitt nur von dem Diaphragma, im hintern Theil dagegen von der Lunge, der Niere, dem Ureter und dem Atrium bedeckt wird (Taf. 17, Fig. 2, 3, 5). Auf der rechten Seite legen sich Athemröhren oder an andern Stellen Ureterschlingen an sie an, während die linke Seite von der Niere begrenzt wird.

Auf dem Querschnitt erscheint die Schalenkammer als ein rundlicher bis ovaler Ring (Taf. 17, Fig. 3, 5), dessen grösster verticaler Durchmesser ca. 1 mm und dessen grösster horizontaler Durchmesser ca. $2^1/_2$ mm beträgt. Dabei liegt der linke Pol des horizontalen Durchmessers dorsal dicht unter der Rückenhaut, der rechte Pol dagegen mehr ventral an der Lunge. Die Ausdehnung der Schalenkammer in der Tiefe ist dort am stärksten, wo ein drüsiges Divertikel — die Schalendrüse — sich in dieselbe öffnet (Taf. 17, Fig. 5 *s. dr*). Durch das Vorhandensein dieses Organs weicht *Triboniophorus* wesentlich von den Janellen und der Gattung *Aneitella*, welche ein derartiges Organ nicht besitzen, ab. Die Schalendrüse hat die Gestalt eines vorn und hinten blind endigenden Schlauches bezw. einer Röhre (Taf. 18, Fig. 14) und erstreckt sich an der dorsalen Seite der Schalenkammer von vorn nach hinten. Sie beginnt bei Ex. I vorn etwa im Niveau des vordern Randes des Ventrikels und endet hinten in einer Querebene, welche etwa die Mitte des Renopericardialgangs trifft (Taf. 18, Fig. 11). Die Längenverhältnisse der Schalenkammer und der Schalendrüse sind nach Berechnungen an Serienschnitten folgende:

Exemplar I.

Länge der Schalenkammer	4,335	mm
„ „ Schalendrüse	2,760	„
„ „ Schalenkammer vor der Schalendrüse	1,290	„
„ „ Schalenkammer hinter der Schalendrüse	0,285	„

Länge der Schalendrüsenmündung	0,795	mm
„ „ Schalendrüse vor der Mündung . . .	0,405	„
„ „ „ hinter der Mündung . .	1,560	„

Exemplar II.

Länge der Schalenkammer	5,205	mm

Aus dieser Scala ist zu entnehmen, dass die Schalenkammer (Taf. 18, Fig. 14 *sch*) ca. $^1/_2$ cm lang ist und die Schalendrüse etwas mehr als die halbe Länge derselben erreicht. Nach hinten erstreckt sie sich fast bis zum Ende der Schalenkammer, während sie nach vorn von der Schalenkammer mindestens um $^1/_3$ der Gesammtlänge derselben überragt wird (Taf. 18, Fig. 14 *dr*). Die Schalendrüse steht mit der Schalenkammer durch eine ziemlich weite Oeffnung in Verbindung (Taf. 18, Fig. 14 *o*). Diese Mündung liegt bei Ex. I zwischen zwei Querebenen, welche etwa die Mündungsstelle des Ureters in den Athemgang und die vordere Spitze des rechten Nierenzipfels treffen (Taf. 18, Fig. 11). Der bei weitem längste Theil der Drüse liegt hinter der Mündung derselben in die Schalenkammer (Taf. 18, Fig. 14). Die Wand der Schalenkammer besteht aus einer endothelähnlichen Zellenschicht, welche aussen und innen durch eine scharf contourirte Cuticula abgeschlossen ist und rundliche Kerne erkennen lässt, die in ziemlich weiten Abständen von einander auftreten. Das von den Kernen nicht eingenommene Gewebe ist ebenfalls dunkel tingirt und zeigt eine starke Längsstreifung. Zellgrenzen sind nicht zu erkennen. An einzelnen Stellen, wo die Wand schräg getroffen ist, ist die dem Kammerlumen zugewendete Cuticula nicht scharf contourirt, sondern wird von dem feinstreifigen Zellgewebe nach Art eines Pinsels überragt. Aussen um die zellige Wand zieht sich eine dünne bindegewebige Schicht mit langen, spindelförmigen Kernen, welche von der Rückenhaut an die Kammerwand herantritt. Von der Fläche gesehen, erscheinen die Zellen als unregelmässig gestaltete, platte Zellen, die keine Zellmembran, dagegen aber kleinste intercelluläre Zwischenräume erkennen lassen. Das Zellprotoplasma ist durch diese letztern gewissermaassen in kleinen, radiär gelagerten Feldern angeordnet.

Das Schalendrüsendivertikel besteht aus einer Lage niedriger Cylinderzellen, die mit einer dünnen Schicht von Muskelgewebe umgeben sind, welches von der Rückenhaut her an die Drüse herantritt. Die Epithelzellen besitzen ovale, basalständige Kerne mit 5 bis 10 und mehr Kernkörperchen und lassen dieselbe Streifung im Protoplasma erkennen wie die Sternzellen des Ureters. Das Protoplasma erscheint

körnig oder feinblasig-schaumig und hat bei der Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Orange G eine Orangefärbung angenommen, während die Kerne schön blau gefärbt sind. Auf Schrägschnitten lässt sich erkennen, dass der Kern die Zelle fast ausfüllt und dass zwischen den einzelnen Zellen Intercellularspalten vorhanden sind. An dem dem Lumen zugekehrten Ende sind die Epithelzellen mit einer dünnen, glashellen, stark lichtbrechenden Schicht überzogen, welche an verschiedenen Stellen wechselnde Stärke erreicht. Der im Drüsenlumen vorgefundene Inhalt besteht im Wesentlichen aus einer protoplasmaähnlichen, gekörnten Masse.

An andern Stellen habe ich im Lumen der Drüse Inhaltsmassen gefunden, welche bereits eine concentrische Schichtung erkennen liessen, indem die peripheren Theile protoplasmaähnlich aussahen, während im Centrum eine homogene, anscheinend bereits festere Masse vorhanden war.

Im Lumen der Schalenkammer sind die organischen Reste des Kalkstabes in Form von lamellös geschichtetem, concentrisch angeordnetem, kernlosem Gewebe enthalten. Dasselbe hat sich lebhaft gefärbt. Bei Ex. II, wo die Entkalkung nicht vollständig erreicht worden war, sind zwischen und um diese Gewebslamellen kalkige Ablagerungen sichtbar. Dieselben präsentiren sich als kleinste oder grössere, meist unregelmässig vierseitige Kalkstückchen von weisser, stark glänzender Beschaffenheit.

Ob die eigenartigen Zellen, welche die Wand der Schalenkammer zusammensetzen, an der Bildung der organischen oder anorganischen Bestandtheile des Kalkstabes betheiligt sind, muss dahingestellt bleiben; so viel darf als sicher erachtet werden, dass die Schalendrüse das Material in flüssigem Zustande liefert, welches nach seiner Gerinnung die Bildung des Kalkstabes bewirkt. Die lamellöse Schichtung des letztern erfolgt dann in der Weise, dass immer neues Material sich aussen anlegt, so dass der Kalkstab durch Apposition wächst.

VIII. Die Sinnesblase.

Bei den Janellen und der *Aneitella berghi* hat Plate ein Sinnesorgan beschrieben, das er für identisch mit dem Osphradium der Basommatophoren und der Gattung *Testacella* erklärt. Bei *Triboniophorus* ist dieses Sinnesorgan ebenfalls vorhanden, bisher aber noch nicht aufgefunden worden. Es liegt, wie bereits erwähnt worden ist, hinter der Niere und Lunge bezw. zwischen Niere und Ureterschlingen und zwar dort, wo der hintere Abschnitt des Diaphragmas in die

Rückenhaut übergeht. Es ist somit zwischen Rückenhaut und Diaphragma von vorn her eingeschoben und stellt im Allgemeinen eine runde Blase dar, welche bei Ex. I 0,9 mm, bei Ex. II 0,69 mm lang und bei Ex. III 0,855 mm breit ist.

Das Sinnesorgan wird von 2 Nerven versorgt, welche am vordern Theil von rechts und links an dasselbe herantreten und die Ventral- und Dorsalwand desselben umziehen. Nachdem sich die Nervenfasern an die dorsale Wand herangelegt haben, tritt gleichzeitig an der Innenfläche derselben eine Sinnesplatte auf, welche nur etwa das mittlere Drittheil der dorsalen Wand einnimmt. Das vordere Drittheil der Dorsalwand ist mit einer einfachen Lage niedriger Zellen ausgekleidet, welche gleichmässig dorsal, ventral und lateral liegen. Im hintern Drittheil wird die Mitte der dorsalen Wand von einer nach hinten spitz auslaufenden Fortsetzung der Sinnesplatte eingenommen, während an allen andern Stellen dasselbe Epithel wie im vordern Drittheil vorhanden ist. Die Sinnesplatte hat somit etwa die Gestalt eines spitzen Dreiecks, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist. Sie besteht aus 4—6 Reihen von Kernen, von denen die Kerne der dem Lumen der Blase zugekehrten innersten Reihe in gleicher Höhe neben einander stehen, während die übrigen Kerne ungleich gross und unregelmässig angeordnet sind. Die Kerne der innersten Reihe liegen in Zellen, deren terminaler Rand gerade gerichtete Borsten trägt, welche frei in das Lumen der Blase hineinragen. Ausserdem tragen dieselben einen äusserst zarten Wimperbesatz. Die Kerne sind rund, oval oder spindelförmig. An der Dorsalwand verlaufen Nervenfasern, zwischen welchen auf Flächenbildern sternförmige, gezackte Kerne liegen. Zu weitern Untersuchungen reichte die Conservirung des Materials nicht aus.

Im Lumen der Sinnesblase sowie am Epithel derselben findet man hier und da eine fein gekörnte Masse, die als der geronnene Ueberrest einer eiweisshaltigen Flüssigkeit aufgefasst werden muss, welche die Blase erfüllt hat. Ueber die Function der Sinnesblase können nur Untersuchungen an lebenden Thieren Aufschluss gewähren. Plate hat die Vermuthung ausgesprochen, dass sie irgend welche äussern Einwirkungen auf die Rückenhaut (Druck, Licht, Wärme) zur Empfindung bringt.

IX. Darmcanal und Situs viscerum.

Humbert (1864) hat bei *Triboniophorus graeffei* einen hornigen Kiefer, welcher am untern Rande fast gerade ist, erwähnt. Weitere

Angaben über den Digestionsapparat sind leider nicht vorhanden, dagegen hat Keferstein (1865) bei *Triboniophorus schüttei* und *kreffti* den Kiefer und die Radula eingehender untersucht. Der Kiefer ist nach ihm an der Decke der Mundhöhle gelegen, unter einem sehr stumpfen Winkel gebogen und hat eine untere concave und eine obere convexe Seite. Vom mittlern Drittel des Kiefers entspringt als ein blattartiger Fortsatz eine Cuticula, welche sich nach hinten etwas verbreitert. Die Zähne der Radula bestehen aus einer ziemlich rechtwinkligen Platte, auf welcher sich ein widerhakenähnlicher Längswulst mit Spaltung in zwei Lappen, die wieder in mehrere Läppchen getheilt sind, erhebt. Bei *Triboniophorus kreffti* fehlen die Medianplatten, wie Keferstein erwähnt, bei einem Individuum, und die Seitenplatten stossen vorn in einem spitzen Winkel an einander. Bei andern Individuen dagegen hat Keferstein einen Mittelzahn gefunden und das Fehlen desselben im ersten Falle als abnorme Zahnbildung bezeichnet. *Triboniophorus schüttei* ist mit einer Medianplatte ausgestattet, welche einen 3—5 lappigen Zahn trägt, aber keinen Längswulst wie die Seitenplatten hat.

Der Oesophagus ist dünn und tritt in einen Vormagen, an den sich wieder ein längerer, darmartiger Theil der Speiseröhre und endlich der kleine Magen anschliesst. In diesen münden 3 weite Lebergänge. An seinem hintern Theile befindet sich ein Divertikel. Der Darm besteht aus 3 Schlingen. Auf dem Vormagen befindet sich jederseits eine grosse, flockige Speicheldrüse, deren Ausführungsgang mit dem Oesophagus durch den Schlundring tritt.

Bergh (1870) beschreibt im Gegensatz zu Humbert und Keferstein bei *Triboniophorus schüttei* am Vorderrande des Kiefers einen deutlichen, wenn auch wenig vorspringenden Zahn. Die Raspel besteht aus ca. 350 Zahnreihen, von denen die 5—6 hintersten unentwickelt sind. Die Medianplatte ist symmetrisch und gewöhnlich etwas nach hinten verschoben, während die Seitenplatten minder symmetrisch und gegen die Medianlinie schief gestellt sind. Bergh unterscheidet, wie Keferstein, einen Vormagen, ein dünnes Zwischenstück von derselben Länge (darmartiger Theil der Speiseröhre nach Keferstein), den eigentlichen Magen und den haubenförmigen Blindsack. Jederseits neben dem letztern öffnet sich ein Lebergallengang. Er behauptet gegenüber Keferstein, dass bestimmt nur 2 Gallengänge vorhanden sind. Der Magen ist mit Speisebrei vollgestopft, der aus unbestimmbarer thierischer Masse besteht. Hedley (1889) hat bei der *Aneitea graeffei* individuelle Verschiedenheiten der Zahnbildung

beobachtet. Ob eine Mittelplatte vorhanden ist, geht aus seinen Angaben nicht hervor. Er unterscheidet Oesophagus, Magen, Blindsack und Darm. Die Zahl der Gallengänge und ihre Mündungsstelle ist von ihm leider nicht angegeben worden.

Bei den von mir untersuchten 3 Individuen habe ich nur geringfügige Unterschiede feststellen können. Sie werden im Einzelnen besonders hervorgehoben werden. Der Pharynx liegt im Vordertheil des Körpers etwas schräg von vorn nach hinten links, so dass der hintere Theil desselben die linke Körperseite einnimmt (Taf. 19, Fig. 15 *phar*). Diese scheinbare Asymmetrie ist vielleicht durch starke Contraction im Alkohol bedingt worden. Er ist seitlich etwas zusammengedrückt, birnförmig und hat auf seiner dorsalen Fläche etwa im Centrum eine Durchbohrung für den Oesophagus (Taf. 19, Fig. 15 *oes*), sowie etwas weiter nach vorn jederseits eine Durchbohrung für die Speichelgänge (Taf. 19, Fig. 15, 16 *d. salp*), von denen der rechte 7 mm vor dem linken mündet.

An der ventralen Fläche des Pharynx liegen zwei deutlich hervorspringende, seitliche Polster (Taf. 19, Fig. 18 *po*), zwischen denen die Schlundkopfarterie (*a. phar*) in die Musculatur eintritt. Die Musculatur besteht auf der ventralen Seite in den vordern Abschnitten des Pharynx (Taf. 19, Fig. 17 *mu*) aus zwei innern Lagen von kreisförmig verlaufenden Fasern, die aussen von einer Längsfaserschicht bedeckt werden. Nach hinten zu nimmt die Musculatur an Stärke bedeutend ab. Zwischen Musculatur und Mundhöhle liegt in den vordern Abschnitten ein centrales Polster, welches aus einem weitmaschigen Gewebe mit dickwandigem Trabekelwerk und rundlichen Kernen besteht. Weiter nach hinten spaltet sich dieses Polster in der Medianlinie in zwei nach hinten verlaufende Hälften, von welchen die eine sich dorsoventral nach aussen umbiegt, während die andere Hälfte sich ventrodorsal nach aussen umlegt. Diese beiden nach aussen umgeschlagenen seitlichen Anhänge verschmelzen dann wieder weiter nach hinten jederseits mit den zugehörigen Hälften und stellen hiernach die auf der ventralen Fläche des Pharynx (Taf. 19, Fig. 18 *po*) sich vorwölbenden Polster dar. Dieselben sind einzeln von einer dicken Muskellage umgeben. Vor dem Oesophagus befindet sich der Kiefer (Taf. 19, Fig. 16 *mand*, derselbe schimmert hier nur aus der Tiefe durch), welcher aussen von der Schleimhaut der Mundhöhle bedeckt wird. Auf derselben liegen die Protractoren (*mu*), welche den Kiefer beim Kaugeschäft nach vorn ziehen und in der Haut der Stirn sich anheften. Der Kiefer hat (Taf. 19, Fig. 23) eine dorsale convexe und

eine ventrale concave Seite, ist gebogen und hornig. Der vordere Rand ist convex und zeigt keine Spur von einem zahnartigen Fortsatz. Während der Kiefer darin mit dem von HUMBERT bei *Triboniophorus graeffei* und von KEFERSTEIN bei *Triboniophorus schüttei* und *kreffti* beschriebenen übereinstimmt, erklärt BERGH, bei *Triboniophorus schüttei* einen deutlichen, wenn auch wenig vorspringenden Zahn am Vorderrande des Kiefers nachgewiesen zu haben. Am gesammten concaven Hinterrande des Kiefers entspringt ein sich nach hinten zuspitzender, dünner, blattartiger Fortsatz (Taf. 19, Fig. 23 *pt*), welcher sich nach dem Kochen mit verdünnter Natronlauge noch erhalten hat. Nach KEFERSTEIN nimmt derselbe nach hinten an Breite zu.

Besonderes Interesse bietet die Radulapapille (Taf. 19, Fig. 18 *rad. pap*), welche am hintern Ende des Schlundkopfs nach hinten hervorspringt. Auf der rechten Seite legt sie sich über den Oesophagus hinüber, so dass daselbst eine tiefe Rinne zwischen Radulapapille und Pharynx entsteht, in welcher der Schlund seine Lage hat (Taf. 19, Fig. 18 *r*). Eine Spaltung der Papille in zwei Hälften, welche, wie SEMPER (1894) und SIMROTH (1889) angeben, gewissermaassen als zwei Papillen nach hinten vorspringen, ist äusserlich nicht erkennbar. Im mikroskopischen Bilde lässt sich jedoch nachweisen, dass diese Spaltung an der dorsalen Seite in der That vorhanden ist (Taf. 19, Fig. 19). Die Seitenränder der Radulamembran sind hier spiralig nach innen eingerollt (Taf. 19, Fig. 19). Auf der Aussenseite ist die Radulapapille von dünnen Muskellagen umgeben, so dass die Spaltung derselben in Folge dessen äusserlich nicht wahrgenommen werden kann. Die Radula selbst liegt auf dem Boden der Mundhöhle und ist dort, wie aus Querschnitten des Pharynx hervorgeht, lyraförmig gelagert (Taf. 19, Fig. 17 *rad*). Die einzelnen Zähne entsprechen im Allgemeinen dem von BERGH, KEFERSTEIN und Andern beschriebenen Typus, so dass ich auf eine eingehende Schilderung derselben verzichten darf und nur die Abweichungen erörtern werde. Man kann eine Mittelzahnreihe und jederseits bis zu 170 Seitenreihen unterscheiden; die Breite der Radula ist nicht überall gleich. Ausserdem sind, von vorn nach hinten gezählt, ca. 130 Zahnreihen vorhanden, so dass im Ganzen etwa 25000 Zähne existiren. Die Seitenzähne sind am grössten in der Nähe des Mittelzahns (Taf. 19, Fig. 20—22, No. 1) und werden allmählich immer kleiner (No. 20, 21, 24, 28, 38, 42—44, 49, 86). Die Basalplatte hat Anfangs etwa die Form eines Rechtecks (Taf. 19, Fig. 20, No. 1), nach der Peripherie der Radula zu spitzt sie sich

dann immer mehr zu und wird keilförmig. Der Mittelzahn, von PLATE auch Rhachiszahn genannt, weicht in seiner Form von dem durch BERGH und KEFERSTEIN beschriebenen sehr erheblich ab. Beide stimmen bei *Triboniophorus schüttei* darin überein, dass eine Mittelplatte vorhanden ist. Bei der von mir untersuchten Art ist der Mittelzahn rudimentär, winzig klein und hinten gespalten (Taf. 19, Fig. 22 *s*). Zuweilen reicht der Schlitz bis zum vordern Ende (Taf. 19, Fig. 21 *o*), mitunter ist nur ein heller Längsstreifen in der Mitte nachweisbar (Taf. 19, Fig. 20 *o*). Am Vorderrand sind die Mittelzähne entweder abgerundet (Taf. 19, Fig. 20 *o*) oder mit zangenartigen Fortsätzen versehen (Taf. 19, Fig. 21, 22 *o*). Ausserdem trägt jeder Zahn 1 oder 2 äusserst kleine Zähnchen, die meist verschieden gelegen sind. Diese Mittelzähne gleichen den von MACDONALD (1856) bei der „Aneiteum-Slug" beschriebenen vollständig, wie aus einer Vergleichung seiner und meiner Zeichnungen sofort ersichtlich ist. Dagegen weichen die Seitenzähne der *Aneitea* von denen der Gattung *Triboniophorus* erheblich ab.

Der Oesophagus verlässt den Pharynx an seiner dorsalen Seite, ist sehr kurz und dünn und tritt durch die Schlundcommissur der Cerebralganglien hindurch, um alsbald in den weiten Magenschlauch überzugehen. In Taf. 19, Fig. 15 ist die Lage des Darmtractus bei Ex. II halb schematisch zur Anschauung gebracht. Die Rückenhaut ist daselbst zum grössten Theil entfernt und die Fussplatte nicht mitgezeichnet. Ex. I und III stimmen mit Ex. II vollkommen überein. Der Uebergangstheil des Schlundes in den Magen wird in situ von den Peniswindungen mit dem Vas deferens und von einer quer verlaufenden Darmschlinge (d^6) bedeckt. Der Magen ist schlauchförmig und wendet sich in 2 Spiraltouren nach hinten bis zur Leberdrüse, wo er in den Darm übergeht. Am Anfangstheil des Magens liegen 2 Speicheldrüsen, die eine ventral, die andere dorsal, demselben an. Sie sind gelblich weiss gefärbt, flockig, zum Theil compact, zum Theil locker zusammenhängend. Die ventrale Speicheldrüse zeigt an ihrer untern Fläche etwa auf der Grenze des hintern und mittlern Drittels eine rinnenförmige Vertiefung, in welcher der linke Pedalnerv verläuft (wahrscheinlich Contractionserscheinung). Von der Mitte der untern Fläche nimmt der linke Speichelgang seinen Ursprung, welcher unter Windungen nach vorn bis zu den Ganglien verläuft, unter der Schlundcommissur hindurchgeht, sich dann plötzlich nach aufwärts wendet und die dorsale Seite des Pharynx erreicht. Die dorsale Speicheldrüse stellt im vordersten Theil eine compacte Drüsenmasse

dar und besteht in den hintern Abschnitten aus vielen, nur locker zusammenhängenden Drüsenläppchen. Aus ihrem compacten Theil entspringt der rechte Speichelgang. Dieser tritt durch die Schlundcommissur an die rechte hintere Schlundkopfwand, verbleibt eine kurze Strecke auf der rechten Seite des Schlundkopfs, wo er eine Schleife in Form einer halben Acht bildet, und mündet auf der dorsalen Fläche des Pharynx in die Mundhöhle ein. Der Magen bildet an der Uebergangsstelle in den Darm einen Blindsack (Taf. 19, Fig. 24 *coec*), welcher nach vorn und etwas nach rechts gelagert ist. An dieser Stelle, also dicht vor der vordern Leberdrüse senkt sich der bisher dorsal sichtbare Magen (Taf. 19, Fig. 15 *sto*) plötzlich fast unter einem rechten Winkel in die Tiefe und wird von der Leberdrüse vollkommen bedeckt, so dass es den Anschein hat, als ob der Magen hier in den Darm überginge. Wenn man indessen den vordern Leberrand von dem Magen (*sto*) und den hintern Leberrand von d^2 mit der Präparirnadel abbiegt, so sieht man deutlich, dass sich der Magen noch knieförmig in die Tiefe fortsetzt und erst nach der Bildung des oben erwähnten ca. $^1/_2$ cm langen Blindsacks allmählich in den Darm übergeht (Taf. 19, Fig. 24). Von Keferstein (1865) und Bergh (1870) wird ein Oesophagus, Vormagen, Magen mit kurzem Divertikel und Darm unterschieden. Diese Gruppirung ist aber weder durch äussere Unterschiede noch durch histologische Gründe gerechtfertigt, da der Magenschlauch vom Schlund an bis zum Darm ein annähernd gleich starkes Rohr darstellt und das Epithel des Magenschlauchs und des Blindsacks keine erheblichen Unterschiede erkennen lässt. Hedley (1889) hat in Uebereinstimmung mit meinen Untersuchungen ebenfalls einen Magen, Blindsack und Darm gefunden. In den Blindsack münden von vorn, von rechts und von hinten her 3 Ausführungsgänge der Leberdrüsen ein (Taf. 19, Fig. 24 *d.hep.ant*, *d.hep.med*, *d.hep.post*). Dieselbe Beobachtung hat Keferstein bei *Triboniophorus schüttei* und *kreffti* gemacht, während Bergh mit Bestimmtheit behauptet, dass er bei *Triboniophorus schüttei* nur 2 Gallengänge gefunden habe und dass dem gemäss auch eine Dreitheilung der Leber nicht bestehe. Wie aus den Figg. 25 und 26 (Taf. 19) hervorgeht, münden 2 Lebergänge (*d.hep.ant* und *d.hep.med*) in das Coecum vor der Vereinigung desselben mit dem Magen (*sto*). Dieselben entstammen der vordern (*hep.ant*) und mittlern (*hep.med*) Leberdrüse. Der hintere Lebergang (*d.hep.post*) tritt erst nach der Vereinigung des Coecums und des Dünndarms mit dem Magen (Taf. 19, Fig. 28) in den letztern ein und zwar unmittelbar hinter der Stelle, an welcher der mittlere

Lebergang ins Coecum einmündet (Taf. 19, Fig. 27 *d.hep.com*) bezw. am Uebergang des Coecums in den Magen. Es befindet sich hier eine Ausbuchtung in der Wand, in welcher der mittlere und hintere Leberdrüsengang neben einander münden, so dass beide eine gemeinsame Mündungsstelle haben (Taf. 19, Fig. 27 *d.hep.com*). Aeusserlich sind 3 wohl von einander zu trennende Gallengänge zu sehen, welche die Sammelgänge aus je einer Leberdrüse darstellen (Taf. 19, Fig. 24 *d.hep.ant*, *d.hep.med*, *d.hep.post*). Demnach muss man auch 3 Leberdrüsen unterscheiden, deren Grenzen ohne diese Anordnung der Gallengänge überhaupt nicht festzustellen wären, da die einzelnen Leberlobuli nur durch ganz lockeres Bindegewebe zusammenhängen und sich sehr leicht bei der Präparation von einander ablösen. Die auffallende Controverse zwischen zwei so exacten Forschern wie Keferstein und Bergh findet nunmehr ihre Lösung darin, dass beide richtig beobachtet haben. Es kommt eben nur darauf an, ob man nur eine äusserliche Besichtigung oder auch eine Untersuchung von innen her bezw. auf Schnittpräparaten vornimmt.

Der Darm, welcher bei den einzelnen Individuen eine Länge von 10—12 cm erreicht, bildet 3 Längsschlingen, die sich unter Spiralwindungen (Taf. 19, Fig. 15 d_1 bis d_{13}) nach vorn bis zum Anfangstheil des Magens, dann wieder zurück bis zur hintern Leberdrüse und endlich wiederum nach vorn bis zur Mündung des Anus auf der rechten Körperseite begeben. Die zweite und dritte Darmschlinge sind bezüglich ihrer Lage noch dadurch bemerkenswerth, dass sie zumeist nicht an der Oberfläche, sondern innen zwischen den Magenspiralen und den Wandungen der ersten Darmschlinge verlaufen. Die einzelnen Darmabschnitte haben etwa die gleiche Dicke und unterscheiden sich äusserlich nicht von einander, so dass eine Trennung in Dick- und Dünndärme nicht angezeigt ist. Dagegen lässt sich das Rectum sehr wohl daran erkennen, dass es plötzlich dünner und starkwandiger wird. Seine Länge beträgt nur etwa $1^1/_2$ cm. Im Einzelnen ist der Verlauf des Darmtractus, dessen einzelne Abschnitte (halbe Spirale) mit d^1 und d^2 etc. bezeichnet (Taf. 19, Fig. 15) und je nach ihrer oberflächlichen oder tiefen Lage mit Strichen oder Punkten angedeutet sind, folgender: Nachdem d^1 zwischen der vordern und mittlern Leberdrüse den Magen verlassen und sich auf der ventralen Seite noch eine kurze Strecke nach rückwärts gewendet hat, geht d^2 dorsal und zwischen der vordern und hintern Leberdrüse von links nach rechts und vorn, d^3 ventral von rechts nach links vorn und d^4 dorsal von links nach rechts vorn, wobei d^4 zwischen der hintern

Magenspirale seine Lage hat. d^5 verläuft sodann ventral von rechts nach links, wird zwischen Magen und linkem Fussrand wieder als d^6 sichtbar, verläuft an dem linken Fussrand nach vorn bis in die Nähe des Retractor penis und zieht dann über den Magen von links nach rechts hinüber, um daselbst in die zweite, rückläufige Schlinge überzugehen. Diese wendet sich von oben sichtbar als d^7 von rechts nach links und geht hier in d^8 über, welche innen zwischen den Magenspiralen und den Windungen der ersten Längsschlinge des Darmes nach hinten zieht, um erst als d^9 wieder äusserlich sichtbar zu werden. d^9 trennt die mittlere und hintere Leberdrüse von einander, bildet den hintern Abschluss der zweiten, rückläufigen Längsschlinge des Darmes und setzt sich in die wiederum nach vorn verlaufende dritte Längsschlinge des Darmes fort, die als d^{10} in einem ventralen und nach links gerichteten Bogen bis d^{11} verläuft, wo der Darm zwischen d^4 und der Endspirale des Magens (*sto*) auf eine kurze Strecke in Spindelform (d^{11}) äusserlich wieder sichtbar wird. d^{12} begiebt sich ventral von rechts nach links vorn und tritt als d^{13} oben wieder hervor, geht dorsal von links nach rechts, zwischen d^7 und der Zwitterdrüse (*gl. her*) gelegen, senkt sich an der vordersten Spitze der Zwitterdrüse plötzlich wieder in die Tiefe, um in einem nach vorn gerichteten Bogen auf die rechte Körperseite hinüber zu treten und in das Rectum überzugehen (*rect*), welches dann nach Durchbohrung des Diaphragmas (vergl. Cap. „Situs der Mantelorgane") und der äussern Haut im untern Winkel des Manteldreiecks nach aussen ausmündet.

Das Epithelrohr, welches den Magen, Dünndarm und die Gallengänge auskleidet, ist überall gleich. Es besteht aus hohen, cylindrischen Zellen mit basalständigem Kern, einer Stäbchencuticula und einem dichten Wimperbesatz. Eingehendere Untersuchungen konnten wegen der ungenügenden Erhaltung dieser Theile nicht vorgenommen werden, würden auch neue Gesichtspunkte nicht gezeitigt haben, da das Epithel sich anscheinend in nichts von dem wohl bekannten Darmepithel der Pulmonaten unterscheidet. Das Epithel des Rectums ist ebenfalls cylindrisch, mit basalständigem Kern und einem Wimperbesatz bekleidet. An der Ausmündung des Rectums verliert es die Wimpern und wird flacher. Hier münden zwischen den einzelnen Epithelzellen charakteristische, kleine, einzellige Hautdrüsen aus, die schon von Plate bei der *Janella schauinslandi* eingehend beschrieben worden sind.

In der Wand des Rectums sind schon vor dem Durchtritt desselben durch das Diaphragma bis zur Mündung in der äussern Haut

Drüsen vorhanden, welche in der der Lunge benachbarten Wand des Rectums liegen. Es sind lange, schlauchförmige, einzellige Drüsen, die sich mit Hämatoxylin lebhaft blau gefärbt haben und ein granulirtes Protoplasma sowie einen grossen, runden, tief dunkelblau tingirten Kern besitzen (Taf. 17, Fig. 3 *dr*, Fig. 9 *rect*). Auf Flächenbildern sind diese Drüsenzellen sechsseitig und mit einer deutlichen Zellenmembran versehen. Der Kern liegt entweder im Centrum oder mehr randständig und ist mit einer grossen Zahl von runden, tief blau gefärbten Granula erfüllt. Die Drüsen münden einzeln in das Lumen des Rectums, indem sie sich flaschenförmig zuspitzen und die Epithelzellen aus einander drängen. Vereinzelt erweitert sich die Ausmündungsstelle derselben trompetenartig. An dem Abschnitt des Rectums, welcher die Drüsen in seiner Wand beherbergt, wird das Epithel niedriger und zeigt keine Wimperung. Die Epithelkerne sind nur undeutlich zu sehen, da die rectalen Drüsen sehr dicht an einander liegen. Das Rectum ist aussen von einer ringförmigen Muskelschicht — Sphincter — umgeben. Das Epithelrohr bildet hohe Falten, so dass das Rectum auf dem Querschnitt sternförmig erscheint. Zwischen Sphincter und Epithelrohr liegen die genannten rectalen Drüsen, welche sich an der Durchtrittsstelle des Rectums durch die Haut sogar ausserhalb des Sphincters in der Musculatur der Haut verbreiten. Ueber die Art des Secrets, welches diese Drüsen liefern, habe ich keine Ermittlungen anstellen können, da kein Secret im Rectum aufzufinden war. Das Fehlen desselben ist wahrscheinlich so zu erklären, dass die Conservirungsflüssigkeiten dasselbe bei der Nähe des Anus herausgeschwemmt haben. Es ist aber kaum zweifelhaft, dass das Secret zur Erweichung der Excremente dient.

Die Leberdrüsen unterscheiden sich von dem bei den Pulmonaten üblichen Bau nicht wesentlich. Es sind schlauchförmige Drüsen, mit zwei durch verschieden starke Färbung leicht zu unterscheidenden Zellsorten. Die einzelnen Drüsentubuli sind durch lockeres, weitmaschiges Bindegewebe, in welchem auch die relativ grossen Lebergefässe verlaufen, mit einander verbunden.

X. Situs und Bau der Geschlechtsorgane.

Humbert (1864) hat weder von *Aneitea macdonaldi* Gray noch von *Triboniophorus graeffei* eine Beschreibung des Genitalapparats geliefert. Dagegen unterscheidet Keferstein (1864) bei *Triboniophorus schüttei* und *kreffti* eine rundliche Zwitterdrüse mit langem Zwittergang, welcher kurz vor seinem Ende sich zu einer kleinen Samenblase

erweitert. Unmittelbar vor dieser mündet die Eiweissdrüse ein. Von hier ab theilen sich die männlichen und weiblichen Ausführungsgänge vollkommen. Der Eileiter besteht aus einem geschlängelten Theil, welcher oben eine längliche Anhangsblase von unbekannter Bedeutung und unten eine kurz gestielte, kuglige Samentasche trägt. Der gerade verlaufende Theil — die Scheide — vereinigt sich vorn mit dem Penis zu einem kurzen Geschlechtsatrium. Das Vas deferens entspringt aus dem Zwittergang gegenüber der Eiweissdrüse zugleich mit dem Eileiter, verläuft neben diesem, von einzelnen Läppchen — der Prostata — begleitet, bis zum Atrium und von da bis zur Spitze des Penis, an welchen sich der Musculus retractor anheftet, der an der Körperwand endet. Simroth (1889) hat bei der *Aneitea graeffei* Humbert die Behauptung Keferstein's, dass der Zwittergang sich an seinem Ende zu einer Samenblase erweitert, nicht bestätigt gefunden. Die Eiweissdrüse und Prostata sind nicht, wie bei Keferstein, in Läppchen gespalten, sondern zusammenhängend, das Receptaculum ist noch kürzer gestielt. Zu einem Geschlechtsatrium kommt es nicht, da Penis und Vagina getrennt ausmünden. Im Uebrigen stimmt Simroth's Beschreibung mit den Angaben Keferstein's überein. Der Penis zeigt nach Simroth krummstabförmige Reizkörper. Auch Bergh (1870) hat den Genitalapparat von *Triboniophorus schüttei* sehr eingehend untersucht. Der Zwitterdrüsengang tritt vorn an dem obern Rand der Drüse frei hervor und gabelt sich neben dem Ende des Ausführungsgangs der Eiweissdrüse. Letztere ist zungenförmig und mündet in den Eileiter. An dem Eileiter befindet sich nicht weit von seiner Wurzel eine am Halse zugespitzte Blase, die somit ohne eigentlichen Stiel in den Eileiter übergeht. Eine zweite Blase — die Samenblase — mündet an der Uebergangsstelle des Eileiters in die Scheide. Der Samenleiter scheidet sich neben dem Ende des Zwitterdrüsengangs von dem Eileiter und verläuft Anfangs an der linken Seite der Prostata, später frei neben dem Eileiter und Penis. Die Prostata ist compact und nicht perlschnurartig, wie Keferstein angegeben hat. Der Penis zeigt innen eine Bewaffnung mit glänzenden Dornen, welche gewissermaassen chitinisirte Ueberzüge von conischen Papillen mit radiär gestellten, gestreckten Zellen sind. Diese dorntragenden Kegelchen lassen mitunter eine kleine Höhle erkennen, welche sich durch die Axe der kleinen Chitinspitze fortzusetzen scheint. Der Retractor penis nimmt seinen Ursprung von der Gegend des Basalrandes des Mantels und löst sich in zwei breite Bänder auf, die mit dem hintern Ende des Penis verschmelzen. Hedley (1889) beschreibt

einen zweilappigen Hoden, der sicherlich mit der Zwitterdrüse identisch ist. Die zweite, dem Oviduct anliegende, längliche Anhangsblase erwähnt er überhaupt nicht. Seine übrigen Angaben decken sich mit den Ausführungen BERGH's und KEFERSTEIN's.

Der Genitalapparat dieser Gattung ist zwar, wie aus diesen Literaturangaben hervorgeht, bereits sehr eingehend bearbeitet worden. Dabei sind jedoch Abweichungen innerhalb derselben Gattung und Uebereinstimmungen zwischen zur Zeit getrennten Gattungen zu Tage getreten, welche die Frage berechtigt erscheinen lassen, in wie weit diese Merkmale für Gattungs- oder Artunterschiede verwendbar sind. Auch die von mir untersuchten Individuen weichen im Genitalapparat in einigen Punkten von den KEFERSTEIN'schen und den BERGH'schen Thieren ab, wenngleich in den hauptsächlichsten Punkten Uebereinstimmung besteht. Andrerseits nähern sie sich, wie ich bei dieser Gelegenheit gleich vorausschicken will, der von MACDONALD beschriebenen Gattung *Aneitea*, so dass auch hier wieder die Frage aufgeworfen werden muss, ob *Aneitea* und *Triboniophorus* getrennte Gattungen darstellen. Hierauf werde ich später zurückkommen.

Zum bessern Verständniss des „Situs der Genitalorgane" betrachte der Leser die Fig. 15, Taf. 19, welche den Genitaltractus in natürlicher Länge zur Anschauung bringt, sowie die Figg. 29, 30, Taf. 19, Fig. 31, Taf. 20, die denselben nach seiner Präparation von der dorsalen und ventralen Seite zeigen.

Der Genitalapparat ist nächst dem Darmtractus das umfangreichste Organsystem der Leibeshöhle und füllt das vordere Drittel derselben zum grossen Theil aus. Der Haupttheil der Genitalorgane nimmt die rechte Körperseite ein und greift über die Mitte bis auf die linke Seite hinüber, während nur der dünne Endtheil des Penis und des Vas deferens bis an den linken Fussrand herantritt. Die Lage dieser Organe ist ohne weiteres aus der Fig. 15, Taf. 19, ersichtlich.

Die Zwitterdrüse (*gl.her*) hat im Allgemeinen eine dreieckige Gestalt (Taf. 19, Fig. 29 *gl.her* und Fig. 15) und ist in situ nur mit ihrer dorsalen Fläche sichtbar. Dieselbe ist bei Ex. II 0,9 cm lang, 0,3 cm breit und lässt einen lappigen Bau erkennen. In einer Anzahl grösserer Lobuli kann man viele kleinere unterscheiden. Die Drüse liegt (Taf. 19, Fig. 15) zwischen Magen (*sto*) und Endtheil des Darmes (d^{13}) und zeigt an ihrer vordern rechten Seite eine halbmondförmige Ausbuchtung, die nach vorn noch durch d^{13} und nach rechts durch *sto* vergrössert wird. In dieser liegt der Ursprungstheil des

Oviducts, welcher in Fig. 15, Taf. 19, nach vorn gebogen ist, um den Verlauf des Enddarms zeigen zu können. Histologisch weicht die Zwitterdrüse von dem gewöhnlichen Bau nicht ab. Man findet in ihr ausgebildete Spermafäden mit korkzieherartigem Kopf und entwickelte Eier, sowie Mutterzellen. Bei Ex. I und II ist die Zwitterdrüse ein einziges, zusammenhängendes Organ, während dieselbe bei Ex. III aus zwei Lappen besteht, die sich auch dadurch als solche charakterisiren, dass der Zwitterdrüsengang mit zwei Ausführgängen seinen Anfang nimmt. In den beiden andern Fällen dagegen habe ich nur einen einzigen Zwitterdrüsengang wahrgenommen, welcher aus der ventralen vordern Fläche entspringt. Dem gegenüber hat Bergh den Zwitterdrüsengang vorn an dem obern Rande der Drüse hervortreten sehen. In situ wird dieser Gang von dem Oviduct vollständig verdeckt. Er ist vielfach geschlängelt, zeigt an einzelnen Stellen Einschnürungen, so dass er hier ganz dünn wird, tritt an der Stelle, wo sich der Oviduct von der rechten Körperseite knieförmig nach links umbiegt, an denselben heran (Taf. 19, Fig. 15), umzieht ihn in zwei Spiraltouren, zwischen den Spiralwindungen der Prostata gelegen, und geht dann rückläufig am Oviduct nach hinten. In den Figg. 29 und 30, Taf. 19, ist der Zwitterdrüsengang vom Oviduct abgewickelt, um das Bild anschaulicher zu machen. Der rückläufige Theil erreicht die dorsale Fläche des Oviducts links von der flaschenförmigen Anhangsblase (Taf. 19, Fig. 15 *fl. dr*) und bildet hier einen geknäuelten Theil (Taf. 19, Fig. 15 *d. her*). Sodann senkt er sich am hintern Abschnitt des Oviducts und zwar an dessen vorderm Rande in eine Rinne der Eiweissdrüse hinein (Taf. 19, Fig. 15, 29 u. 30), verläuft, von der Eiweissdrüse umgeben, noch ein Stück weiter, wird hier sehr dünn (Taf. 20, Fig. 31 *d. her*) und spaltet sich schliesslich in das Vas deferens und den Oviduct. Vor seiner Theilung ist also keine der Vesicula seminalis vergleichbare Erweiterung des Zwitterdrüsengangs, wie Keferstein bei *Triboniophorus schüttei* und *kreffti* behauptet hat, sondern im Gegentheil eine Verengerung desselben vorhanden. Der Schnitt in Fig. 32, Taf. 20, liegt 230 μ von dieser Vereinigungsstelle entfernt. Dieselbe nimmt etwa die gleiche Lage ein, wie in Fig. 32, Taf. 20, der Ausführungsgang der Eiweissdrüse (*d. alb.*).

Wie Plate ausgeführt hat, zerfallen die Genitalapparate der Janelliden und verwandter Gruppen in zwei grosse Kategorien, in solche mit langem Spermoviduct und in solche ohne diesen. In meiner vorläufigen Mittheilung habe ich irrthümlich der Gattung *Triboniophorus* einen langen Spermoviduct zugeschrieben. Dieser Irrthum ist dadurch

hervorgerufen worden, dass das Vas deferens unter der Prostata an dem Knie des Oviducts plötzlich nicht weiter ohne Verletzung der Prostata verfolgt werden konnte. Auf Schnitten habe ich dann aber festgestellt, dass das Vas deferens, wie ich bereits vorher erwähnte, die unmittelbare Fortsetzung des Zwitterdrüsengangs bildet, so dass also überhaupt kein Spermoviduct vorhanden ist. Es besteht demnach bei *Triboniophorus* eine vollkommene Trennung des männlichen und weiblichen Genitalrohrs, wie auch Keferstein und Bergh angegeben haben.

Der Oviduct stellt ein dickwandiges, stark musculöses Rohr von wechselnder Stärke dar und beginnt an der Theilungsstelle des Zwitterdrüsengangs. Das Ende des Oviducts befindet sich an der äussern Genitalöffnung. Er ist ziemlich lang und kann vermöge seiner Lage in 2 Abschnitte getheilt werden, in einen quer verlaufenden und einen längs verlaufenden Theil (Taf. 19, Fig. 15). Der Anfangstheil des Oviducts verläuft in mehreren Windungen (Taf. 20, Fig. 31 *ovd*), welche auch in Fig. 15 *ovd* (Taf. 19) von der dorsalen und in Fig. 29 *ovd* (Taf. 19) von der ventralen Seite sichtbar sind und in situ fast den Eindruck hervorrufen, als ob es sich um Anhangsgebilde handle. Wegen dieser Windungen ist der Oviduct auf Querschnitten (Taf. 20, Fig. 32 *ovd*) mehrmals getroffen worden. Der quer verlaufende Abschnitt des Oviducts hat bei Ex. II eine Länge von 1 cm und erreicht in der Dicke einen Durchmesser von 8 mm. Er wird an seinem Ursprungstheil kappenartig von der Eiweissdrüse umgeben, nimmt in der Nähe des Knies auf seiner dorsalen Seite eine kleine, flaschenförmige Drüse auf (Taf. 19, Fig. 15 *fl. dr*) und hat in dem gewundenen Theil in seiner Wand zwei Sorten von einzelligen Drüsen (Taf. 20, Fig. 32 *sp* u. *fi*), welche sich schon durch die Färbung scharf von einander abheben. Die eine dieser Drüsenarten, die sich mit Hämatoxylin stark gefärbt hat (*sp*), ist lang gestreckt und spindelförmig. Ich werde dieselbe daher „spindelförmige Drüsen“ nennen. Sie besitzen eine bei einzeln liegenden Zellen deutlich sichtbare Zellmembran, die aber bei Zellenanhäufungen nicht immer klar hervortritt. Das Protoplasma hat sich sehr stark gefärbt und ist feinkörnig. Zwischen den einzelnen Körnern sind ungefärbte Räume eingestreut, so dass das Protoplasma insgesammt einen schaumigen Eindruck macht. Die Anordnung dieser Zellen ist radiär zum Lumen des Oviducts gerichtet. Ihre Mündung in den letztern erfolgt zwischen den Epithelzellen. Auf Flächenschnitten sind diese Drüsenzellen von wechselnder Grösse, je nachdem der Schnitt die dickste Stelle der Zelle getroffen hat oder

nicht. Die Kerne sind oval und lassen dunkel gefärbte Granula erkennen, die in einer schwächer gefärbten Masse eingebettet liegen. Sie sind randständig und sowohl in dem mittlern Theil der Zellen als auch in den terminalen Abschnitten derselben zu finden. Es ist auch nicht unmöglich, dass jede Zelle mehrere Kerne besitzt.

Die zweite Drüsenart in der Wand des Oviducts besteht aus lang gestreckten, schmalen, fingerförmigen Zellen (Taf. 20, Fig. 32 *fi*)[1]), welche sich von der vorher beschriebenen auf den ersten Blick dadurch unterscheiden, dass sie nur ganz schwach gefärbt sind. Sie liegen in der concentrisch angeordneten Ringmusculatur und drängen sich peripher zwischen den Muskelfasern hindurch. Auf Querschnitten gewinnt man dadurch den Eindruck, als ob diese Drüsenzellen zwischen den concentrischen Muskelfasern selbst concentrisch angeordnet wären. Man sieht nämlich immer zwischen zwei Muskelfasern eine Kette von quer durchschnittenen Drüsenzellen, welche in concentrischer Anordnung um das Lumen des Oviducts gelagert sind. Auf Flächenschnitten sind die Drüsenzellen etwa gleich gross und die Zellgrenzen nur bei starken Vergrösserungen sichtbar. Das Protoplasma stellt eine homogene, schwach gefärbte Masse dar, in welcher sich ein randständiger, rundlicher, dunkel gefärbter Kern mit zahlreichen Granula befindet.

Ueber die Art des Secrets dieser Drüsen und über die Bedeutung derselben kann ich keine bestimmten Angaben machen. Es ist möglich, dass dieselben ein schleimartiges Secret produciren, welchem die Aufgabe zufällt, die Innenfläche des Oviducts schlüpfrig und zum leichtern Fortgleiten der Eier in dem mehrfach gewundenen Theil des Oviducts geeignet zu machen. So viel steht in jedem Falle fest, dass dieselben ausschliesslich weibliche accessorische Drüsen sind.

Das Epithel des Oviducts bildet hohe Längsfalten mit einem schmalen, centralen, bindegewebigen Stützgerüst und besteht aus cylindrischen Zellen mit basalständigem Kern. Das Protoplasma hat sich nicht mitgefärbt. Das Epithel ist mit starren, langen Wimpern besetzt, welche wahrscheinlich zur Fortbewegung der Eier dienen sollen.

Die flaschenförmige Drüse am Uebergang des quer verlaufenden zum längs verlaufenden Oviduct (Taf. 19, Fig. 15 u. 30 *fl. dr*) ist 3—4 mm lang und ca. $1^1/_2$ mm breit. Sie mündet mit einem kurzen, engen Gang in den Oviduct ein (Fig. 33 *fl. — ovd*). Die äussere Schicht

---

1) Diese Abbildung ist bei schwacher Vergrösserung gezeichnet worden, so dass Einzelheiten nicht berücksichtigt werden konnten.

derselben besteht aus circulären Muskelfasern von wechselnder Stärke, die innere Schicht aus einem Epithelrohr, welches Längsfalten von verschiedener Höhe bildet; dieselben springen oft weit in das Lumen hinein vor. An den Seitenflächen dieser Längsfalten entstehen meistens wieder secundäre Falten, so dass man auf dem Querschnitt zuweilen das Bild einer baumartigen Verzweigung erhält (Fig. 33 *fl*). Die Falten haben ein centrales, bindegewebiges oder musculöses Gerüst mit schmalen, länglichen Kernen, welchem zu beiden Seiten die Epithelzellen aufsitzen. Das Epithel ist niedriger als im Oviduct, wimperlos und hat sich bis auf den basalständigen, ovalen Kern nicht gefärbt. Auf Flächenschnitten sieht man, dass der Kern die Zelle fast ganz ausfüllt. In dem Lumen befindet sich eine formlose, nicht gefärbte, graue Masse in ziemlicher Menge. Man wird daher nicht fehl gehen, wenn man die Epithelien als Drüsenzellen und dem zu Folge das ganze Organ als Drüse auffasst. Ueber die Bedeutung derselben hat weder Bergh noch der Verfasser eine sichere Vorstellung gewonnen. Es darf immerhin als feststehend erachtet werden, dass man es mit einer weiblichen Hülfsdrüse zu thun hat. Näheres über die Function derselben wird nur durch Untersuchungen an lebendem Material erkannt werden können.

Der längs verlaufende Theil des Oviducts ist 0,9 cm lang und unterscheidet sich von dem quer verlaufenden dadurch, dass die musculöse Wand erheblich dünner wird, dass sich die centralen, das bindegewebige Gerüst für die hohen Längsfalten darstellenden Stränge ausserordentlich verbreitern und grosse Mengen von grossen einzelligen Drüsenzellen zwischen sich beherbergen.

Die musculöse Wand besteht hier wie dort aus einer äussern circulären und einer innern Schicht längs verlaufender Muskelfasern. In denselben liegen grosse, einzellige Drüsen und grosse Mengen von Kernen mit etwas Protoplasma, welche, wie später noch gezeigt werden soll, die Kerne der Jugendformen derselben darstellen. Die Drüsenzellen sind beutelförmig und zeigen ein stark violett gefärbtes Protoplasma, welches oft eine Streifung und zuweilen auch vacuolige Räume erkennen lässt. Ihre Kerne haben sich auffallender Weise wenig gefärbt, erscheinen viel blasser als das Protoplasma und sind nur bei den stärksten Vergrösserungen nachweisbar; die Chromatinkörner sind kaum zu erkennen. Diese Drüsen münden zwischen den Epithelzellen aus, welche Bewimperung zeigen und sich im Uebrigen ebenso verhalten wie im quer verlaufenden Theil des Oviducts. Zwischen den Drüsen sind grössere Abstände vorhanden, so dass oft grosse Lücken

zwischen ihnen bleiben, welche von den bereits erwähnten Drüsenzellkernen ausgefüllt werden. Diese Kerne sind rund, besitzen ein central gelegenes grösseres Kernkörperchen und an der Peripherie einen randständigen Kreis von kleinsten Chromatinkörnern. Zwischen den centralen und den peripheren Körnern besteht eine radiäre Streifung. Während ich bei Ex. III die grossen beutelförmigen Zellen und die dazwischen liegenden Drüsenzellkerne beobachten konnte, waren bei Ex. II, dem kleinsten der 3 von mir untersuchten Thiere, nur die zuletzt beschriebenen Kerne vorhanden, während die grossen, einzelligen, beutelförmigen Drüsen vollständig fehlten. Die meisten Kerne waren hier ausserdem noch viel kleiner als bei Ex. III, einige jedoch hatten etwa dieselbe Grösse erreicht. An den peripheren Theilen des Epithelrohrs befanden sich nahe der Musculatur des Oviducts zwischen diesen runden Zellen auch solche von flaschen- oder beutelförmiger Gestalt. Dieselben waren aber viel kleiner als die bei Ex. III gefundenen grossen, beutelförmigen Drüsenzellen. Wenn man nun berücksichtigt, dass bei Ex. II, worauf ich noch zurückkommen werde, auch die Eiweissdrüsenzellen von ganz anderm Aussehen als bei Ex. III, nämlich ruhende Drüsenzellen, erkennen lässt, so liegt die Annahme nahe, dass die bei Ex. II im Oviduct gefundenen Drüsenzellkerne ebenfalls als die Kerne von ruhenden Drüsen aufzufassen sind. Die Drüsenzellen selbst liegen den Kernen so dicht an, dass eine Zellmembran an ihnen nicht erkennbar ist. Sobald die Drüsen ihre Thätigkeit beginnen, wachsen die Zellen und erreichen schliesslich die Grösse der vorhin beschriebenen grossen, beutelförmigen Drüsenzellen.

Die Mündung des Oviducts und des Penis in die Genitalöffnung erfolgt getrennt. Zur Bildung eines eigentlichen Vestibulums kommt es daher nicht, wie auch schon Bergh von *Triboniophorus schüttei* und Simroth von *Triboniophorus graeffei* hervorgehoben haben. Eine besondere Vagina vom Oviduct abzutrennen, ist durch die anatomische Gliederung nicht begründet, da der Oviduct bis zum Ostium genitale ganz gleichartig gebaut ist. In der Nähe der Genitalöffnung und nicht, wie Keferstein und Bergh behauptet haben, in der Mitte des Oviducts mündet ein 0,6 cm grosses, gestieltes Receptaculum seminis (Taf. 19, Fig. 15, 29 u. 30 *recs*) in den Oviduct ein. Bei Ex. II fand ich dasselbe leer, bei Ex. I und III mit einem weisslichen Spermaballen ausgefüllt. Bei Ex. II liegt dasselbe in situ (Taf. 19, Fig. 15 *recs*) stark gefaltet zwischen dem Oviduct und dem Penis bezw. dem geschlängelten Theil des Vas deferens. In gefülltem Zustand ist es

birnförmig und reicht mit seinem hintern abgerundeten Ende bis zum quer verlaufenden Theil des Oviducts. Die Wand des Receptaculum seminis wird aus einer dünnen musculösen Hülle gebildet, an welche sich innen eine Epithelauskleidung anlegt. Das Epithel besteht aus niedrigen Zellen mit deutlichen Zellgrenzen, einem ovalen Kern mit einem grössern Kernkörperchen und vielen kleinen Chromatinkörnern sowie einem lebhaft tingirten Protoplasma. Nach innen zu sind diese Zellen von einer Stäbchencuticula abgegrenzt.

Die Eiweissdrüse habe ich bei den einzelnen Thieren, wie bereits erwähnt worden ist, in ruhendem und thätigem Zustand angetroffen. Bei Ex. II liegt dieselbe an der ventralen Seite des quer verlaufenden Theils des Oviducts hinter der Prostata und hat eine grauweisse Farbe. Sie ist in Fig. 15, Taf. 19, nicht sichtbar. Bei Ex. I und III dagegen liegt die Eiweissdrüse nicht dem Oviduct an, sondern gewissermaassen in seiner Verlängerung nach hinten (Taf. 19, Fig. 29, 30 *alb*), besteht aus mehreren durch dünnere Zwischenstücke verbundenen Lappen und zeigt eine hoch- bis orangegelbe Färbung. Sie setzt sich kappenförmig an den Ursprung des Oviducts an und endet auf der rechten Körperseite nahe der obern Medianlinie zwischen der zweiten Magenspirale und d^4. Wahrscheinlich hat die Eiweissdrüse in nicht gefülltem Zustand ebenfalls an der ventralen Fläche des Oviducts gelegen und sich bei der zunehmenden Vergrösserung allmählich vom Oviduct nach rückwärts abgebogen. Die Eiweissdrüse mündet in den Anfangstheil des Oviducts nahe der Theilungsstelle des Zwitterdrüsengangs (Taf. 20, Fig. 32 *d.alb*). Ueber die histologische Einrichtung dieser Drüse will ich nur so viel bemerken, dass sie bei Ex. III und I (Taf. 20, Fig. 32 *alb*), im thätigen Zustand, eine schollige Anordnung ihrer Zellen erkennen lässt. Das Zellprotoplasma ist stark gefärbt und zeigt Vacuolenbildung. Der Kern ist tiefblau tingirt, die Chromatinkörner sind kaum zu erkennen. Bei Ex. II dagegen, im ruhenden Zustand, sind nur die Zellkerne gefärbt, während die Zellgrenzen überhaupt nicht zu sehen sind. Die Kerne liegen dicht an einander und haben eine rundliche bis ovale Gestalt.

An der ventralen Fläche des Oviducts befindet sich noch eine zweite Drüse — die Prostata — welche den vordern Rand desselben begleitet (Taf. 19, Fig. 15; Taf. 20, Fig. 29—31 *prost*). Sie ist compact und nicht, wie Keferstein angiebt, perlschnurartig, ferner weissgelb gefärbt und dehnt sich vom Ursprung des Oviducts bis zum längsverlaufenden Theil desselben aus, wo sie sich am sogenannten Knie in $1^1/_2$ Spiralwindungen um den Oviduct herum schlingt. Sie besteht aus

Acini mit radiär um einen kleinen Sammelgang angeordneten Drüsenzellen, welche einen rand- oder basalständigen, runden Kern haben. In der Längsrichtung wird die Prostata von dem Vas deferens durchzogen, welches, wie bereits erwähnt, durch Theilung des Zwitterdrüsengangs entsteht. Bergh hat angegeben, dass das Vas deferens an der linken Seite der Prostata verläuft, während es bei meinen Individuen von der Drüse vollkommen umhüllt ist und kleinere Sammelgänge aus derselben aufnimmt. Das Vas deferens besteht aus einer äussern, zarten, circulären Muskelschicht und einem niedrigen Epithel mit basalständigem Kern. Das Epithel ist nur an einem schmalen Längsstreifen bewimpert. Aus dem vordern Ende der Prostata tritt das Vas deferens frei hervor, umzieht in Spiralen den längs verlaufenden Theil des Oviducts, geht in der Nähe des Ostium genitale auf den Penis über, verläuft rechts neben demselben nach rückwärts, bildet zahlreiche Windungen (Taf. 19, Fig. 15 u. 29 *vdf*), begleitet den Penis auf die linke Körperseite hinüber bis zum Ende und mündet daselbst an der äussersten Spitze desselben.

Der Penis, dessen Lageverhältnisse ohne weiteres aus den Figg. 15 und 29 *pe* (Taf. 19) ersichtlich sind, ist von Bergh und Simroth so eingehend beschrieben worden, dass ich mich darauf beschränken kann, nur die von mir gefundenen Abweichungen hier anzugeben. Der Retractor penis besteht aus einem einzigen Muskel, während Bergh 2 Muskelbänder beschrieben hat. Die Anheftungsstelle desselben scheint nicht constant zu sein. Bei Ex. I und II heftet er sich an dem linken Fussrand, bei Ex. III dagegen in der Rückenhaut an. Die von Bergh eingehend beschriebenen, auf conischen Papillen mit gestreckten, radiär gestellten Zellen (Taf. 20, Fig. 34 u. 36 *z*) aufsitzenden Chitinspitzen oder -Häkchen sollen in ihrer Axe mitunter eine kleine Höhle erkennen lassen (Taf. 20, Fig. 34—36 *ak*). Auch ich habe bei hoher Einstellung (Taf. 20, Fig. 35 *ak*) diese axialen dunklern Striche von röhrenartigem Aussehen fast in jedem Häkchen gefunden, eine Fortsetzung derselben in die Papillen, wie Bergh angiebt, indessen nicht nachweisen können. Bei tiefer Einstellung dagegen nehmen dieselben an Breite zu (Taf. 20, Fig. 34 *ak*), um sich schliesslich bei noch tieferer Einstellung in eine äusserst zarte Faserung aufzulösen (Taf. 20, Fig. 36 *ak*). In Fig. 34, Taf. 20, scheint sich das Chitinhäkchen gerade loszulösen und durch ein anderes ersetzt zu werden. In Fig. 37 *ch* (Taf. 20) ist eine Epithelfalte, auf welcher die Papillen mit den Chitinhäkchen sitzen, in der Längsrichtung getroffen worden, so dass man das centrale Stützgerüst (*st*) der Falten sieht.

XI. Das Nervensystem.

Die Autoren, welche bis jetzt das Nervensystem der Gattung *Triboniophorus* untersucht haben, machen über die Anzahl der Ganglien verschiedene Angaben. Insbesondere ist über die Zahl der Visceralganglien bisher noch keine Einigung erzielt worden. In wie weit die verschiedenen Angaben der einzelnen Schriftsteller hierüber zu Recht bestehen, entzieht sich meiner Beurtheilung, da nähere Untersuchungen anscheinend noch nicht ausgeführt worden sind. So erwähnt Keferstein (1865) 2 durch eine lange Commissur getrennte Hirnganglien, 2 Buccalganglien, 2 Visceral- und 2 Pedalganglien und nennt die beiden letztern wegen ihrer Lage zum Schlunde „das Unterschlundganglion". Ausser diesen hat Bergh (1870) an der Aussenfläche des hintern Theils der Pedalganglien noch 2 Ohrblasen sowie 3 Nerven beschrieben, von denen einer das Buccalganglion nach hinten und zwei dasselbe nach vorn verlassen. Im Gegensatz zu Keferstein und Bergh unterscheiden Simroth (1889) und Hedley (1889) an der Visceralkette 3 Knoten, so dass demnach das Unterschlundganglion im Ganzen aus 5 Ganglien besteht. Simroth giebt ausserdem noch an, dass der rechte Tentakelnerv sich mit dem Penis kreuzt. Weitere Mittheilungen über Zahl und Verbreitung der Nerven sind von den genannten Autoren nicht gemacht worden. Dagegen hat Plate bei der *Janella schauinslandi* ausser 3 Visceralknoten 4 Visceralnerven (*I, II, III, IV*) beschrieben, von denen *I* die Rückenhaut und den rechten Nierenlappen, *II* das Osphradium, *III* die Niere, event. das Herz und die Athemröhren, und *IV* die Eingeweide und die Zwitterdrüse versorgt. Einen Genitalnerven hat Plate nicht gefunden. — Meine Untersuchungen haben ergeben, dass 4 Visceralcentren vorhanden sind. Fig. 13 *visc*, Taf. 18, stellt die 3 Ganglienpaare — die Cerebral- (*cer*), Visceral- (*visc*) und Pedalganglien (*ped*) in der Vorderansicht dar. Die beiden Cerebralganglien (*cer*) liegen lateral von den übrigen. Sie sind seitlich zusammengedrückt und haben eine unregelmässig ovale Gestalt, wobei zu beachten ist, dass sie sich nach vorn zuspitzen. Sie sind durch eine ziemlich lange, dorsalwärts gebogene Commissur (*cer. c*), unter welcher der Oesophagus und die beiden Speicheldrüsengänge hindurchtreten, mit einander verbunden. Die Visceral- (*visc*) und Pedalganglien (*ped*) liegen über einander, so dass die Visceralganglien sich dorsal von den Pedalganglien befinden. Die Visceralganglien zeigen einen eigenartigen Bau, den man mit blossem Auge bezw. mit der Lupe nicht genügend erkennen kann.

An der Vorderfläche (Taf. 18, Fig. 13 *visc*) sieht man nämlich 4 durch seichte Rinnen getrennte Ganglienknoten, von denen sich die beiden mittlern am deutlichsten von einander abheben. Das rechte Visceralganglion ist in der Tiefe nur undeutlich uud zum kleinen Theil sichtbar, während das linke nur nach Durchschneidung der Commissur (*cer. c*) und nachdem man das linke Cerebralganglion (*cer*) etwas abgebogen hat, zur Beobachtung gelangt. Aber auch dann ist es noch sehr undeutlich zu erkennen, da es zweifelhaft bleibt, ob man es zum Cerebral- oder Visceralganglion rechnen soll. In Fig. 13, Taf. 18, ist dasselbe absichtlich etwas zu scharf gezeichnet worden, damit es deutlich gesehen werden kann. Auf Schnitten habe ich mich indessen mit voller Sicherheit überzeugen können, dass im vordern Abschnitt thatsächlich 4 Ganglienknoten vorhanden sind (Taf. 18, Fig. 13 *visc*). Nach hinten zu verschmelzen sodann zuerst die beiden lateralen Ganglien mit den beiden medialen, so dass man bei Betrachtung von oben oder von hinten nach Durchschneidung der Cerebralcommissur (Taf. 20, Fig. 38 *cer. c*) nur noch 2 Visceralganglien (Taf. 20, Fig. 38 *visc*) sehen kann. Noch weiter nach hinten verschmelzen schliesslich auch die beiden medialen Ganglien mit einander Taf. 20, Fig. 38 *visc*), so dass der Hinterrand bezw. die Hinterfläche der Visceralkette nur noch eine einzige Ganglienmasse darstellt. Die Visceralganglien unterscheiden sich auch noch dadurch in auffallender Weise von den übrigen Ganglien, dass sie aus verschieden grossen Ganglienzellen bestehen, von denen einige eine sehr beträchtliche Grösse erreichen und mit unbewaffnetem Auge deutlich gesehen werden können. Die Oberfläche der Visceralganglien erscheint dadurch wie gepflastert (Taf. 20, Fig. 13 *visc*). Die beiden Pedalganglien (Fig. 13 *ped*) liegen medial von den Cerebralganglien, werden von den Visceralganglien bedeckt und überragen dieselben nach vorn etwas. Ihre Ganglienzellen sind wesentlich kleiner als die Zellen der Visceralganglien. Zwischen den übrigens durch eine deutliche Furche von einander getrennten Pedalganglien und den Visceralganglien tritt von hinten nach vorn die Aorta anterior hindurch (Taf. 18, Fig. 13; Taf. 20, Fig. 38—41 *av. ant*), um sich vorn zu verzweigen und eine grössere Arterie an den Genitalapparat sowie Aeste an den Schlundkopf, die Tentakel, die Stirn und die Lippen abzugeben. Die Aorta anterior ist vor ihrer Theilung viel dünner (Fig. 13 *ao. ant*) als nach derselben, wo sie mit ihren Aesten fast den ganzen Raum zwischen dem vordern Theil der Gehirnganglien einnimmt. In Fig. 38 *ao. ant* (Taf. 20) ist die hintere Eintrittsstelle der Aorta anterior zwischen

Pedal- und Visceralganglien zu sehen. Sämmtliche Ganglien sind unter einander durch Commissuren verbunden. Die Pedalganglien haben 2 Commissuren, eine vordere (Taf. 20, Fig. 39 *v.ped.c*) und eine hintere (Taf. 20, Fig. 41 *h.ped.c*). Die Cerebral-, Visceral- und Pedalganglien stehen nur durch je eine Commissur mit einander in Verbindung. Der Querschnitt in Fig. 39, Taf. 20, zeigt ausser dem Cerebral- und Pedalganglion das rechte Visceralganglion (*r.visc*) und die beiden medialen Visceralganglien in ihren vordersten Abschnitten. Das linke Visceralganglion tritt erst weiter nach hinten auf (Taf. 20, Fig. 40 *l.visc*). In Fig. 40 ist das rechte Visceralganglion (*r.visc*) mit dem benachbarten medialen (*med.visc*) durch eine Visceralcommissur (*visc.c*) verbunden, und auch das linke Visceralganglion (*l.visc*) beginnt soeben eine Commissur (*visc.ped.c*) mit dem benachbarten Pedalganglion (*ped*) einzugehen. Fig. 41, Taf. 20, stellt die Visceralcommissur (*visc.c*) der beiden medialen Visceralganglien (*med.visc*) dar und lässt noch erkennen, dass einige Schnitte vorher das linke Cerebral- (*l.cer*) mit dem benachbarten Visceralganglion (*visc*) sich durch eine Commissur (*cer.visc.c*) verbunden hatte.

Die Ganglienzellen sind, wie ich bereits erwähnte, von wechselnder Grösse. In den vordern Schnitten (Taf. 20, Fig. 39 u. 40) sind sie grösser als in den hintern Schnitten (Fig. 41). Aus den 3 Abbildungen (Taf. 20, Fig. 39—41) ist ferner zu ersehen, dass die Ganglienzellen der Visceralganglien erheblich grösser sind als die Zellen der Cerebral- und Pedalganglien. Sie sind im Allgemeinen birnförmig gestaltet und oft zugespitzt. Die Kerne sind gross und mit zahlreichen kleinsten, dunkel tingirten Körnchen gefüllt.

Die Cerebralganglien (Taf. 20, Fig. 39—41 *cer*) unterscheiden sich, besonders in den vordersten Abschnitten, von den Visceral- und Pedalganglien dadurch, dass sie grosse Mengen kleiner rundlicher bis ovaler Kerne besitzen (Taf. 20, Fig. 39, 40 *ke*), die so eng an einander liegen, dass man die Zellgrenzen nicht erkennen kann.

Aus den Cerebralganglien entspringen jederseits 5 Nerven (Taf. 18, Fig. 13) und noch 2 Genitalnerven aus dem rechten Cerebralganglion (*n.ge*), während Plate bei der *Janella schauinslandi* nur 4 Nervenpaare und keinen Genitalnerven gefunden hat. Die einzelnen Nerven sind in Fig. 13, Taf. 18, abgebildet worden, wo die Rückenhaut und der Pharynx entfernt sind und die Fussohle nicht mitgezeichnet ist, um die Zeichnung nicht zu compliciren. Dagegen ist die Fussdrüse (*gl.ped*), welche der Innenfläche der Fussohle beweglich aufliegt und sich bis hinter die Ganglien erstreckt, in der Zeichnung angedeutet

worden. Die einzelnen Nerven haben folgenden Ursprung, Verlauf und Ausbreitung:

1) Das Buccalcentrum. Dasselbe liegt auf der dorsalen Seite des Pharynx und besteht aus 2 Ganglien (*buc*), welche zu beiden Seiten des Oesophagus ihre Lage haben und mit einander durch eine kurze Commissur verbunden sind. In Fig. 13, Taf. 18, ist das Buccalcentrum vom Pharynx lospräparirt. Mit dem Cerebralganglion sind die Buccalganglien durch 2 lange Commissuren (*buc. c*) verbunden, die auf der dorsalen Fläche der Cerebralganglien (*cer*) entspringen und an der lateralen Fläche in die Buccalganglien (*buc*) eintreten. Von den letztern gehen jederseits 3 Nerven aus, und zwar 2 nach vorn und einer nach hinten, welche sich in der Schlundkopfmusculatur verbreiten. Der hintere Nerv ist eine kurze Strecke neben dem Oesophagus nach hinten zu verfolgen und innervirt den Schlund. Mit den langen Buccalcommissuren zusammen steigt je eine obere Schlundkopfarterie (*a. phar. sup*) nach aufwärts.

2) Das vorderste Ende der Cerebralganglien läuft scheinbar ohne Grenze in einen ziemlich starken Nerven aus (*n. front*), welcher auf der Fussdrüse (*gl. ped*) nach vorn verläuft und sich in der Musculatur der Stirn verbreitet.

3) Medial von diesem entspringt aus dem Cerebralganglion ein etwas schwächerer Nerv (*n. phar*), welcher neben dem vorigen nach vorn verläuft, sich an den Protractoren des Pharynx in 4—5 Aeste theilt und wahrscheinlich als motorischer Nerv für die Bewegung des Pharynx anzusehen ist.

4) Lateral von dem Frontalnerven (*n. front*) nimmt ein sehr zarter Nerv (*n. lab*) seinen Anfang, welcher sehr lang ist, im grossen Bogen nach vorn bis zur Stirngegend verläuft, sich dann mit einer kurzen Wendung nach hinten und unten umbiegt und die Umgebung des Mundes versorgt.

5) Der Nervus tentacularis (*n. te*) ist ebenfalls paarig, sehr stark, entspringt von der dorsalen Seite des hintern Theils des Cerebralganglions und verläuft unter kleinen Windungen, die besonders an seinem vordern Abschnitt in die Augen fallen, weil der Nerv hier mit schwarzem Pigment bedeckt ist, jederseits in die Fühler (Taf. 20, Fig. 42 *n. te*). Der rechte Nervus tentacularis kreuzt sich mit dem Penis — in Fig. 13, Taf. 18, ist der Penis nach aussen abgebogen, so dass die Kreuzung hier nicht gesehen werden kann — wie auch Simroth bereits erwähnt hat, während er nach Plate bei der *Janella schauinslandi* die Wurzel des Penis von aussen umgreift. Der Nervus

tentacularis wird an seiner Anheftungsstelle am hintern Fühlerrand von schwarz pigmentirten Muskeln umgeben (Taf. 20, Fig. 42 *n. te*), welche aus Vorwärtsziehern und Rückwärtsziehern bestehen und sich am Ende des in der Fig. 42 eingestülpten Fühlers ringsum in derselben Ebene ansetzen. PLATE hat bei der *Janella schauinslandi* und der *Aneitella berghi* 5 Muskeln, 2 Rückwärtszieher, 2 Vorwärtszieher und einen gekreuzten Fühlerretractor gefunden. Bei der *Aneitella berghi* entspringen diese Muskeln ebenfalls in einer Ebene. Von SIMROTH ist bereits darauf hingewiesen worden, dass bei *Triboniophorus* eine weitere Spaltung des den Pulmonaten eigenthümlichen einzigen Retractors zu constatiren ist. Bei den von mir untersuchten 3 Individuen habe ich 4 Rückwärtszieher (*retr. post. a*, *b*, *c*, *d*) nachgewiesen, die sehr dicht bei einander liegen, aber deutlich von einander gesondert sind. Auf der rechten Seite zieht ein Rückwärtszieher (*a*) von vorn und aussen um den Penis herum, tritt dann zwischen Penis und Oviduct hindurch nach hinten und heftet sich in der Musculatur der Fussohle getrennt von den 3 andern Retractoren (*c*, *d* und *e*) des rechten Fühlers an. Auf der linken Seite gehen die 4 Retractoren (*a*, *b*, *c*, *d*) dicht neben einander in die Musculatur der Fussohle über. Nach vorn zu wird das hintere Ende der Fühler mit der Musculatur der Stirn durch 2 Muskeln jederseits (*retr. ant*) verbunden, welche sich etwas lateral anheften. Die von PLATE bei der *Janella schauinslandi* gefundenen gekreuzten Retractoren habe ich bei *Triboniophorus* nicht nachweisen können.

6) Der eigentliche Nervus genitalis (Taf. 18, Fig. 13 *n. ge*) ist unpaar und liegt auf der rechten Seite. Er entspringt von der ventralen äussern Fläche des rechten Cerebralganglions (*cer*) und verläuft mit der gleichnamigen Arterie (*a. ge*) neben dem Oviduct nach vorn. An der Umschlagsstelle des Vas deferens (*v. df*) theilt er sich in 2 Aeste, von denen der hintere dem Vas deferens folgt, während der vordere am Penis nach vorn verläuft.

7) Endlich habe ich noch einen sehr zarten und langen unpaaren Nerven auf der rechten Seite präparirt (Taf. 18, Fig. 13 *n. ge*), welcher von der ventralen Fläche des Cerebralganglions (*cer*) entspringt, zwischen Oviduct (*ovd*) und Penis (*pe*) hindurch nach vorn läuft und von aussen um den Penis herumzieht. Soweit ich denselben nach vorn präpariren konnte, habe ich ihn gezeichnet. Er scheint sich in die Wand des Penis nahe der Geschlechtsöffnung einzusenken.

Die Pedalnerven entstammen dem paarigen Pedalganglion und gehen in grosser Anzahl jederseits nach unten und aussen in die

Musculatur der Fussohle über (Taf. 20, Fig. 40, 41 *n.ped*). Sie sind zum Theil sehr kurz, zum Theil länger und von wechselnder Stärke. Die beiden grössten Nerven, die Nervi pedales (Taf. 20, Fig. 38 *n.ped*) verlassen die Pedalganglien an ihrem hintern Ende und verlaufen dicht am Fussrande auf der Innenfläche der Fussohle nach hinten. Sie geben viele kleine Zweige nach beiden Seiten hin ab, von denen einige auch die Musculatur der Rückenhaut versorgen. In den von mir in Querschnitte zerlegten Mantelstücken habe ich auf jeder Seite einen Nerven aus der Fusskante aufsteigen und sich in der Rückenmusculatur verbreiten sehen.

Die Visceralnerven treten aus der hintern Fläche des Visceralganglions (Taf. 20, Fig. 38 *visc*), welches an seinem hintersten Ende zu einem einzigen Ganglion verschmolzen ist, wie ich weiter oben bereits erörtert habe. Während Plate bei der *Janella schauinslandi* 4 Visceralnerven gefunden hat, habe ich bei den 3 Individuen von *Triboniophorus* nur je 3 Visceralnerven feststellen können. Ein Irrthum meinerseits ist deshalb ausgeschlossen, weil ich meine mit der Lupe angestellten Untersuchungen auf einer Querschnittserie bestätigt gesehen habe. Es ist allerdings zu beachten, dass sich der eine Nerv (Fig. 38 *n.visc*) sehr bald theilt, so dass man schliesslich auch von 4 Nerven sprechen kann.

An dieser Stelle möchte ich noch einmal darauf verweisen, dass ich bereits im Capitel „Situs der Mantelorgane“ zwei Nerven erwähnt habe (Taf. 17, Fig. 6 *n.pul* u. *n.os*), welche sich zur Lunge bezw. zur Sinnesblase und Niere begeben. Diese Nerven mussten bei der Loslösung des Mantelstücks durchschnitten werden. Um dieselben bei der weitern topograpischen Untersuchung nicht mit einander zu verwechseln, wurden sie mit verschiedenen Farben angetuscht. Ausser diesen Nerven treten 2 Nerven, wie ich bereits erwähnt habe, von vorn links und von rechts an die dorsale Wand der Sinnesblase heran. Den einen dieser Nerven habe ich indessen aussen am Diaphragma auch mit starken Lupen nicht nachweisen können (Taf. 17, Fig. 6).

Zwei Visceralnerven entspringen direct vom hintern Rande des Visceralganglions und zwar rechts und links neben der Aorta anterior (Taf. 20, Fig. 38 *ao.ant*). Der rechte Nerv — Lungennerv — (Fig. 38 *n.pul*, cfr. Fig. 6 *n.pul*) steigt zwischen Vas deferens (Taf. 19, Fig. 15 *vdf*) und Receptaculum seminis (*rees*) nach aufwärts und tritt am vordern Ende der Lunge durch das Diaphragma von vorn in dieselbe hinein.

Der links neben der Aorta anterior (Fig. 38 *ao.ant*) gelegene

Nerv ist stärker als der Lungennerv und theilt sich an der Theilungsstelle der Aorta communis (Fig. 15 nicht gezeichnet) in 2 Aeste (Fig. 38 *n. os. I* u. *n. visc*), von denen der eine (*n. visc*) die Aorta posterior nach hinten begleitet, während der andere (*n. os. I*) sich nach rechts zum Rectum wendet, zwischen diesem und dem Oviduct (Taf. 19, Fig. 15 *n. os. I*) nach aufwärts steigt und ins Diaphragma eintritt, um zur Sinnesblase (Taf. 17, Fig. 6 *n. os. I*) zu laufen. Innerhalb des Diaphragmas giebt er einen Ast an die Niere ab.

Der dritte Nerv (Taf. 20, Fig. 38 *n. os. II*) verlässt das Visceralganglion auf der linken Seite und etwas weiter nach vorn als die beiden andern Nerven. Er ist sehr lang, begleitet zunächst den linken Speichelgang nach aufwärts, sodann den Penis bis zur Mündung des Vas deferens und wendet sich von da nach rechts, wo er in der Gegend der rückläufigen Darmschlinge (d^6 „Situs", Taf. 19, Fig. 15) abgeschnitten ist. Wahrscheinlich ist dieser Nerv der in den Schnittserien nachgewiesene und am Diaphragma abgerissene zweite Sinnesblasennerv. Zum Herzen führt er jeden Falls nicht, da er sonst auf Schnitten neben der Aorta communis (Taf. 17, Fig. 6 *ao. com*) nachzuweisen sein müsste.

XII. Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse.

Um eine kurze Uebersicht über die wichtigsten Resultate meiner Untersuchungen zu ermöglichen, habe ich dieselben nachstehend in gedrängter Form zusammengestellt. Gleichzeitig wird damit eine allgemeine Charakteristik der 3 von mir untersuchten Thiere verbunden sein. Dieselben gehören zu den nackten Landschnecken und stammen aus Brisbane, Australien. Sie kennzeichnen sich äusserlich durch das Vorkommen von nur 2 einstülpbaren Tentakeln, welche die Augen tragen und durch 4 Retractores posteriores sowie 2 Retractores anteriores bewegt werden. Vorn am Kopf befindet sich das von zwei deutlichen Furchen umsäumte Kopfschild und in der rechten Kopfschildfurche die Genitalöffnung. An das Kopfschild schliesst sich nach hinten das Manteldreieck an, in dessen unterm Winkel das Rectum und der Athemgang mit der äussern Nierenöffnung in 2 durch eine Renoanalrinne verbundenen Oeffnungen münden. Der hintere Körperabschnitt ist durch eine Medianfurche und eine wechselnde Anzahl von Lateralfurchen ausgezeichnet. Ein Hyponotum ist nicht vorhanden. Die Farbe der Haut variirt zwischen Gelb und Grau.

Besonderes Interesse erfordern die Organe des Pallialcomplexes, die Mantelhöhle und die Luuge, die Niere und der Ureter, das Herz,

die Schalenkammer und die Sinnesblase, welche durch ein Diaphragma von der Leibeshöhle getrennt sind. Die Lunge liegt auf der rechten Körperseite und ist nach dem Typus der Büschellunge gebaut. Sie bildet um die musculöse Mantelhöhle, welche vermittels des Athemgangs nach aussen mündet, ein in Mantelhöhlendivertikel, Luftkammern und Athemröhrchen gegliedertes Röhrensystem. Dasselbe wird allseits von Blut umspült, welches den Dorsalsinus erfüllt. Blutgefässe sind in der Lunge nicht vorhanden. Der Gasaustausch erfolgt direct zwischen den Athemröhren und dem Blute des Blutsinus.

Die Niere ist ein einheitliches Organ und liegt auf der linken Körperseite. Sie steht durch die innere Nierenöffnung mit dem Ureter und durch die Renopericardialöffnung mit dem Herzbeutel in Verbindung. Der Ureter ist sehr complicirt gebaut und bildet rückläufige Schlingen, welche in der Querrichtung von links nach rechts und von rechts nach links verlaufen und schliesslich in den Athemgang ausmünden (äussere Nierenöffnung). Die Zahl der Ureterschlingen ist nicht constant, in dem einen Fall waren 5, im andern 7 vorhanden. Das Ureterepithel ist stellenweise bewimpert und bildet dort Gruppen von Calottenzellen. Sämmtliche Ureterepithelien setzen sich zusammen aus Sternzellen.

Das Herz besteht aus einem rundlichen Ventrikel und einem röhrenförmigen Atrium und liegt auf der linken Körperseite vor der Niere. Ventrikel und Atrium befinden sich neben einander. Letzteres erstreckt sich bis in die Lunge hinein und mündet dort in den Blutsinus, während seine Wand ohne Grenze in die Musculatur der Mantelhöhle übergeht. Aus dem Ventrikel entspringt eine Aorta communis, die sich bald in eine Aorta anterior und posterior theilt.

Die Schalenkammer ist ca. 0,5 cm lang und etwa in der Mitte der Medianlinie, doch etwas schräg von vorn rechts nach hinten links unmittelbar unter der Rückenhaut gelegen. In ihren hintern Abschnitten wird sie von Niere, Ureter, Atrium und Lunge ventral bedeckt. Sie ist ein einheitliches Organ mit einem einheitlichen grossen Kalkstab und einem Drüsendivertikel, welches der Wand der Schalenkammer in den beiden hintern Dritteln aussen anliegt.

Die Sinnesblase befindet sich zwischen Diaphragma und Rückenhaut am hintern Ende des Mantelstücks, besitzt ein Sinnesepithel mit starren Sinneshaaren, welche in eine mit Flüssigkeit gefüllte Blase eintauchen, und wird von 2 starken Nerven versorgt, die an ihre dorsale Wand herantreten.

Die Organe der Leibeshöhle bestehen aus dem Digestionstractus,

dem Genitalapparat und dem Nervensystem. Der Digestionsapparat wird gebildet aus dem an die Mundhöhle sich anschliessenden Pharynx, dem Oesophagus, dem schlauchförmigen Magen mit Blindsack und dem langen Darm, welcher in Spiralwindungen nach vorn, dann wieder nach hinten und nochmals nach vorn verläuft und dort in das Rectum übergeht, welches dicht unter der Athemöffnung ausmündet. Die Leber ist aus 3 Drüsen zusammengesetzt, welche aussen 3 gesonderte Gallengänge erkennen lassen, von denen der mittlere und hintere am Uebergang des Blindsacks in den Magen dicht neben einander münden, während der vordere sich in den Blindsack öffnet. Der Pharynx ist durch einen hornigen, gebogenen Kiefer ohne Mittelzahn und durch eine Radula ausgezeichnet, welche aus einer mittlern Reihe rudimentärer, an den Enden gespaltener und zangenförmiger Mittelzähne und aus zahlreichen Reihen (bis zu 110) von Seitenzähnen besteht. Die letztern werden nach der Peripherie zu immer kleiner. Die Radula ruht auf einem medialen Polster, welches zwei laterale Anhänge nach vorn entsendet. Am Hinterende ist die Radula beiderseits spiralig eingerollt. Der Oesophagus ist kurz und passirt mit den Speichelgängen die Cerebralcommissur. Auf der dorsalen und ventralen Seite des vordern Magenabschnitts liegen die theils flockigen, theils compacten Speicheldrüsen.

Der Genitalapparat besteht aus einer Zwitterdrüse mit langem, geschlängeltem Zwitterdrüsengang, welcher sich in das Vas deferens und den Oviduct theilt. Ein Spermoviduct ist nicht vorhanden. Der Oviduct bildet ein ca. 2 cm langes Rohr, welches knieförmig gebogen ist. Am Knie mündet eine kleine, flaschenförmige Drüse von unbekannter Bedeutung und nahe dem Ostium genitale ein grosses Receptaculum seminis in denselben ein. Ausserdem liegt an demselben die Prostata und die Eiweissdrüse. Letztere ist in thätigem Zustand bedeutend grösser, löst sich vom Oviduct ab und reicht fast bis zur Leber nach hinten. An der Wand des Oviducts sind 3 verschiedene einzellige Drüsen vorhanden, die in ruhendem und thätigem Zustand ein sehr differentes Aussehen haben. Die Prostata umgiebt das Vas deferens bis zum Knie des Oviducts. Von hier ab schlingt sich das Vas deferens frei um den Oviduct herum und verläuft dann rückläufig mit dem Penis auf die linke Körperseite bis zu dessen Spitze, wo es in denselben einmündet. Der Penis ist durch den Retractor penis an den linken Fussrand oder an die Rückenhaut befestigt. Das Epithelrohr des Penis ist mit kleinen, Chitindornen tragenden Papillen besetzt. Penis und Oviduct münden getrennt im

Ostium genitale nach aussen, so dass ein eigentliches Vestibulum nicht vorhanden ist.

Das Nervensystem besteht aus 2 Cerebralganglien, welche 4 paarige Nerven an die Tentakel, die Stirn und die Umgebung des Mundes sowie 2 rechtsseitige unpaare Nerven an den Genitalapparat abgeben. Ausserdem stehen die Cerebralganglien mit dem Buccalcentrum und unter sich durch eine kurze Commissur in Verbindung. Das Visceralganglion liegt medial von dem vorigen und ist vorn aus 4 Lappen zusammengesetzt, die sich weiter hinten auf 2 reduciren und ganz hinten zu einem einzigen Ganglion zusammenschmelzen. Von seinem Hinterrand entspringen neben der Aorta anterior 2 Nerven, von denen sich der linke bald theilt. Es sind dies der Lungen-, der Eingeweide- und der rechte Sinnesblasennerv. Letzterer giebt einen Ast an die Niere ab. Aus der linken Seite des Visceralganglions entspringt nahe am Hinterrand der zweite Sinnesblasennerv, der ebenfalls zur Niere einen Ast sendet. Die Pedalganglien sind paarig, liegen unter den vorigen und entsenden zahlreiche Nerven in die Musculatur des Fusses. Die bedeutendsten sind die beiden hintern Pedalnerven, welche viele seitliche Zweige abgeben, die auch die Rückenhaut versorgen.

Zur schnellern Orientirung über die bisher beschriebenen Arten der Gattung *Triboniophorus* habe ich in der nachstehenden Tabelle, soweit die oft unvollständigen Untersuchungen dies gestatten, die hauptsächlichsten Merkmale, welche zu einer Speciesdiagnose verwerthet werden können, neben einander zusammengestellt.

	Arten der Gattung *Triboniophorus*			
	graeffei	*schüttei*	*krefftii*	*brisbanensis*
Fühlerretractoren	mehrere Retractoren (SIMROTH)	?	?	4 Retractores post. 2 Retractores ant.
Lunge	?	histologischer Bau ?		Büschellunge, welche in einen grossen dorsalen Blutsinus taucht
Niere		nicht näher beschrieben		einheitliches, selbständiges Organ mit Pericardialöffnung
Ureter	?	?	?	complicirt, 5 oder 7 Querlagen bildend
Aeussere Nierenöffnung	in den Athemgang (SIMROTH)	?	?	in den Athemgang
Innere Nierenöffnung	?	?	?	am medialen (r.) Nierenzipfel
Renopericardialgang	?	?	?	vorhanden
Schalenkammer und Kalkstück	mehrere Kalkstücke		1 kleines, dreieckiges, dickes Kalkstück	1 Schalenkammer mit drüsig. Divertikel, ein 0,5 cm langer Kalkstab
Sinnesblase	?	?	?	vorhanden
Mittelzahn	?	nicht rudimentär		rudimentär
Kiefer	unterer Rand gerade	mit Mittelzahn (BERGH) ohne Mittelzahn (KEFERSTEIN)	unterer Rand gebogen	ohne Mittelzahn
Lebergallengänge	?	3 (KEFERSTEIN) 2 (BERGH)	3	3
Leberdrüsen	?	2 (BERGH)	?	3
Prostata	compact (SIMROTH)	einige Läppchen (KEFERST.) compact (BERGH)	?	compact

Eiweissdrüse	vorhanden			vorhanden
Flaschenförmige Drüse	?	vorhanden		vorhanden
Receptaculum seminis	?	vorhanden		vorhanden
Musculus retractor penis	vorhanden; Anheftung?	Körperwand? (KEFERSTEIN)	Basalrand des Mantels, 2 breite Bänder (BERGH)	l. Fussrand oder Rückenhaut, nur 1 Muskel
Erweiterung des Zwitterdrüsengangs zu einer Samenblase	nicht vorhanden	vorhanden (KEFERSTEIN)		nicht vorhanden
Visceralganglien	3	2		4
Fundort	Woolongong in Neu-Süd-Wales (HUMBERT) Nordwestküste von Australien (SIMROTH) Brisbane (HEDLEY)	Sydney (KEFERSTEIN)		Brisbane
Habitus	2 Tentakel. Manteldreieck mit *an* + *atg* im untern Winkel. 2 Kopfschildfurchen. Schmutzig gelb bis dunkel braun. Ohne Rückenfurchung	wie vorher. Ausserdem *atg* + *ore* Renoanalrinne (BERGH), Genitalpapille hinter dem r. Tentakel an der Seite des Körpers (KEFERSTEIN), in der r. Kopfschildfurche (BERGH), mediane Rückenfurche bei jüng. Individuen schwach, Seitenfurchen nur bei ält. Individuen licht bräunlich grau, Mantelfurchen röthlich braun (BERGH)	wie vorher. Rückenfurche schwach und kurz	wie vorher. Mediane Rückenfurche und 5—14 Seitenfurchen jederseits vorhanden, zum Theil undeutlich lehmgelb oder grau
Länge	3,5 cm	9 cm lebend; 3,5 cm conservirt (BERGH). 3,2—7,2 cm (KEFERSTEIN)		5,4—6,5 cm

Literaturverzeichniss.

Bergh, R., 1870, Anatomische Untersuchung des Triboniophorus Schüttei Kefst., in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Jg. 1870, V. 20, p. 843—854, tab. 11—13.

Collinge, Walter E., 1894, Description of a new species of slug of the genus Janella, in: Proc. zool. Soc. London, p. 526—30.

Crosse et Fischer, 1870, Faune conch. de Nouv. Calédonie, in: J. Conch., V. 18, p. 238.

Fischer, Paul, 1868, Anatomie de l'Athoracophorus hirudo, ibid. V. 16, p. 225—234.

Gray, J. E., 1860, On the bitentaculate slug from Aneiteum, in: Ann. Mag. nat. Hist., (3) V. 6, p. 195—196.

— 1860, On the arrangement of the land pulmoniferous Mollusca into families, ibid. p. 269.

Hedley, C., 1889, On Aneitea graeffei and its allies, in: Proc. Roy. Soc. Queensland, V. 5, p. 162—173.

Humbert, A., 1864, Etudes sur quelques Mollusques terrestres nouveaux ou peu connus. § 2 Description d'un nouveau genre de Pulmoné terrestre bitentaculé (Triboniophorus), in: Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, V. 17, p. 116—120.

Hutton, F. W., 1878, Description of some new slugs, in: Trans. New Zealand Inst., V. 11, p. 331—332.

— 1881, Notes on the anatomy of the bitentaculate slugs of New Zealand, ibid. V. 14, p. 158—161, tab. 5.

Keferstein, W., 1865, 1) Ueber die zweitentakeligen Landschnecken (Janella, Aneitea, Triboniophorus), in: Z. wiss. Zool., V. 15, p. 76—86, tab. 6, fig. 1—13. 2) Ueber die Anatomie der Janella bitentaculata Q. et G. von Neuseeland, ibid. p. 446—449, tab. 34.

Knight, Charles, 1859, Observations on the „bitentaculate Slugs" of New Zealand (Limax bitentaculatus Quoy et Gaimard; Janella antipodarum Gray; „Aneiteum Slug"? Macdonald), in: Trans. Linn. Soc. London, V. 22, p. 381—382.

Macdonald, J. D., 1856, Observations on the external characters and internal anatomy of a bitentaculate slug found at the island of Aneiteum, New Hebrides, in: Ann. Mag. nat. Hist., (2) V. 18, p. 38—42.

Pfeiffer, W., 1898, Anatomische und histologische Bemerkungen über Triboniophorus graeffei Humbert, in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, No. 5, p. 33—38.
Plate, L., 1891, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., p. 505—630.
— 1894, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden, ibid. V. 7, Anat., p. 93—234.
— 1897, Ueber einen neuen Typus der Lungenathmung, die Niere und ein subcutanes Sinnesorgan bei Nacktschnecken aus der Familie der Janellen, in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, p. 141—145.
— 1898, Ueber regenerative Amitose, Degenerationserscheinungen und Phagocytose in den Athemröhren der Janellen, in: Arch. mikr. Anat., V. 5, p. 839—856.
— 1898, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden (Janella schauinslandi n. sp. und Aneitella berghi n. sp.), in: Zool. Jahrb., V. 11, Anat. p. 193—280, tab. 6.
Semper, C., 1870—94, Reisen im Archipel der Philippinen, V. 3, Landmollusken, p. 108, 109.
— 1894, Die Niere der Pulmonaten, in: Reisen im Archipel der Philippinen, 2. Ergänzungsheft (herausgegeben von H. Simroth), p. 81—85.
Simroth, H., 1889, Beiträge zur Kenntniss der Nacktschnecken, in: Nova Acta Acad. Leop., V. 54, p. 69—86, mit Abbildungen.
— 1898, Neuere Arbeiten über nackte Pulmonaten, zusammenfassende Uebersicht, in: Zool. Ctrbl., V. 20, p. 641—660.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 17—20.

Erklärung der Abkürzungen in den Figuren:

a.ge Arteria genitalis
ak Axencanal
alb Eiweissdrüse
an Anus
ao.ant Aorta anterior
ao.com Aorta communis
a.phar Arteria pharyng.
a.phar.sup Arteria phar. superior
a.te Arteria tentacularis
atg Athemgang
atl Athemloch
atr Atrium
buc Buccalganglion
buc.c Buccalcommissur
cav.pall Mantelhöhle
cer Cerebralganglion
cer.c Cerebralcommissur
cer.visc.c Cerebral - Visceralcommissur
ch Chitinhaken
coec Coecum
cut Cutis
D Darm
d Divertikel

d. alb Eiweissdrüsengang
d. hep. ant Ductus hepat. anterior
d. hep. com „ „ communis
d. hep. med „ „ medius
d. hep. post „ „ posterior
d. her Zwittergang
dia Diaphragma
div Divertikel
do dorsal
d. prost Prostatagang
Dr Schlauchdrüsen
dr Drüsen
d. salp Speichelgang
Ex Exemplar
fi fingerförmige Drüsen
fl, *fl. dr* } flaschenförmige Drüsen
gl. her Zwitterdrüse
gl. ped Fussdrüse
h hinten
hep Leber
hep. ant vordere, *hep. med* mittlere, *hep. post* hintere } Leberdrüse
h. ped. c hintere Pedalcommissur
k Kamm des Diaphragmas
ke Kern
ksch Kopfschild
l. cer linkes Cerebralganglion
lk Luftkammern
l. visc linkes Visceralganglion
ma Manteldreieck
mand Kiefer
med. visc mittlere Visceralganglien
mf Medianfurche
mu Muskel
n. front Stirn-, *n. ge* Genital-, *n. lab* Lippen-, *n. os* Sinnesblasen-, *n. ped* Fuss-, *n. phar* Pharynx-, *n. pul* Lungen-, *n. te* Tentakel-, *n. visc* Visceral- } Nerv
o Ostium
oes Oesophagus
o. ge Genitalöffnung
o. int. re innere Nierenöffnung
o. re äussere „
ovd Oviduct
pe Penis
ped Pedalganglion
per Pericard
pes Fuss
phar Pharynx
pl Platte (Zahn)
po Polster (Pharynx)
prost Prostata
pul Lunge
r Rinne
rad Radula
rad. pap Radulapapille
r. cer rechtes Cerebralganglion
re Niere
recs Receptaculum seminis
rect Rectum
reper Renopericardialgang
retr Retractor penis
retr. ant Retractores anteriores
retr. post „ posteriores
r. visc rechtes Visceralganglion
sal Speicheldrüse
sch Schalenkammer
sdr Schalendrüse
sf Seitenfurche
so Sinnesblase
sp spindelförmige Drüsen
st Stützgerüst
sto Magen
te Tentakel
ur Ureter
v vorn
vdf Vas deferens
ve ventral
ventr Ventrikel
visc Visceralganglion
visc. c Visceralcommissur
visc. ped. c Visceral-Pedalcommissur
v. ped. c vordere Pedalcommissur
z Zelle.

Tafel 17.

Fig. 1. *Triboniophorus brisbanensis*, Alkoholexemplar, in ausgestrecktem Zustand von oben gesehen. × 1.

Fig. 2. Querschnitt durch das Mantelstück der Haut in Höhe des hintern Endes der Schalenkammer (*sch*). × 16.

Fig. 3. Querschnitt durch das Mantelstück der Haut in Höhe der innern Nierenöffnung (*o. int. re*). × 16.

Fig. 4. Querschnitt durch das Mantelstück der Haut hinter der Lunge (ur_3, ur_4). × 16.

Fig. 5. Querschnitt durch das Mantelstück der Haut in Höhe der Mündung des Ureters (ur_5) in den Athemgang (*atg*). × 16.

Fig. 6. Situs der Mantelorgane, von der ventralen Seite gesehen. × 9.

Fig. 7. Längsschnitt durch das Mantelstück der Haut in Höhe der innern Nierenöffnung (*o. int. re*). × 16.

Tafel 18.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Mantelstück der Haut in Höhe des Renopericardialgangs (*reper*). × 16.

Fig. 9. Längsschnitt durch das Mantelstück der Haut in Höhe der Mündung des Ureters (ur_7) in den Athemgang (*atg*) und der Schlauchdrüsen (*Dr*). × 16.

Fig. 10. Längsschnitt durch das Mantelstück der Haut an der Durchbohrungsstelle des Rectums (*rect*). Uebergang von ur_1 in ur_2 × 16.

Fig. 11. Schema der Pallialorgane (Ex. I), von der Leibeshöhle aus gesehen, nach einer Serie von Querschnitten reconstruirt.

Fig. 12. Schema der Pallialorgane (Ex. III), von der Leibeshöhle aus gesehen, nach einer Serie von Längsschnitten reconstruirt.

Fig. 13. Nervensystem, Genitalorgane, Blutgefässe und Fussdrüse in der vordersten Körperregion nach Entfernung des Pharynx, von oben gesehen. Rückenhaut in der Medianlinie bis zur Mundspalte durchschnitten und nach beiden Seiten aus einander gebogen. × 12.

Fig. 14. Schema der Lage des Schalendrüsendivertikels (*dr*) zur Schalenkammer (*sch*). × 11.

Tafel 19.

Fig. 15. Situs viscerum von oben nach Entfernung des grössten Theils der Rückenhaut und der Fussplatte. Die von oben nicht sichtbaren Darmschlingen (*D*) sind durch Punktlinien angegeben. Der Oviduct (*ovd*) ist etwas nach vorn gezogen. × 4.

Fig. 16. Pharynx, von vorn und oben gesehen. × 9.

Fig. 17. Querschnitt durch den Pharynx, von vorn und unten gesehen. Der Oesophagus (*oes*) ist nach vorn gebogen. × 9.

Fig. 18. Pharynx (*phar*) und Radulapapille (*radpap*), von unten gesehen. Der Oesophagus (*oes*) ist aus der Rinne (*r*) zwischen Radulapapille und Pharynx herausgezogen. × 9.

Fig. 19. Querschnitt durch die Radulapapille. Lage der Radula (*rad*) in derselben.

Fig. 20—22. Zähne der Radula von Ex. I, II und III. Rudimentärer Mittelzahn (*0*), Schneidezähne (*1—86*). × 690.

Fig. 23. Kiefer (*mand*) mit Platte (*pl*), von unten gesehen. × 16.

Fig. 24. Situs des Magens (*sto*), Blindsacks (*coec*), Darms (*D*), der Leberdrüsen (*hep*) und der Gallengänge (*d. hep. ant, d. hep. med, d. hep. post*). × 12.

Fig. 25. Querschnitt durch die Organe in Fig. 24. Mündung des Ductus hepaticus anterior (*d. hep. ant*) in das Coecum (*coec*). × 16.

Fig. 26. Dasselbe. Mündung des Ductus hepaticus medius (*d. hep, med*) in das Coecum (*coec*). × 16.

Fig. 27. Dasselbe. Mündung des Coecums (*coec*) in den Magen (*sto*). × 16.

Fig. 28. Dasselbe. Mündung des Ductus hepaticus posterior (*d. hep. post*) in den Magen (*sto*). × 16.

Fig. 29. Genitalorgane. Hinterer Theil des Oviducts (*ovd*), von unten gesehen. × 4.

Fig. 30. Oviduct (von oben), Receptaculum seminis (*recs*), flaschenförmige Drüse (*fl. dr*), Eiweissdrüse (*alb*), Prostata (*prost*), Zwitterdrüse (*gl. her*) und Zwitterdrüsengang (*d. her*). × 2.

Tafel 20.

Fig. 31. Gewundener Anfangstheil des Oviducts (*ovd*). × 9.

Fig. 32. Querschnitt durch den Anfangstheil des Oviducts. Mündung der Eiweissdrüse (*d. alb*) in denselben. × 16.

Fig. 33. Querschnitt durch den Oviduct (*ovd*). Mündung der flaschenförmigen Drüse (*fl*) in denselben. × 16.

Fig. 34—37. Chitinhäkchen tragende Papillen des Penis (Fig. 34—36 Querschnitt, Fig. 37 Längsschnitt). × 690 und Zeiss Hom. Imm. Oc. 2.

Fig. 38. Ganglien, von oben und hinten gesehen. × 9.

Fig. 39—41. Querschnitte durch die Ganglien. × 16.

Fig. 42. Eingestülpte Tentakel mit Retractoren. Lage derselben zum Oviduct, Penis und Vas deferens. × 12.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2008

The Nervous System in the Cestode Moniezia expansa.

By

Wm. L. Tower.

With Plates 21—26.

Contents.

Introduction.
I. Material and Methods.
A. Material.
B. Methods.
1. Media for Collecting and
2. Keeping Cestodes alive in the Laboratory.
3. Methods of Fixing and Staining the Nervous tissues.
II. Description of the Nervous System.
1. In the Scolex.
2. In the Neck Region.
3. In the Mature Proglottides.
Papers cited.
Explanation of Plates.

Introduction.

The work of which this is an account was done during the winter of 1895—96. A preliminary paper was published in the Zoologischer Anzeiger, July 20, 1896. It was my intention at that time to follow the preliminary paper with a final one as soon as it could be prepared, but ill-heath and other circumstances over which I have had no control have delayed its preparation much longer than I expected.

When this work was begun the knowledge of the nervous system in Cestodes was in a very unsatisfactory condition. The anatomy, and, to some extent, the histology of these forms, exclusive of the nervous system, were fairly well known. Considering the valuable

results obtained by many authors in using the chrome-osmium-silver method of GOLGI and the methylen-blue method in neurological studies on other animals, and the interesting character of these worms, it is rather surprising that the condition of the nervous system should have been incompletely determined. Some explanation of this may be found, however, in the seemingly indifferent action of the chrome-osmium-silver method upon Invertebrates in general; in the transient character of methylen-blue impregnations; in the loose arrangement, the non-medullated character, and the small size of the nerve fibres of Cestodes, which render ordinary stains useless; and in the consequently almost total failure of the best nerve methods when applied to these parasites. All these conditions combine to make the study of the nervous system in Cestodes very difficult.

From the time of NIEMIEC's (1885) paper until that of BLOCHMANN (1895) little or nothing had been discovered on this subject. Previous to the appearance of BLOCHMANN's paper the nervous system of the Taenias had been known to consist of a system of ganglia, commissures, and connectives in the scolex, more or less complex, according to the species, as described by NIEMIEC (1885); one large and one or two accessory lateral nerve trunks, lying external to the longitudinal excretory tube; and two dorsal and two ventral nerves that could not be traced beyond the neck region. Occasional branchings of these nerves in the proglottides had been recorded by various authors, but the course of these branches, and the existence of ganglionic cells had not been clearly demonstrated in any form until within the past two years. The papers of BLOCHMANN, ZERNECKE, LÜHE and COHN, a note by KÖHLER and one by myself all confirm the existence of a constant, definite and extensive system of ganglia, commissures, and connectives, a wealth of ganglionic cells, and the existence of nerve terminations in the periphery of the animal that would seem to indicate for them a sensory function.

These results have been obtained by the use of three methods: that of GOLGI, the methylen-blue intra-vitam stain, and the proper use of VOM RATH's fluid. In my work I have been only slightly successful with methylen-blue, and wholly unsuccessful with GOLGI's method; but by the careful manipulation of the material in VOM RATH's fluid, followed by crude pyroligneous acid, very desirable results have been obtained. Many other methods have been tried, but without success.

Another and rather difficult problem constantly confronted me

during the progress of my study — that of keeping the worms alive and constantly at hand for use in the laboratory. Although material was abundant at the abattoir, it required considerable time and trouble to obtain it, and when working with methylen-blue it was absolutely necessary to have a constant supply of living material. As the methods given by LÖNNBERG for this purpose were a failure, as far as this species was concerned, considerable time was spent in experimenting with different mixtures and methods for keeping the worms alive.

I. Material and Methods.

A. Material.

Abundant material from the small intestine of *Ovis aries* was obtained as needed from the abattoirs of Boston. The cestodes *Moniezia expansa* were taken from the intestines shortly after the animals were slaughtered and before the viscera became cooled. It was found best to visit the abattoir early in the morning soon after work had commenced, as one was then sure of being able to examine the viscera before they became cool, or had suffered from lying in heaps in the "gut room", or from the rough handling which often destroys the larger and more desirable specimens.

In removing the worms it was found undesirable to slit open the intestine, but much better to sever it near the beginning of the coecum, then, beginning at the pylorus, slowly to "strip" the intestine between the thumb and forefinger, causing the contents to flow from the cut end. In parasitized animals the greater number of worms were found in the ilium, or caudal portion of the intestine, a few in the jejunum, and only occasionally one in the duodenal region. Although this method of removing the worms was not all pleasant, it was rapid and practical. Moreover, by this method, the worms could be removed not only in a more satisfactory and less broken condition, but more easily and rapidly, and without exposing them to the air as long as in the process of opening the intestine longitudinally. In almost every case where the worms were removed in this manner the scolex came away with the proglottides. Moreover, the scolex was not injured in any way by this treatment, as the worms evidently relax their hold upon the intestinal wall; whereas, if the intestine was slit open and the worms taken out, they invariably held tightly to the wall, and could be removed only by being pulled or cut away. This resulted

in distorting and often tearing the scolex to such an extent as to render it unfit for use. Each parasitized animal usually contained from two to fifteen worms, each from 50 cm to 200 cm in length, and I have occasionally taken more than fifty (once 58) good-sized worms from one host.

B. Methods.

1. Media for Collection and Transportation.

The worms were quickly separated from the contents of the intestines by the fingers, not with forceps, and placed in one of several media for transportation to the laboratory. For this purpose physiological salt solution (0,75 %) was first used. This was tried at various temperatures, from 10° C to 30° C, but was found to be uniformly harmful, as it produced stupefaction and rapid death, accompanied by a more or less marked plasmolysis. Distilled water, faucet water, and distilled water with sodium chloride in varying percents (1 % to 6,5 %) were in the lower grades accompanied by strong plasmolysis, while the higher percents acted as an irritating stimulant, producing distortions and death. If the material was afterwards to be treated with Vom Rath's mixture, the physiological salt solution gave fair results, provided the worms were placed in his mixture as soon as the laboratory was reached. It was positively harmful, however, to allow the worms to remain in this solution more than one hour; for, even after only an hours exposure, Vom Rath's method was rather ineffective, as far as the demonstration of the nerves was concerned. It would have been more desirable to have placed the worms in the killing fluid at the abattoir; but, as all foreign substances had to be removed before killing, and this could not be done at the abattoir, it was necessary to defer the killing until they had been taken to the laboratory.

A mixture produced by adding one percent of pepsin to normal salt solution gave better results, as the reaction upon the worms was not as pronounced as that shown by the physiological salt solution. With material collected in this mixture, as also with that in the simple salt solution, I was unable to obtain a satisfactory intra-vitam stain by the methylen-blue method or a satisfactory Golgi impregnation, although methylen-blue was found to stain to some extent. If the amount of sodium chloride was decreased and that of pepsin increased to the following proportions,

hydrant water	100,0 ccm
sodium chloride . . .	0,5 g
pepsin	1,5 g

the results were still more satisfactory; but even with material collected in this mixture neither Golgi impregnations nor methylen-blue stains were obtained. When killed in Vom Rath's mixture material collected in this fluid gave very good results; but the best fluid found for the transportation of the worms contained no sodium chloride. It was composed of

hydrant water	100 ccm
pepsin	2 g
egg albumen (fresh)	10 to 15 g

Worms placed in this mixture appeared to suffer no harm even if left for several hours provided the temperature did not go delow 10° C nor above 30° C. With worms collected in this fluid a fair methylen-blue intra-vitam stain was obtained, but, as my work was nearly at an end before this solution was tried, I have not been able to test it fully.

For all ordinary purposes, preparatory to killing in the more common reagents, I believe the worms could be collected in the physiological salt solution without any appreciable change either in cell arrangement or cell contents; but for the study of nerves the material should not be placed in physiological salt solution, nor in any solution containing sodium chloride.

2. Keeping Cestodes Alive in the Laboratory.

When the laboratory was reached the material was first washed or rinsed in the fluid in which it was collected, or in a fresh supply of the same, until it was free from all dirt and chyme. It was then placed in a fresh, clean portion of the fluid, and finally in from 20 to 30 minutes after being taken from the animal, the worms were ready for the killing reagents.

In many cases it was found desirable to keep the worms alive for a greater or less length of time, especially when the methylen-blue process was employed. Attempts to keep the worms in any mixture containing salt were fruitless, as they could not thus be made to live more than a few hours at most. Distilled water and hydrant water were both equally worthless, but after considerable experimenting and many failures the following mixture was compounded, in which,

with proper care, it was possible to keep the worms alive for 2, 3 or 4, and sometimes even for 5 days:

hydrant water	100 ccm
egg albumen (fresh) . .	10 g
pepsin	2 g
cane sugar	2 g
prepared beef (Bovox). .	5 g

The worms, only one or two in a dish, were placed in this mixture freshly made, of which 100 ccm was allowed to each worm. They were kept in the laboratory in the dark, no attention being paid to temperature, for it was found that the temperature between certain limits (10° C to 30° C) was not a very important factor, although about 17° C seemed to be the most favorable. Every morning the worms were placed in a freshly made mixture, care being taken to clean thoroughly the dishes before the fresh culture-solution was put into them. I was unable to use successfully the methods given by Lönnberg (1892) for keeping Cestodes alive in the laboratory.

3. Methods of Fixing and Staining the Nervous Tissues.

The chrome-osmium-silver methods of Golgi, both the slow and the rapid, with various modifications proposed by recent writers were the ones chiefly tried, but always without success. I was unable to determine the cause of failure. In nearly all cases there was, however, a good impregnatiou of the dorso-ventral, longitudinal, and transverse muscle fibres. The plan proposed by Strong (1895) of using formic aldehyde in place of osmic acid was also unsuccessful, although this combination gave good results for other Invertebrates (e. g. *Echinorhynchus*), used in check experiments.

Various modifications of the gold-chloride methods were not more successful than the Golgi methods.

With the axis-cylinder stains the results were likewise unsatisfactory, although better than with the Golgi and gold-chloride methods. The method of Nissl (1886) gave a good stain of the lateral nerve, and by its use many of the other nerves could be traced after one had learned where to look for them; but this stain did not differentiate nervous tissue from muscular and connective tissue. The method of Alt (1892) was useless for my purpose. Rehm's (1892) method was also unsatisfactory in that it did not separate nervous from muscular and connective tissue. Wolter's method was the most satisfactory for staining the axis cylinder, but it did not dif-

ferentiate nerve tissues from the other tissues as well as Vom Rath's method.

Throughout the most of my work material was used that had been subjected to sodium chloride solutions, but finally the solution described on page 363 was tried and gave good results. Unfortunately the opportunity was wanting for continuing the work with this more favorable material. The method which at the last was found best adapted to *Moniezia* was as follows: The material collected at the abattoir was placed in the solution the formula for which is given on page 363, and was thus carried to the laboratory. It was there washed and the worms not required at once were placed in the culture solution described above (page 364). Those which were to be treated immediately were cut into pieces consisting of two or three proglottides each, dried for a moment on filter paper, and placed in a clean watch glass. The pieces were then covered with a freshly made mixture composed of 60 and 40 volumes respectively of the following solutions, A and B:

A.	methylen-blue (dry) .	1 g
	hydrant water . . .	1000 ccm
B.	egg albumen (fresh) .	60 g
	hydrant water . . .	40 ccm

Only enough of this mixture was used to cover the specimens, a little being added from time to time to replace that lost by evaporation. It seemed best to keep the specimens exposed to the air and at a rather low temperature (3° C to 8° C). After being stained from half an hour to two hours, according to conditions, the material was placed for 20 or 30 minutes in the following freshly made mixture:

ammonium molybdate . .	10 ccm
hydrogen peroxide . . .	2 ccm
hydrochloric acid (strong) .	6 drops

The object in the use of this mixture was to fix the stain in the nervous tissues and to wash it out of all others; but its action in the present case shows that this result does not always follow. The tissues were removed from the mixture as soon as they became greenish, the washing out having by that time gone far enough. This took on an average about half an hour, but the time varied with different specimens. It was best to keep the mixture containing the objects at a low temperature, near 0° C. This solution was then gradually replaced by adding slowly a 1 % solution of osmic acid until the ammonium molybdate solution was replaced by a 1 % solution of

osmic acid. The tissue was allowed to remain in 1 % osmic acid until it became brownish; it was then removed, washed in 50 % alcohol, and put into 70 % alcohol for twelve hours. After being dehydrated it was imbedded in paraffine, xylol instead of chloroform being used as a solvent. Better preparations were obtained, however, if the thoroughly hardened material were cut free-hand in liver or pith, cleared in xylol, and mounted in balsam.

None of the preparations made by this method, whether imbedded in paraffin or cut free-hand, kept well. Those that were good in June 1896 were of no value a year later, although they had been kept most of the time in the dark, and had never been long exposed to strong light.

Trials with the methylen-blue method did not turn out very successfully until near the end of my work. I was able, however, to get some impregnations, which, though in themselves of little use, were of considerable value when taken in connection with the results obtained by the use of Vom Rath's method.

It was with Vom Rath's method that the most satisfactory results were obtained. Although this method does not allow of the isolation of the individual nerve elements, or neurons, it is admirable for tracing nerves, even when they are small and contain but a few fibres. Preparations made by this method are clear and well-defined, although not diagrammatically so, like Golgi and methylen-blue preparations. They also show the histological structure of ganglionic cells better than either of the former.

By this method fair results were obtained even when special care had not been taken in collecting the material, but the best results were those from material collected in the solution described on page 363. A fair staining of *Moniezia* material was also secured with Vom Rath's mixture when the worms had been collected in a 2 % solution of formaldehyde. Material left in this solution 35 days before being placed in Vom Rath's fluid gave very fair results. In this case the stain was darker than when fresh material was used, but not too dark to be of considerable value. It is probable that care in regulating the exposure of such material to the action of Vom Rath's mixture would give a lighter and more desirable stain.

In using Vom Rath's method fresh material was put into the following Vom Rath's mixture:

sat. aq. sol. picric acid, filtered . .	500 ccm
glacial acetic acid	3 ccm

platinic chloride (in 5 ccm dist. H_2O) . 5 g
osmic acid crystals . . . . . 2 g

After having remained in this mixture for ten hours the worms were removed and cut into pieces from 1 to 3 cm in length. These were put first into crude pyroligneous acid for from 6 to 10 hours, and then into 70 % alcohol for 24 hours. After being dehydrated and inbedded in paraffine they were cut into sections $6^2/_3$ μ thick. This method gave preparations in which the nerves were colored grayish blue, the more highly refractive muscles brown, and the connective tissue pale gray or steel blue.

II. Description of the Nervous System.

A fresh adult specimen of *Moniezia expansa* is commonly about 1 m in length, and from 10 to 15 mm broad at the posterior end. In such an animal there are between 500 and 1000 proglottides. The scolex is on an average 1 mm in diameter and 2 mm in length, measured from the anterior end to a point just posterior to the cephalic ganglion; but the dimensions of the scolex vary considerably in different animals. There are neither rostrum nor hooks in this form. There are two sets of sexual organs in each proglottis, opening one on either margin of the proglottis in a gonopore. The musculature is well developed and is similar to that found in other Taenias.

The anterior part of the excretory system in the scolex of *Moniezia expansa* consists of a horseshoe-shaped tube the curved end of which is situated at about the level of the anterior nerve ring. It lies in the frontal plane and is divided symmetrically by the sagittal plane. Each of the arms of this tube fork, giving rise to branches that pass respectively dorsal and ventral of the cephalic ganglia (Pl. 21, Fig. 1). These branches have been designated as the dextro-dorsal, *va. dx-d*; the dextro-ventral, *va. dx-v*; the sinistro-dorsal, *va. s-d*, and the sinistro-ventral longitudinal excretory tubes (Pl. 21, Figs. 1, 5 and 6). These four tubes bend slightly outward (Pl. 21, Fig. 1), passing close to the surface of the cephalic ganglia, opposite which they turn sharply outward and forward; but, after continuing for a short distance in this direction, they turn backward through an angle of more than 90°, and run parallel to one another and to the lateral nerve. These four excretory tubes pass backward through the neck region into the younger proglottides, the dorsal pair becoming larger and occupying the position of the longitudinal excretory tubes of the

mature proglottides, while the ventral pair becomes smaller and is lost in the older proglottides.

The nervous system of *Moniezia* is imbedded in the connective tissue of the body without any definite bounding membrane or continuous protective structure. Many of the larger and more important trunks, however, have along their courses cells (*cl. vin*) of a peculiar character. They are elliptical, about twice as long and half as thick as they are broad, and from each cell there are given off a number of branching processes that run over the surface of the nerve. I believe that these processes serve to bind the nerve elements into a firmer structure, though they are not very close together, and do not form a continuous covering. These ("binding cells") are shown in Pl. 24, Figs. 15 and 16; Pl. 25, Figs. 29 and 30, and are somewhat different from the Hüllzellen described by ZERNECKE (1895, p. 137) from *Ligula*. They occur upon the nerves of the scolex and upon the large lateral nerve trunks. I have not yet found them upon the other nerves.

1. In the Scolex.

The nervous apparatus of the scolex consists of 1) the anterior nerve ring with its four ganglia; 2) the pair of large cephalic ganglia; 3) the connecting bundles of nerves between 1 and 2 and 4) the dorsal and ventral commissures connecting the outer ends of the cephalic ganglia.

At about one-fifth of the length of the scolex from its anterior end is found that part of the central nervous system which I have called the anterior nerve ring (*n. a*, Pl. 21, Fig. 1). The ring contains four ganglia, one in each of the four quadrants formed by the intersection of the sagittal and lateral planes of the scolex, and a little in front of and deeper than the corresponding acetabulum. These ganglia are here designated according to their positions as the anterior dextro-dorsal (*gn. a. dx-d*, Pl. 21, Fig. 1), sinistro-dorsal (*gn. a. s-d*), dextro-ventral and sinistro-ventral ganglia. The bundles of nerve fibres connecting the ganglia with one another constitute the anterior nerve ring. The ganglia contain a moderate number of ganglionic cells, which differ from those of the rest of the nervous system in size. They are small and, I believe, mostly unipolar, although there are a few bipolar and multipolar ones. These cells (Pl. 24, Figs. 21—24, 26) have a clear and relatively large nucleus, with a deeply staining nucleolus; but no trace of a chromatin network or granular structure was observable in the nucleoplasm. The nuclear

membrane is very thin, often almost indistinguishable from the granular cytoplasm that surrounds the nucleus, but it is not of uniform thickness, small thickenings appearing without regular arrangement upon its inner surface. The cytoplasmic contents are gathered about the nucleus into a dense granular mass, from which threads and films of spongioplasm radiate through the hyaloplasm to the cell wall, thus producing more or less of a stellate appearance (Pl. 24, Figs. 21—24, 26). From these anterior ganglia are given off nerve fibres that are distributed to the anterior end of the scolex, to the acetabula, and to the musculature of that region. I was not able to discover any regularity in the number or distribution of these branches, such as Niemiec (1885) has shown; there was instead a very loose, poorly defined, set of nerves that crossed and recrossed one another in a very confusing manner.

Niemiec (1885) has described in *Taenia coenurus* a nerve ring lying anterior to the acetabula, but having eight ganglia — instead of four, as in *Moniezia* — placed in pairs, one pair in each quadrant of the scolex. In *Taenia serrata* he also found an anterior nerve ring, but without any pronounced ganglionic enlargements.

In *Moniezia expansa*, as in *Taenia coenurus*, there are eight distinct longitudinal nerve trunks that pass backward from the anterior nerve ring, two arising in each quadrant of the ring, but unlike *Taenia coenurus* these large pairs of nerve trunks have their origin in the posterior surface of each of the four anterior ganglia, one on the external edge of the ganglion, the other on its internal edge. The one arising on the inner edge which is the larger, passes to the cephalic ganglion of its own side, and in passing backward approaches toward the chief axis of the worm; while the one that arises from the outer edge runs posteriorly parallel to the surface, becoming either one of the two dorsal or two ventral longitudinal nerves. (The further description of these outer nerves will be taken up after an account of the inner nerves and of the position of the nervous apparatus immediately connected with them.)

The two inner nerves arising from the ganglia of the right side of the animal converge until they meet at a point not far behind the division of the excretory tube into its dorsal and ventral branches, where they at the same time unite with the right anterior horn of the cephalic ganglion (Pl. 21, Figs. 1 and 2). The nerves of the left side have similar relations. These nerves may be called the cephalic connectives, being simply compact bundles of nerve fibres without

ganglionic cells or any of the protecting or "binding" cells characteristic of other portions of the nervous system. They do not give off branches in any part of their entire length, but are simply connectives between the anterior ganglia and the main portion of the central nervous system — the pair of large cephalic ganglia.

The large cephalic ganglia are situated in the posterior part of the scolex, a little behind the acetabula, one on each side of the sagittal plane. Each of these cephalic ganglia consists of a large rounded mass or body (compare Pl. 21, Figs. 1 and 5, and Pl. 22, Fig. 8) with a fairly smooth even surface and two projections or horns. The anterior median side of each is prolonged anteriorally into a conical process, the anterior horn (Pl. 22, Fig. 8 *conu. a*), which receives the fibres of the cephalic connectives of its own side. The lateral portion of each ganglion is also prolonged into a cone-shaped structure, the external horn (*conu. ex*), which contains the fibres of the lateral nerve. The two ganglia are connected with each other by a relatively small commissure (Pl. 22, Fig. 8 *coms*), the fissure between the ganglia in the median plane being deep, especially in front and behind.

The body of the cephalic ganglion is made up of a core of ganglionic cells traversed by nerve fibres and a cortical portion composed almost entirely of fibres, the whole being enveloped in the richly branched "binding" cells. The ganglionic cells are not as large as those in the ganglia of the proglottides, but they are like them in every other respect. Many of them are multipolar, and are often richly supplied with branching processes (Pl. 24, Fig. 18). The nuclei are relatively large, spherical, hyaline, with a deeply staining nucleolus but no chromatic network; the nuclear membrane is thin, has irregular, thickened places, and in some instances a shrunken appearance, very much like that found by Hodge (1892) in the spinal ganglia of Vertebrates after a day's exercise, or after artificial stimulation. In the cell shown in Pl. 24, Fig. 18 the dendritic or protoplasmic processes are very numerous, but in Vom Rath preparations they are not easily followed. Some of the nerve processes of such ganglionic cells have deeply staining thickenings occurring at about equal intervals, as may be seen in some of the processes of Fig. 18. Bipolar cells are much more common than those of the unipolar type, and occasionally there is found a peculiar form (Pl. 24, Fig. 19), which might readily be taken for a unipolar cell, but which is in reality bipolar. The cytoplasmic contents of these cells have the same stellate arrangement

as in the other ganglionic cells of this animal. Where the nerve fibre joins the cell there is an accumulation of granules similar to that about the nucleus (Pl. 24, Fig. 18). The anterior and external horns of the cephalic ganglia have but few ganglionic cells, being for the most part composed of nerve fibres.

Although I am not yet prepared to give a detailed account of the path taken by the nerve fibres through the cephalic ganglion, I have to some extent followed their courses and give what I believe to be the paths of the principal groups of them. There is a large bundle of fibres (Pl. 22, Fig. 8 *B*), which seems to arise from the central ganglionic mass of either side, and to pass through the posterior part of the transverse commissure into the ganglion of the opposite side. The bundle here traverses the posterior part of the ganglion, curving around behind the ganglionic core, and emerges through the external horn to enter the lateral nerve of the side opposite that in which it arose. This bundle is joined just before it passes through the transverse commissure, by a smaller bundle (Pl. 22, Fig. 8 *D*), which enters the cephalic ganglion through its anterior horn, probably arising from the two "anterior ganglia" of the same side of the scolex. A third bundle of fibres arising from the anterior ganglia of each side enters the cephalic ganglion of the same side through its anterior horn, passes along the anterior border of this ganglion near its surface and finally emerges through its external horn to enter the lateral nerve of the same side of the scolex in which it originated. There are also several other smaller distinct bundles of nerve fibres in the body of the cephalic ganglia, the most conspicuous one being a bundle that traverses the anterior part of the transverse commissure connecting the central ganglionic cells of one cephalic ganglion with those of the other.

The external horn of the cephalic ganglion is enlarged where it joins the lateral nerve, and from this enlargement arise several small nerves that are distributed to the acetabula and to the muscles that operate them. From this enlargement there also arise two broad bands of nervous tissue, one from its dorsal, the other from its ventral surface. The former passes dorsad of the dorsal excretory tubes, the latter ventrad of the ventral excretory tubes, to enter the corresponding regions of the cephalic ganglion of the opposite side of the body. These are respectively the dorsal and ventral cephalic commissures (Pl. 21, Figs. 1 and 5 *coms. d'*, *coms. v'*). These commissures are thin bands of loosely arranged nerve fibres, which in

their course meet the two dorsal and two ventral longitudinal nerves. Not only do fibres of these bands decussate with those of the longitudinal nerves, but fibres also pass from commissure to longitudinal nerve and vice versa. Along the course of these commissures there are found a few ganglionic cells which are mostly of the unipolar type (Pl. 22, Fig. 11). The position and appearance of these commissures reminds one of the two hexagonal commissures found by NIEMIEC (1885) in *Taenia coenurus* and *T. serrata,* with one of which they are probably homologous, although apparently they are less well defined nerves than those in the species studied by NIEMIEC.

Returning to the four outer nerves arising from the anterior ganglia, it is found that in running backward they approach one another slightly and that each passes through the dorsal or ventral cephalic commissure, from which a few nerve fibres are received. Behind the cephalic commissure they run nearly parallel with one another, becoming the dextro-dorsal, sinistro-dorsal, dextro-ventral and sinistro-ventral longitudinal nerves (Pl. 21, Figs. 1, 2, 4 and 5). In the scolex these are simple, rather compact bundles of nerves, without ganglionic or "binding" cells; but in passing backward ganglionic cells begin to appear in the neck region. At first these are few, but as older proglottides are reached the number increases. These nerves correspond exactly in origin, position and the course taken with those described by NIEMIEC (1885) in *Taenia coenurus* and *T. serrata.* NIEMIEC was unable to trace them beyond the neck region, but I have found them in proglottides taken from all parts of the worm, and always occupying the same relative position in the proglottis. Although I have not traced them continuously from proglottis to proglottis through an entire strobila, I think that their occurrence in the same relative position in proglottides taken at random in the same animal is evidence enough that they are continuous throughout the entire length of the worm.

2. In the Neck Region.

In the neck region of *Monieza* the most prominent nerves are the six longitudinal ones. The two large lateral nerves arising from the external horns of the cephalic ganglia lie in the usual position external to the longitudinal excretory tube. They are single nerve trunks nearly circular in cross-section, and not sharply defined in outline. I have not succeeded in finding in *Moniezia* the two accessory lateral nerves which are described for other forms by NIEMIEC,

Lühe and Cohn, as accompanying each of the lateral nerve trunks. For the first 5 mm behind the scolex the lateral nerves are of uniform diameter, they possess only a few ganglionic cells and no trace of ganglionic enlargements. The "binding" cells enveloping them are few, long tracts existing without any such elements. The branches arising from the lateral nerves are mostly limited to the formation of the dorsal and ventral commissures (Pl. 21, Fig. 1).

The dorsal and ventral nerves are likewise without ganglionic enlargements in the neck region, and the ganglionic cells are few. In the posterior part of the neck region where the proglottides begin to be distinguishable, the nerves begin to assume the condition which they present in the mature segments. In this portion of the neck region each lateral nerve begins to exhibit an enlargement at a point near the posterior margin of the proglottis. This enlargement is due to the increased number of ganglionic cells occurring in the nerve at that point; these increase in number continuously until the proglottis is mature. The enlargement of the lateral nerve caused by this increase in the number and size of the ganglionic cells is the first indication of the posterior lateral ganglion (Pl. 21, Fig. 1 *gn.l.p*). The position of these ganglia is indicated in the preceding portion of the neck region by the presence of the small branches from the lateral nerve which correspond in position to the posterior part of each young proglottis. These branches are undoubtedly the beginnings of the dorsal and ventral commissures of the mature segments which are recognizable, then, before the ganglionic enlargements of the lateral nerve with which they are connected.

At a distance of 30 mm from the scolex the posterior lateral ganglia are well marked. In favorable sections from this region made in a frontal plane it is possible to trace the individual neurons of the lateral nerves (Pl. 26, Fig. 32). The ganglionic cells are usually nearly triangular and of the unipolar type; there are a great number of dendritic, or protoplasmic, processes which interlace with those of neighboring ganglionic cells. In the section shown in Pl. 26, Fig. 32, there are three unipolar and two bipolar ganglionic cells, which, for some reason, are more deeply stained than the others. At least two kinds of neurons are distinguishable; in one the ganglionic cell sends a nerve fibre posteriorly from its ganglion to the next following one; in the other anteriorly to the preceding ganglion. A complete isolated neuron is shown in Pl. 24, Fig. 25.

In each of the ganglionic enlargements there lie between the

ganglionic cells others which do not appear to have any nerve fibre connected with them. These cells are richly branched, the branches interlacing with the dentritic processes of the ganglionic cells. It is impossible to say whether they act as a means of connection between different neurons, whether they are developing ganglionic cells, or have some other function. One of these cells is shown very faintly in Pl. 26, Fig. 32. In this region the dorsal and ventral commissures have become in so far complete that they can be traced from the posterior lateral ganglion of one side to that of the other. The ganglia of the dorsal and ventral nerves have also begun to be distinguishable, but there is as yet no trace of the anterior lateral ganglion, nor of the genital or marginal nerves. At least it has not been possible by any method which I have used to demonstrate their presence until after the dorsal and ventral commissures, as well as the dorsal and ventral ganglia, have made their appearance.

3. In the Mature Proglottis.

In each lateral half of every proglottis there is, besides the dorsal and the ventral commissures and the large lateral nerve, a dorsal and a ventral longitudinal nerve, an internal and an external genital nerve, and a marginal nerve. The lateral nerve trunk is imbedded in the parenchyma of the body, from which it is not sharply defined; it is elliptical in cross-section, the larger axis of the ellipse having a dorso-ventral direction. The course of these nerves is nearly parallel to that of the longitudinal excretory tube (Pl. 22, Fig. 6 *n.l*). The nerve is a compact bundle of naked axis cylinders separated from one another by a structureless hyaline matrix, the whole being bound together by peculiar binding or protecting cells like those found in the scolex. These cells appear elliptical in outline, and send out a considerable number of branching processes that run over the surface of the nerve, and serve, I believe, to bind the nerve fibres into a compact bundle and to separate them in a measure from the tissues in which the nerve is imbedded (Pl. 25, Fig. 30 *cl.vin*). These branches are not, however, so numerous nor so dendritic in character as in the cells of similar function figured by Zernecke (1896, tab. 13, figs. 55, 56) for *Ligula*. In longitudinal sections of the nerve they appear lenticular, the edges being prolonged for a considerable distance over the surface of the nerve trunk. In some regions they lie singly, separated from each other by a considerable distance; in others they lie close together, as seen in Figs. 9 (Pl. 22) and 15 (Pl. 24). There seems to be no

regularity as to their arrangement. In Vom Rath preparations the nuclei of some of these cells are deeply stained and each contains a very dense nucleolus (*vin. cl*, Pl. 25, Fig. 29 and Pl. 24, Fig. 15); whereas, in other binding cells of the same preparation the nucleus is unstained, while the nucleolus is deeply stained. Granular cytoplasm is usually collected around the nucleus and passes thence in radiating and sometimes branching strands to the periphery of the cell, giving the whole a stellate appearance. These are probably modified mesodermal cells.

Along the course of the lateral nerve between the anterior and posterior lateral ganglia there are ganglionic cells, some of them in the nerve itself others outside the nerve. These ganglionic cells are mostly bipolar or multipolar, but in one case (Pl. 25, Fig. 30 *cl. gn*), two unipolar ganglionic cells were found lying outside the nerve and sending each an axis cylinder into the nerve. In one case the fibre shortly left the nerve, and, passing outward, terminated in a cup-shaped structure, which enveloped one end of an ellipsoidal, hyaline, structureless body, the other end of which was enveloped by a similar cup-shaped structure formed by the end of another nerve. I have observed this structure in several methylen-blue preparations, however I am inclined to believe that it is due to some post-mortem change caused by the reagents used. The ganglionic cells which lie in the nerve substance (Pl. 24, Fig. 15 *cl. gn*) are usually small and of the multipolar type, and are frequently seen to give rise to nerve fibres which emerge from the nerve.

The lateral nerve is single throughout its entire length, and no trace of additional lateral nerves, such as have been described in other Cestodes, has been found.

In the posterior part of each proglottis the lateral nerve becomes enlarged by the aggregation of ganglionic cells, forming what I have called the posterior lateral ganglion (Pl. 22, Fig. 6 *gn. l. p*). It lies close to the longitudinal excretory tube (Pl. 25, Fig. 28 and Pl. 26, Fig. 31), and nearly opposite the point whence the transverse excretory tube is given off. The ganglion is ellipsoidal, its antero-posterior diameter being greater than its dorso-ventral diameter, which, in turn, is greater than its dextro-sinistral diameter. It varies considerably in size, being largest in those proglottides which contain very young embryos while in the older proglottides it undergoes degeneration.

From this ganglion there arise besides several smaller nerves, two large ones, one from its dorsal, the other from its ventral surface;

these pass mediad, one above, the other below the excretory tube, crossing the proglottis to the corresponding regions of the ganglion of the opposite side. These two nerves are the dorsal and the ventral commissures (Pl. 22, Figs. 6 and 7 *coms. d* and *coms. v*). They are loose, band-like nerves flattened dorso-ventrally, and plentifully supplied with ganglionic cells, either singly or in groups, at points where nerves are given off. The ganglionic cells are almost always of the bipolar type (Pl. 24, Fig. 20), but otherwise have the same characteristics as the ganglionic cells from the other parts of the nervous system. I have not found any binding cells along the dorsal commissure, and from its loose texture it is doubtful if any exist. This nerve in its passage across the proglottis lies slightly behind the transverse excretory tube and among the transverse muscles, some of which frequently run through the substance of the nerve. Because of this peculiarity the nerve is often so broken up and concealed by the bundles of muscles that it is difficult to trace its course. In places it appears as a moderately compact nerve, but it may shortly become a mere tangle of nerve and muscle fibres, from which it may emerge as a broad sheet of nervous tissue. This nerve is inconstant in form, like all the nerve structures excepting those of the scolex and the lateral nerves. Its inconstancy of form is due, I believe, to the fact that the nerve elements lie embedded in the tissues of the body without any protective structure to bind them into a compact nerve.

From the outer edge of the posterior lateral ganglion there arises a cluster of nerve fibres, the largest and most important of which is the marginal nerve (*n. marg*). This arises from the anterior portion of the outer edge of the ganglion, passes outward and then anteriad through the greater part of the margin of the proglottis (Pl. 22, Fig. 6, Pl. 23, Fig. 12). A short thick nerve arises from the posterior outer edge of the ganglion, and passes posteriad into the proglottis, which lies immediately behind that in which the ganglion is located. A cluster of still shorter branching nerves arises from the lateral margin of the ganglion between the marginal and the posterior nerves and is distributed to the outer posterior angle of the proglottis.

The posterior lateral ganglion is made up of a mass of ganglionic cells and a great number of nerve fibres intermingled in a most confusing manner. Transverse sections of the proglottis in the plane of the dorsal and ventral commissures (Pl. 25, Fig. 28 and Pl. 26, Fig. 31) are the most instructive, although frontal sections

(Pl. 21, Fig. 3), are nearly as good. The nerve fibres, on passing into and out of the ganglion, pursue almost every possible direction, making a tangle that I have not been able to unravel; yet there appear to be certain paths within the ganglion that are recognizable, owing to the number of nerve fibres which take the same direction. The ganglionic cells associated with the nerve fibres appear in Fig. 28 (Pl. 25) and Fig. 31 (Pl. 26) to be of a rounded form, but they are in reality multipolar, since they each possess numerous protoplasmic processes. Isolated cells from this ganglion are shown in Figs. 16 and 17 (Pl. 24) more highly magnified. Two kinds of these nerve cells may perhaps be recognized, differing in size and in the richness of their branching; those which lie in the center of the ganglion are larger and more richly branched, while those at the periphery are smaller, usually bipolar, and less richly branched. Otherwise the cells are alike. The nucleus is rather small, compared with the nucleus of a ganglionic cell of the scolex, and hyaline, and it contains a deeply staining nucleolus. In some cases under a very high magnification a faint chromatic reticulum may be seen in the nucleus. The nuclear membrane is very thin, with no observed thickenings, and shows no such wrinkles as are often seen in the scolex. The coarsely granular cytoplasm is gathered into a mass about the nucleus, from which films and threads of similar appearance radiate through the more finely granular cytoplasm that occupies the periphery of the cell. Therefore these cells invariably have a stellate appearance.

There are also ganglionic cells that lie just outside the ganglion and send their nerve fibres for the most part into the ganglion. These cells are usually multipolar, possessing a few dendritic processes. The nucleus is small, with a large, deeply-staining nucleolus (Pl. 24, Fig. 16), and very frequently a well developed chromatic reticulum. The cytoplasmic contents present the usual stellate appearance. I have not yet found in the posterior lateral ganglion of the mature proglottides any of the richly branched binding cells found in the younger proglottides. Either they are not present (which I can hardly believe), or, more likely, Vom Rath's method will not differentiate them sufficiently in the mature specimens.

Upon the lateral nerve, at about the point where it crosses the sexual ducts in their passage to the gonopore, there is another ganglionic enlargement — the anterior lateral ganglion (*gn.l.a*, Pl. 22, Fig. 6, Pl. 23, Fig. 12). This is a dorsal enlargement of the lateral nerve due to the accumulation of ganglionic cells at that point (Pl. 26,

Fig. 33), as in the case of the larger posterior lateral ganglion. In structure it is like the posterior lateral ganglion, being composed of a number of ganglionic cells embedded in a matrix of nerve fibres, and the ganglionic cells are in every respect like those of the posterior lateral ganglion. From the dorsal surface of the anterior ganglion there arise, sometimes as a single trunk, two nerves which pass medianward and dorsad and soon divide. One nerve passes laterad, becoming the external genital nerve (*n. gen. ex*), and is distributed to the region of the gonopore; the other passes inward, becomes the internal genital nerve (*n. gen. i*, Pl. 22, Fig. 6; Pl. 23, Fig. 12; Pl. 26, Fig. 33; Pl. 24, Fig. 27), and is distributed to the ovaries, uterus, and other sexual organs of the region. There are a few ganglionic cells along the course of these nerves, but no binding cells. As far as I was able to discover the anterior lateral ganglion does not become apparent until the proglottis is nearly mature, although the two nerves are found in younger proglottides. This is due probably to the increased activity of those parts upon reaching sexual maturity.

There is a ventral commissure (Pl. 22, Figs. 6 and 7 *coms. v*), connecting the ventral surfaces of the posterior lateral ganglia of each proglottis, and corresponding in size, shape and relations to the dorsal commissure. These two commissures, together with the posterior lateral ganglia, form a complete nerve ring, embracing the two longitudinal excretory tubes, and uniting the lateral nerve of one side with its fellow of the opposite side. These two commissural nerves are united to each other by means of two dorso-ventral connectives. These connectives have the form of a loose band of nerve fibres that passes dorso-ventrally from one commissure to the other close to the median surface of the longitudinal excretory tube, and just behind the union of the longitudinal and transverse excretory tubes (*con't. d-v*, Pl. 22, Figs. 6, 7; Pl. 25, Fig. 28; Pl. 26, Fig. 31). One of these connectives with a small part of each of two commissures and the corresponding posterior lateral ganglion forms a complete ring of nerve tissue that encircles the longitudinal excretory tube immediately behind the transverse excretory tube. This dorso-ventral connective is like the commissures in structure, being a band of loosely united nerve fibres associated with a greater or less number of ganglionic cells. A few nerve fibres are seen to pass off from these connectives, but I have not been able to trace them to their terminations.

The marginal nerve (Pl. 22, Fig. 6 *n. marg*), arises from the an-

terior outer edge of the posterior lateral ganglion, passes outward for a short distance, and then turning passes forward through about three-fourths of the length of the proglottis; but in no examples that I have seen is it continuous through the whole of the proglottis, as stated by Cohn (1897) for *Taenia*. In my preparations the branches of the marginal nerve are distributed to the margin of the posterior three-fourths of the proglottis (Pl. 23, Fig. 12), only a few fibres indeed reaching as far forward as the anterior fourth. The fibres from the short, posteriorly directed marginal nerve ennervate the greater part of the margin of the anterior fourth of the next following proglottis, but I was not able to find any branches that extended far enough backward to meet the fibres of the long marginal nerve. It is of course possible, in view of the great variability of the peripheral nerves of the parasites, that there may be cases where the marginal nerve is continuous and well-marked throughout the entire length of the proglottis, but I have not yet seen such a case. The structure of the marginal nerve is shown in Pl. 22, Fig. 10. Nerve fibres are given off on all its sides and at frequent intervals, and there are numerous, spindle-shaped ganglionic cells along its course.

The two dorsal and two ventral nerves discovered by Niemiec in the scolex and neck region of *Taenia*, are easily demonstrated in the younger proglottides (Pl. 21, Fig. 1), and in some cases, at least, exist in the mature proglottides as well-defined nerves with the elements closely gathered together. These, which I have described and figured in an earlier paper, are also represented in the diagrammatic Figs. 1 (Pl. 21), 6, 7 (Pl. 22), 12 and 13 (Pl. 23). It must not be supposed, however, that these nerves always appear with the same diagrammatic clearness, for it is only in exceptional cases that they are so well defined. In the greater number of specimens examined these nerves had become a loose, ill-defined band of tissue lying in the layer of the longitudinal muscles, with which the nerve is closely associated. In my earlier paper I have called these nerves dorsal and ventral connectives, but I am now satisfied that they are continuous throughout the entire length of the animal, and are therefore equivalent to the four nerves of Niemiec. These nerves pass through, or are closely associated with, the dorsal and ventral commissures of each proglottis. At the place of crossing the two form a loose mass of nerve fibres with an increased number of ganglionic cells. These crossings I have previously designated as ganglia, and have named them according to their position in the proglottis. I have continued that nomenclature in the

present paper, though it may be an open question whether the slight accumulation of ganglionic cells in these regions warrants giving them the dignity of ganglia. However, in those cases where the nerve elements are compacted, these ganglia present a structure not unlike that of the other ganglia of the nervous system.

The dorsal and ventral longitudinal nerves give off lateral branches along their entire length, which lie in the layer of the longitudinal muscles. Fig. 14 (Pl. 23) shows one of these nerves (the right dorsal) which is more compact than usual. In the region of the two branches there are ganglionic cells.

It gives me pleasure to acknowledge my indebtedness to the director of the Zoological Laboratory, Dr. E. L. MARK, for his kindly critericism and many helpful suggestions given me during the progress of my work.

Cambridge, Mass., Sept. 1, 1897.

Postscript. Since this paper was written COHN (in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat., 1899, p. 425—76), has published his studies on the nervous system of several Cestodes. He believes that all of the longitudinal nerves, together with their transverse connections in both scolex and proglottides, constitute the central nervous system. The branches from these to the various organs and to the surface of the animal he regards as the peripheral system.

From the conditions that I have found in *Moniezia* I believe this division to be justifiable, and that there is a true central nervous system in Cestodes. I do not, however, agree with COHN's view that the "main commissure" is a mere connective. I find in *Moniezia* that there is a well developed pair of central ganglia in the scolex. These ganglia possess ganglionic cells which send nerve fibres to other parts of the nervous system of the scolex, and posteriorly to the proglottides.

Since this paper was written I have studied further the nervous system of Cestodes, using with some success methylen-blue and GOLGI impregnations. I find a distinct central system in the scolex, which I think may function as a central coördinating center — a brain. The rest of the central nervous system is comparable to a longitudinal nerve chain. The conclusions reached in this paper as to the paths taken by the fibres in the cephalic ganglion were substantiated by my more recent methylen-blue and GOLGI preparations.

Unfortunately all my drawings and preparations were lost in a fire which occurred in March 1898, and I have not since been able to return to the subject.

Cambridge, Mass., U.S.A., Dec. 14, 1899.

Literature.

Alt, K., 1892, Ueber Congofärbung (München. med. Wochenschr. 1892, No. 4), in: Z. wiss. Mikrosk., V. 9, p. 81.

Blochmann, F., 1895, Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., V. 15, p. 14—25.

Cohn, L., 1897, Zur Kenntniss der Nerven in den Proglottiden einiger Tänien, in: Zool. Anz., V. 20, No. 521, p. 4—6.

Hodge, C. F., 1892, A microscopical study of changes due to functional activity in nerve cells, in: J. Morphol., V. 7, No. 2, p. 95—168, tab. 7, 8.

Köhler, E., 1894, Der Klappenapparat in den Excretionsgefässen der Tänien, in: Z. wiss. Zool., V. 57, p. 385—401, tab. 17—18.

Lang, A., 1881, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. III. Das Nervensystem der Cestoden im Allgemeinen und dasjenige der Tetrarhynchen im Besondern, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 2, p. 372—400, tab. 15—16.

Lönnberg, E., 1892, Einige Experimente, Cestoden künstlich lebend zu erhalten, in: Ctrbl. Bakt., V. 11, p. 89—92.

Lühe, M., 1896, Das Nervensystem von Ligula in seinen Beziehungen zur Anordnung der Musculatur, in: Zool. Anz., V. 19, p. 383—384.

Niemiec, J., 1885, Recherches sur le système nerveux des Ténias, in: Rec. Zool. Suisse, V. 2, p. 589—648, tab. 18—21.

Nissl, F., 1886, Vorläufige Mittheilung über das Congoroth, in: München. med. Wochenschr., 1886, No. 30, p. 528.

Rehm, 1892, Einige neue Färbungsmethoden zur Untersuchung des centralen Nervensystems, in: München. med. Wochenschr., 1892, No. 13.

Strong, O. S., 1895, Notes on neurological methods and exhibition of photomicrographs, in: Anat. Anz., V. 10, p. 494.

Tower, W. L., 1896, On the nervous system of Cestodes, in: Zool. Anz., V. 19, p. 323—327.

Vom Rath, O., 1894, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa, in: Z. wiss. Zool., V. 57, p. 97—140, tab. 7.

— 1895, Zur Conservirungstechnik, in: Anat. Anz., V. 11, p. 280—288.

Zernecke, E., 1895, Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat. p. 92—161, tab. 8—15.

Explanation of Plates.

Plate 21—26.

Abbreviations.

a anterior
act acetabulum
cl. gn ganglionic cell
cl. vin binding cell
co body of cephalic ganglion
coms commissure of cephalic ganglion
coms. d dorsal commissure of proglottis
coms. d' dorsal cephalic commissure
coms. v ventral commissure of proglottis
coms. v' ventral cephalic commissure
con't. cep. dx right connective between the cephalic and the anterior ganglia
con't. d-v dorso-ventral connective
conu. a anterior horn of cephalic ganglion
conu. ex external horn of cephalic ganglion
cta cuticula
d dorsal
gn. a. dx-d anterior dextro-dorsal ganglion
gn. a. s-v anterior sinistro-ventral ganglion
gn. dx right cephalic ganglion
gn. dx-d dextro-dorsal ganglion
gn. dx-v dextro-ventral ganglion
gn. l. a anterior lateral ganglion
gn. l. p posterior lateral ganglion
gn. s left cephalic ganglion
gn. s-d sinistro-dorsal ganglion
gn. s-v sinistro-ventral ganglion
n. a anterior nerve ring
n. gen. ex external genital nerve
n. gen. i internal genital nerve
n. l lateral nerve
n. lg. dx-d dextro-dorsal longitudinal nerve
n. lg. dx-v dextro-ventral longitudinal nerve
n. lg. s-d sinistro-dorsal longitudinal nerve
n. lg. s-v sinistro-ventral longitudinal nerve
n. marg marginal nerve
p posterior
ut uterus
v ventral
va. dx right arm of the anterior loop of excretory tube in scolex
va. dx-d dextro-dorsal longitudinal excretory tube
va. dx-v dextro-ventral longitudinal excretory tube
va. lg longitudinal excretory tube
va. s-d sinistro-dorsal longitudinal excretory tube
va. s-v sinistro-ventral longitudinal excretory tube.
va. t transverse excretory tube

Plate 21.

Figs. 1, 2, 4 and 5 are diagrammatic.

Fig. 1. Reconstruction of the nervous system in the scolex of *Moniezia expansa.*

Fig. 2. Transverse section of the scolex at the region $\beta\beta'$ (Fig. 1), showing the position of the nerve structures.

Fig. 3. Frontal section through the posterior lateral ganglion. From a Vom Rath preparation. × 500.

Fig. 4. Transverse section of the scolex at the region $\alpha\alpha'$ (Fig. 1), showing the position of the nerve structures etc. (*n. l. dx-d* should be *n. lg. dx-d*).

Fig. 5. Transverse section of the scolex at the region $\gamma\gamma'$ (Fig. 1), showing the position of the nerve structures, etc. at that level.

Plate 22.

Fig. 6. Diagrammatic reconstruction of the nervous system in four proglottides.

Fig. 7. Transverse section of a proglottis through the posterior lateral ganglion (diagrammatic).

Fig. 8. Diagrammatic representation of the paths taken by the nerve fibres that enter and leave the cephalic ganglia (see p. 371).

Fig. 9. Parasagittal section through the longitudinal nerve in a region between the posterior and anterior lateral ganglia, showing "binding" cells and ganglionic cells lying along the nerve. From a Vom Rath preparation. × 500. (*vt* by mistake for *ut.*)

Fig. 10. Parasagittal section of the marginal nerve, showing nerve fibres passing off from it. Vom Rath preparation. × 1100.

Fig. 11. Section (transverse to the chief axis of the scolex), through the dorsal cephalic commissure, showing bipolar ganglionic cells.

Plate 23.

Fig. 12. Portion of a diagrammatic transverse section of a proglottis through the anterior lateral ganglion and the genital nerves, showing the distribution of the nerve fibres from the marginal nerve, and from the sinistro-dorsal and the sinistro-ventral longitudinal nerves.

Fig. 13. Parasagittal section (diagrammatic), of a proglottis through the sinistro-dorsal and the sinistro-ventral longitudinal nerves, showing distribution of the nerve fibres.

Fig. 14. Portion of a frontal section of a proglottis through a branch of the dextro-dorsal longitudinal nerve. Vom Rath's preparation. × 1000.

Plate 24.

Fig. 15. A frontal section of the lateral nerve showing ganglionic and binding cells. Vom Rath. × 700.

Fig. 16. Portion of a transverse section of a posterior lateral ganglion, showing protecting ("binding") cells upon the surface of the

ganglion and two ganglionic cells that send nerve fibres (in another plane) into the ganglion. VOM RATH preparation. × 1500.

Fig. 17. A bipolar ganglionic cell from the posterior lateral ganglion. VOM RATH. × 1450.

Fig. 18. A multipolar ganglionic cell from the cephalic ganglion. VOM RATH. × 1500.

Fig. 19. A bipolar ganglionic cell from the cephalic ganglion. VOM RATH. × 1450.

Fig. 20. A bipolar ganglionic cell from the posterior lateral ganglion. VOM RATH. × 1450.

Figs. 21 and 22. Unipolar ganglionic cells from the anterior ganglia. VOM RATH. × 1450.

Figs. 23 and 24. Bipolar ganglionic cells from the anterior ganglia. VOM RATH. × 1450.

Fig. 25. A neuron from the lateral nerve in the neck region. VOM RATH. × 1500.

Fig. 26. A unipolar ganglionic cell from the anterior dorso-dextral ganglion. VOM RATH. × 1450.

Fig. 27. Frontal section of the anterior lateral ganglion and genital nerves. VOM RATH. × 700.

Plate 25.

Fig. 28. Transverse section through the posterior lateral ganglion. VOM RATH. × 800.

Fig. 29. Protecting cell as seen on lateral nerve. VOM RATH. × 800.

Fig. 30. Dorso-ventral longitudinal section through lateral nerve showing protecting and ganglionic cells. VOM RATH. × 1000.

Plate 26.

Fig. 31. Transverse section of the posterior lateral ganglion. VOM RATH. × 800.

Fig. 32. Frontal section of the posterior lateral ganglion in the "neck" region. VOM RATH. × 900.

Fig. 33. Frontal section through the anterior lateral ganglion. VOM RATH. × 800.

On Nucleolar Structures of the hypodermal Cells of the Larva of Carpocapsa.

By

Thomas H. Montgomery jr., Philadelphia.

With Plate 27.

As has been shown by the author [1]) three main kinds of so-called "nucleolar" structures may be distinguished: the true nucleoli (plasmosomes) which do not react chemically like the chromatin; karyosomes, which are merely thickened nodal points of the chromatin reticulum in the resting nucleus; and bodies termed by me "chromatin nucleoli", which show the staining reactions of chromatin, but which are not integral parts of the chromatin reticulum. The chromatin nucleolus of the spermatocyte of the first order of the Hemipteron *Pentatoma* (*Euchistus*) was shown by me to be a metamorphosed chromosome [2]).

The present contribution concerns the mode of formation of chromatin nucleoli in resting hypodermal nuclei of *Carpocapsa pomonella* Linn., a Lepidopterous insect. A large larva of this species fixed in Carnoy's fluid (glacial acetic, 1 part, absolute alcohol, 6 parts, chloroform, 3 parts) was the basis of the study. A strongly penetrative fixative is necessary, on account of the thick hypodermal cuticle.

---

1) Comparative cytological studies with especial reference to the morphology of the nucleolus, in: Journ. Morphol., V. 15, 1899. Observations on various nucleolar structures of the cell, in: Biol. Lectures for 1898, Woods Holl Laboratory.

2) The spermatogenesis in Pentatoma up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat., 1898.

1. The undifferentiated hypodermal Cells.

Under this heading are included all hypodermal elements not included under the other captions; in all respects these cells appear the most primitive.

These cells constitute a single-layered, rather flattened epithelium (Fig. 6) in which cell boundaries could not be determined; this epithelium bears a continuous chitinous cuticle of greater thickness than the epithelium, the surface of the cuticle having short spines.

The nuclei (Figs. 1, 6) appear round on surface view, oval on lateral view, and have delicate membranes. To each of them usually one, sometimes two or three, true nucleoli are present; these are not vacuolated, show the usual staining reactions, and have a more or less central position. There is no chromatin nucleolus. The chromatin appears in the form of small, irregular granules, occasionally in a reticular arrangement; it stains less densely than that of any other cells of the body.

2. The hypodermal Cells of the Extremities.

The cells of that portion of the hypodermis which covers the extremities (feet) are morphologically modified, this modification undoubtedly standing in close physiological correlation with the production of the large curved, cuticular hooks of the ventral (distal) surface of the feet. At the proximal margin of a foot, these cells are least modified, and most modified at the distal edge. From proximal to distal margin a perfectly graduated series of transitional stages is found. To study this series of changes, that is, the complete line of development, one need only study a cross section of the body in a plane where a pair of extremities lie, and compare the cells in consecutive order.

The hypodermal cells of the body wall, at the point where the latter connects with a foot, are undifferentiated and like those just described. The cells at the proximal edge of a foot, however, show the gradual appearance and growth of a chromatin nucleolus, at first no larger than the other chromatin granules, but recognizable by its deep staining intensity with haematoxylin and methyl green. The nuclei are somewhat larger than those of the undifferentiated hypodermal cells, and their true nucleoli frequently number two or three. In most cases the chromatin nucleolus, when it may first be distinguished, appears in contact with one of these true nucleoli, though

sometimes it does not appear to be so connected but lies close to the nuclear membrane. In this, as in all later stages, there is only one chromatin nucleolus to a nucleus. In nuclei of a little more advanced stage (Fig. 3) the chromatin nucleolus is larger, and frequently in the form of a hollow sphere with an enclosed eosinophilous globule; it is still attached to a true nucleolus. Finally, the largest and most modified nuclei (Figs. 4, 5), those namely on the distal margin of a foot, are of an elongate or oval form (their long axes perpendicular to the surface of the hypodermis), and often of an irregular amoeboid form; in them the chromatin nucleolus is correspondingly larger, in most cases spherical, either solid or containing small vacuoles, and still opposed to a true nucleolus. For later stages we should have to examine larger larvae as well as imagines.

The important phenomena in this development are the gradual appearance of a chromatin nucleolus, which at first seems to resemble any chromatin granule, except in regard to its staining intensity, and its opposition to a true nucleolus. This would point to this chromatin nucleolus being a metamorphosed chromatin granule, one which would seem (to judge by its staining reactions) to contain a greater percentage of pure nucleic acid than do the others. Since at the time when it first appears, i. e. is first recognizable, it is usually situated at some distance from the nuclear membrane, we have a reason for concluding that it is not extranuclear in origin. There is evidence that the true nucleolus undergoes divisions at this period, as shown by the elongate form occasionally seen and the numerical increase of nucleoli; on this account it might be supposed that the chromatin nucleolus is a chemically changed part or whole of a true nucleolus. But it would seem more probable that the chromatin nucleolus is a metamorphosed chromatin granule which increases in size by the absorption of the substance of the true nucleolus to which it is attached. For at the beginning it shows the pure chromatin stain; while the eosinophilous globules which subsequently appear in it could be regarded as portions of true nucleolar substance taken into, but not yet chemically changed by, the chromatin nucleolus. This view seems to best explain its increase in size and concomitant attachment to the true nucleolus; at no stage does it either surround or yet lie within the true nucleolus, so that there is no ground for concluding that it might be formed by the true nucleolus becoming changed chemically from the periphery to the centre, or from the centre to the periphery.

It might be objected that in the largest nuclei, where the chromatin nucleolus is largest, the true nucleolus attached to it has frequently still as great a size as in the smaller nuclei, i. e. that there appears to take place no gradual diminution in the mass of the attached true nucleolus. But this objection does not hold good, for as the nucleus increases in size not only does the chromatin nucleolus and the chromatin increase in size and amount, but there is also an increase in the amount of the true nucleolar substance: for each of the largest nuclei frequently contains as many as three or four true nucleoli, each of them fully as large or larger than a nucleolus of an undifferentiated hypodermal cell. Accordingly, while the chromatin nucleolus may be continually absorbing substance from a true nucleolus, the latter may yet remain constant in size by the addition to it of nucleolar substance from without.

There are still points of great interest in regard to the significance of the chromatin nucleolus, which remain to be determined. Why is there always a single chromatin granule which undergoes such metamorphosis? By what is it represented in the undifferentiated hypodermal cell? Two possibilities suggest themselves: either there is in each nucleus a particular true nucleolus which has the power of producing peculiar changes in the chromatin granule with which it happens to come in closest contact. Or, and perhaps more probably, there may be in each nucleus a specialized chromatin granule destined to undergo this metamorphosis; and if this represented the whole or the part of a metamorphosed chromosome, the chromatin nucleolus here might be comparable to that of insect spermatocytes. In insect spermatocytes, the chromatin nucleolus and the true nucleolus may be either separated (*Euchistus*, *Anasa*) or they may be in contact (*Harpalus, Phymata*).

3. Hypodermal spine-producing Cells.

At various points on the surface of the body, particularly laterally, are found long cuticular spines sunk into the surface of the cuticle (Fig. 7 *Sp*). Beneath each such spine the hypodermis is modified so that in the place of the undifferentiated epithelium, or below it, is found an enlarged cell syncytium, which projects slightly into the body cavity (Figs. 6, 7). In this cytoplasmic mass are a few nuclei of different sizes, but each of them considerably larger than those of the contiguous hypodermis. These cells are evidently the producers of large spines. Their cytoplasm stains less intensely, but more uni-

formly, than that of the ordinary hypodermal cells, appearing finely granular. Each nucleus is large, rich in deeply staining chromatin; the largest nuclei are excessively amoeboid (Fig. 6), with the amoeboid processes projecting toward the cuticular spine.

In each of these nuclei is a single, large, spherical chromatin nucleolus, often vacuolated, which stains like the chromatin but more densely. It is probable that it has had a similar mode of formation to that found in the nuclei of the feet; but this point could not be determined, since no transitional stage could be found between the spine-producing cells and the undifferentiated hypodermal cells.

4. Giant free Cells of the Body Cavity.

In the haemolymph are found enormous free cells, by far the largest of the whole body (Fig. 11 *C*). They show no structural resemblance to the minute blood cells, but a marked similarity to the largest of the hypodermal spine-producing cells. They resemble the latter particularly in regard to the nucleus (Fig. 10; compare with Fig. 6), which is large, very amoeboid, the chromatin of deep staining intensity, and with a large chromatin nucleolus. A number of small, true nucleoli are also present. The nuclear membrane is of excessive tenuity around the amoeboid processes; and the latter are either blunt and lobose, or in the form of thin sheets. The cell body is not amoeboid, more or less rounded in outline, and possesses a cell membrane but no cuticular differentiations; it is proportionately much larger than that of the spine-producing cells. The cytoplasm appears finely granular throughout.

At first I concluded that these free cells were derivatives of the spine-producing cells; that is, cells which after producing the cuticular spines of the hypodermis had become loosened from the hypodermis, displaced into the body cavity, and there had increased in size. This view was based mainly on the similarity of the nuclear structure of the two. But Prof. William M. Wheeler, with whom I discussed the subject, considered this assumption probably erroneous: he considered them to be oinocytes[1]), that is, large blood cells of hypodermal origin arising segmentally in the vicinity of the tracheal stigmata, such as he had found and described for the main groups of pterygote Insects[2]).

---

1) Compare Wielowiejski, Ueber das Blutgewebe der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 43, 1886, p. 512.

2) Wheeler, Concerning the "blood-tissue" of the Insecta, in: Psyche, 1892; here a complete literature review.

5. Cells of the Proctodaeum and Stomodaeum.

The epithelium of these two portions of the intestine is known from embryological evidence to be an invaginated portion of the hypodermis, and this is corroborated by the histological evidence. In the mouth and anal regions the undifferentiated hypodermal cells pass by gradual transition into the modified cells of the larval oesophagus and rectum. In each of these large modified cells (Fig. 9) we find a proportionately large nucleus, with deeply staining chromatin, and with a large chromatin nucleolus (Fig. 8 *n. 2*). The genesis of the latter is the same as that already described for the cells of the feet.

The form of the cells is illustrated in Fig. 8. A cuticle (*Cut*) is present on only one surface of the cell (that toward the intestine); it is of great diameter and transversed by numerous fine, radial pores, which appear to extend for some distance into the cell body. The cuticular structure would show the cell to be essentially assimilative in function.

These brief observations were made in the spring of 1898, but I have deferred sending them to press until now, with the hope of making a more extended study. Work on other lines, however, has prevented me from giving the necessary time, and hence these few facts are given with the view of calling attention again to the chromatin nucleolus.

University of Pennsylvania,
Philadelphia, U. S. A., 24. July 1899.

Explanation of Plate.

Plate 27.

All the figures have been drawn from sections with the aid of the camera lucida. In Figs. 1—4, 6 and 10 the EHRLICH's haematoxylin-eosin stain is reproduced, and in Fig. 5 the stain of EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN. The following abbreviations have been employed:

C giant cells of the body cavity
Chr chromatin
C.Mb cell membrane
Cut cuticle
Cy.Pl cytoplasm
G gonad
Gl gland duct
Hyp hypodermis
Int epithelium of mid-gut
M longitudinal muscle
M.T Malpighian tubule
N nucleus
n true nucleolus
n.2 chromatin nucleolus
N.C ventral nerve chord
Sp cuticular spine.

Fig. 1. Nucleus of the undifferentiated type of hypodermal cell (homog. immers. $^1/_{12}$, oc. 4, tube length 200 mm).

Fig. 2. Nuclei of the hypodermis, from the proximal end of an extremity. The hypodermis is tangentially sectioned, the lines marked *x* denoting its boundaries (as in Fig. 1).

Fig. 3. Idem, from a section nearer the distal end of an extremity (as in Fig. 1).

Fig. 4. Idem, from a section at the distal end of an extremity (as in Fig. 1).

Fig. 5. A single hypodermal nucleus from the distal end of an extremity (as in Fig. 1).

Fig. 6. Transverse section through the hypodermis on the side of the body, at a point where a group of spine-producing cells is attached to the hypodermis; the cuticle of the latter is not drawn. Of the spine-producing cells the nucleus and cytoplasm of only one are drawn in detail, nuclei of other two cells being merely outlined (homog. immers. $^1/_{12}$, oc. 4).

Fig. 7. Transverse section through the hypodermis on the side of the body, showing a group of large cells and the proximal portion of the spine produced by them (obj. C, oc. 4).

Fig. 8. Section through a cell of the proctodaeum (homog. immers. $^1/_{12}$, oc. 4).

Fig. 9. Transverse section of the proctodaeum in the anal region (obj. C, oc. 4).

Fig. 10. Section of a nucleus of a large free cell of the body cavity, its greatest diameter not shown (homog. immers. $^1/_{12}$, oc. 4).

Fig. 11. The left half of a cross section of the body of the larva of *Carpocapsa*, near the middle of the body (obj. A, oc. 2).

Developmental History of Primary Segments of the Vertebrate Head[1]).

By

Charles Hill.

With plates 28—30 and 4 figures in tetxt.

Table of Contents.

I. Introductory.
  1. Review of Literature.
    a) The Mesomeres of the Cephalic Region.
    b) Segments of the Encephalon.
  2. Manipulation of Material.
    a) Living Embryos.
    b) Dissected Specimens.
    c) Sections.
II. Descriptive.
  A. Encephalic Segments of Teleosts.
    a) Neural Segments of Salmo observed in Living and Dissected Embryos.
    b) Neural Segments of Salmo observed in Divided Embryos.
  B. Encephalic Segments of the Chick.
    a) Embryos with open Neural Grooves, 1—6 Somites, Ages 21—25 hours.
    b) Embryos with 6—7 Somites, Ages 25—26 hours.
    c) Embryos with 7—20 Somites, Ages 27—40 hours.
    d) Embryos 40—100 hours old.
  C. Study of Sections. Chick and Trout.
    a) Segmental Criteria.
    a) Histology.
    c) Nerve Relation.

---

1) Contribution from the Zoological Laboratory of Northwestern University under the direction of Wm. A. Locy.

III. General Considerations.
Identification of Neural Segments.
Neural Segments in Teleosts, Historical and Critical.
Neural Segments in the Chick, Historical and Critical.
Value of various segmental Criteria.
a) Mesomeres.
b) Branchiomeres.
c) Neural Segments.
Summary.
Bibliography.
Plates.

I. Introductory.

1. Review of Literature.

That the Vertebrate head is composed of segments similar to those that constitute the trunk, has gradually become a fixed point in philosophical morphology. Although there is no dissent upon the question of the segmental nature of the Vertebrate head, the question of what constitutes the criteria of the segments, of what is their number and their anterior limit, is still under controversy. There has been a gradual change of front and the evidence has been shifted from sutural joints (Oken, 1807; Goethe, 1820; Owen, 1832), to cranial nerves (Huxley, 1859), to branchial clefts and cranial nerves (Gegenbaur, 1878), head cavities (Balfour, 1878; Van Wijhe, 1882, and others), and finally to segments of the neural tube (Béraneck, 1884; Orr, 1887; McClure, 1860; Waters, 1892; Locy, 1895).

The literature in all these lines has been reviewed somewhat extensively and it seems necessary for the purpose of this paper to give only a brief review of the more important results attained by study of a) the Mesoderm of the Cephalic Region, and b) the Segments of the Encephalon.

a) The Mesomeres of the Cephalic Region.

Balfour pointed out in 1878 that the mesoblastic somites are present in the head in a modified form. To them he gave the name of head cavities and suggested that they are homologous with the mesoblastic somites of the trunk. The subject was further advanced by Marshall, '78 and '81, and by Van Wijhe, '82, whose paper has been accepted as the standard reference for cephalic segments in the Elasmobranchs. He described nine cephalic mesomeres in *Scyllium* and *Pristiurus*. These observations inaugurated a new era in the investigation of the problem of head segmentation, based upon the study of Selachian embryos.

The post-otic segments of VAN WIJHE have been verified by many observers who agree further that these segments are serially homologous with the myotomes of the trunk. The pre-otic region, however, constitutes a disputed territory. RABL, '92, finds but three segments in this region, while DOHRN, '90, has observed from twelve to fifteen. The following brief review will show that there is also lack of harmony regarding the morphological value of these segments.

AHLBORN, '84, verifies the work of VAN WIJHE with one exception — he makes one mesomere out of VAN WIJHE's segments 3 and 4. He reaches the important conclusion that branchiomeres are independent of mesomeres, and that the cephalic mesoderm presents a typical metamerism "which developmentally is in perfect harmony with the primary trunk somites".

GEGENBAUR, '87, considers VAN WIJHE's head somites very dissimilar structures. The 7th, 8th and 9th, he classifies as cænogenetic, those cephalad to these he designates as palingenetic. He believes there was originally complete concordance between branchiomerism and mesomerism, but that subsequently, by a disappearance of some branchial arches, trunk segments are projected forward. He discredits the segmental value of VAN WIJHE's first mesomere and is of the opinion that the present number of cephalic segments gives no trustworthy indication of the ancestral history.

According to KASTSCHENKO, '88, the anterior trunk somite in Selachian embryos is the first ontogenetic mesomere. To this, new segments are added both caudad and cephalad, the latter growing more and more indistinct towards the cephalic end where they finally disappear in the vicinity of the first gill clefts. Between the first and third gill clefts the evidence of metamerism is so indistinct that the author is unable to determine the number of segments in this region. He confirms the observation of AHLBORN regarding the independence of branchiomeres. He is also inclined to discredit the morphological value of these "head cavities" as segmental organs and says (in: Anat. Anz., V. 3, p. 761): "Although I do not agree with VAN WIJHE as to the morphological interpretation of the head cavities, yet their ultimate fate, as described by this author, I completely confirm" (Author's translation).

The following year RABL, '89, expresses the view that the 5th to 9th somites of VAN WIJHE represent true metameres but believes the segments cephalad to these are structures *sui generis* to which must be assigned a different morphological value. In '92 the same opinion is again expressed.

In the pre-otic region of *Torpedo marmorata*, 3 mm long, DOHRN, '90, finds 13 to 15 segments, which, taken with the four post-otic segments, that he considers homologous with VAN WIJHE's 6—9 somites, makes a total of 18 to 19 cephalic mesomeres. KILLIAN, '91, confirms this with one correction finding 17 to 18 segments. Miss PLATT, '91, adds an anterior cavity in *Acanthias vulgaris* to VAN WIJHE's nine mesomeres. She also finds one cephalic segment caudad and reports one between VAN WIJHE's 3rd and 4th segments making a total of 12 cephalic mesomeres. HOFFMANN, '94, reports ten in *Acanthias* adding one caudad to the 9th observed by VAN WIJHE.

VAN WIJHE, DOHRN, KILLIAN, Miss PLATT and HOFFMANN, regard these cephalic segments as serially homologous with the somites of the trunk proper.

SEDGWICK, '92, records a variable number of cephalic mesomeres and doubts their segmental value. In support of this view he offers the following argument (in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 33, p. 576): "But even if DOHRN is right in his enumeration of the anterior somites, it is clear that *Torpedo* differs from *Scyllium*, *Raja* and *Pristiurus*, whether my account or VAN WIJHE's be taken as correct. For in *Torpedo* there are four somites where in the other genera there is most unquestionably one, e. g. the somite of WIJHE. It would appear, then, that if the number of primitive cranial somites in any given region of the head does really differ in closely allied genera in the manner indicated by the divergent observations of VAN WIJHE, DOHRN, KILLIAN and myself, the supposed indications of segmentation which are found in the adult and are constant throughout the Vertebrata can have very little value as real tests of primitive metameric segmentation. We may, I think, even go further and say that the adult arrangement of nerves and branchial arches, etc., characteristic of the Vertebrate head, must have arisen subsequently to the disappearance of primitive segmentation."

KUPFFER, '92, who has given much study to the head cavities in *Acipenser* and *Ammocœtes* writes as follows (in: Ergebn. Anat. Entw., V. 2, p. 522): "I assume that these head-cavities represent rudimentary gill pockets which upon the disappearance of the old mouth or Palæostoma, lost their function. On the contrary their origin as direct diverticles of the fore-gut clearly indicates that they are visceral clefts."

It is a significant fact that HATSCHEK, '92 (according to KUPFFER, '92), has found seven pair of entodermic evaginations in the cephalic region of Amphioxus, which in later stages become constricted from

the foregut and occupy a position ventrad to the segmented mesoderm. As to the ontogenesis of these pockets that HATSCHEK regards as rudimentary, he says (in: Verh. anat. Ges., 1892, p. 144): "Symmetrical in their origin they become in later development unsymmetrical, the right one is extended and the epithelial cells of the wall become quite flat and enclose a large triangular space, ventral to the chorda, in the anterior end of the body. The left sac has a thick wall, develops cilia and takes a diagonal position under the chorda, and finally forms a little opening on the left side after dividing into two divisions. The division on the left side which has the external opening is wider and ciliated, the one to the right forms a blind pocket and is narrower. The external opening which enlarges is ventral and to the left of the chorda" (Author's translation).

SEWERTZOFF[1]), '95, is unable to find pro-otic segments in embryos of *Acipenser* and *Siredon*. After a careful review of the literature he concludes that "between the auditory vesicle and the anterior dorsal arch of the occipital region three somites are found in the shark (the 5th, 6th and 7th somite); but only two in Amphibia and Birds. In Amphibians (Anura) and Birds, one more mesodermic segment is found in the pro-otic region. In this manner the conclusion to which we come is as follows: there was a time when the cephalon was segmented in the ancestors of the present vertebrates. . . . The somites that lie in front of the 2nd somite of the meta-otic region of the Urodeles [which corresponds to the 7th head somite of the shark (VAN WIJHE, HOFFMANN) and the 6th of the lamprey (HATSCHEK)], are segments common to all Craniota and consequently primitive head metameres. Gradually the following segments which originally belonged to the trunk were added to the component elements of the head; at first the occipital arch and the myotome which lies before it, the Urodeles have remained at this stage which is common to all Gnathostomata; in Anura another myotome is added to the head; finally we have in the case of Fishes, Sauropsida and Mammalia the most complete expression of this process, a whole series of trunk segments being added to the component elements of the head. In general the evolution in the back part of the head can be traced to the disappearance of metameres which took place from in front backwards and to the gradual transformation of the front segments of the trunk into the back part of the head" (Author's translation).

---

1) in: Bull. Soc. imp. Nat. Moscou, No. 2, p. 273.

In 1898 the same author reports 9 cephalic segments in *Pristiurus* and 10 in *Acanthias*. He thus confirms the observations of VAN WIJHE and HOFFMANN. In *Torpedo*, however, he finds 13 mesodermic segments. According to SEWERTZOFF one segment in *Acanthias* and four in *Torpedo* have been added to the cephalic region, caudad at the expense of the trunk proper. In this short communication the author refrains from a discussion as to the morphological value of the pre-otic segments.

The review of literature, with exception of the last author quoted, has dealt largely with cephalic metamerism of Selachians. In other Vertebrates, the mesodermic head cavities appear indistinct, and but few observations are recorded upon them. SCOTT and OSBORN, '79, were probably the first to observe series of cœlomic cavities in the head of Amphibian embryos. Miss PLATT, '94, finds in *Necturus* 4 pre-otic and 5 meta-otic segments which she considers homologous with the nine conventional segments described by VAN WIJHE. HOUSSAY, '90, has observed 11 in the Axolotl, while OPPEL, '90, in *Anguis* embryos describes VAN WIJHE's 1st to 3rd and 6th to 9th segments. Lastly, GORONOWITSCH, '92, finds one pre-otic and two post-otic segments in embryos of the chick. They are very transient and are present in embryos with 6 to 9 somites.

The review of literature dealing with the cephalic mesomeres makes two points clear:

1) Observers disagree as to the number of pre-otic segments.

2) They disagree as to their morphological value.

The discrepancies in observation and disagreement in interpretation of head cavities is more extensive than is usually recognized. The natural presumption is in favor of making the mesomeres of the head carry the marks of primitive segmentation — as they do in the trunk, but it is worth while to keep in mind SEDGWICK's suggestion that evidences of primitive segmentation will appear early in developmental history and that the metameric arrangement of head cavities as well as nerves and branchial arches may have arisen "subsequently to the disappearance of primitive segmentation".

b) Segments of the Encephalon.

A revival of interest in the problem of head segmentation came with the relatively recent discovery that the entire neural tube of young Vertebrate embryos is divided by transverse constrictions into similar segments. The case presented by those segments has been

especially strengthened by showing (Locy, '93) that they antedate the mesomeres even of the trunk region. On the whole there is better agreement among the observers as to the number and character of these segments than there is as to the mesoblastic divisions of the head. The chief differences lie in reference to the fore- and mid-brain regions.

Early observations of folds in the hind-brain are recorded by von Baer, '28, who saw them in the chick during the third day of incubation; by Bischoff who found them in the dog; by Remak, '50, who suggested a possible nerve relation, and by Dursy, '69, who counted 6 folds in the hind-brain of the embryonic cow. Dohrn, '75, contrasted this segmentation in the medulla of bony fishes with the metamerism of insects, thus suggesting a segmental value. Mihalkovics, '77, and Balfour, '81, were inclined, however, to give a mechanical interpretation to them.

Although Remak in 1850 had suggested that the segments of the medulla possibly bore a definite relation to the cranial nerves of that region, this relationship was not determined or placed on a substantial basis till Béraneck in 1884 showed that, in embryos of *Lacerta agilis*, from 3 to 7 mm in length, the connection of cranial nerves with definite segments of the medulla was both constant and regular. Béraneck thus contributed the first real factor in establishing their segmental relations. In 1887 he reached similar conclusions from observations on embryos of the chick.

Kupffer's observations are extensive and cover a period of several years. In 1884 he describes five segments in the medulla and three in the mid-brain of trout embryos, 18 to 20 days old, assigning to them a segmental value. He also finds 5 segments in the medulla of Mammalia. In the following year '85, he observed in young embryos of *Salamandra atra* with a wide open neural groove eight cephalic segments. Each segment is bounded anteriorly and posteriorly by transverse folds that occupy the median part of the cephalic plate but does not effect the margins of the neural groove. In 1893 in his "Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten" he reprints these conclusions.

Orr, '87, describes in detail 6 segments in the hind-brain of *Anolis* and traces very definitely their connection with the cranial nerves of this region. He discusses the histological condition of these segments ("neuromeres") and gives five criteria by which a typical segment may be identified. (A discussion of these criteria ap-

pears below.) He finds no neuromeres in the encephalon cephalad to the mid-brain but assumes that in ancestral forms there was a segmental condition of this region.

HOFFMANN, '88, reports 7 segments present in the hind-brain of *Lacerta* and *Tropidonotus*, adding one cephalic segment caudad to the 6 neuromeres that ORR described in *Anolis*. The author differs somewhat from ORR as regards the relationship of the cranial nerves to these segments.

Miss PLATT, '89, divides the encephalon of the embryonic chick into 7 primary segments. Five of these are in the medulla, the cerebellum constitutes one and the primary fore-brain and mid-brain one. From her descriptions, it appears that the "neuromeric segmentation" has been confused with the division of the front end of the neural tube into brain vesicles.

McCLURE, '90, demonstrates neuromeric segmentation throughout the neural tube and also verifies, in the chick and lizard, ORR's hind-brain neuromeres but finds only 5 segments in this region in *Amblystoma*. He finds 2 neuromeres in the fore-brain and assumes, from the examination of figures, the existence of 2 in the mid-brain.

WATERS, '92, decides that there are 3 neuromeres in the fore-brain of Teleosts; 2 in the mid-brain and 6 in the hind-brain, making a total of 11 in the entire encephalon. He confirms the observation of McCLURE regarding the presence of but 5 neuromeres in the hind-brain of *Amblystoma* but suggests that the reduction is probably due to a fusion of two segments.

FRORIEP, whose contributions like those of KUPFFER extend over a number of years, finds in embryos with the neural groove widely open, 5 segments in the cephalic plate of *Triton cristatus* and 4 in *Salamandra maculosa*. In 1891, he finds two segments in the diencephalon and 3 in the mesencephalon of the mole and assigns to them a metameric value. The next year he withdraws from this position and says: "the segmentation is merely passive mechanical results of rapid longitudinal growth in a limited space and has therefore no morphological significance." The early neural segments detected by KUPFFER in *Salamandra atra* he believes to be the result of underlying mesoderm-somites and concludes that "The jointing of the Vertebrate body is dependent upon the middle germ layer".

HERRICK, '92, finds 6 neuromeres in the medulla of Ophidian embryos and makes the very pertinent statement: "if neuromeres once

existed in the fore-brain they would only be visible at an early stage and would be obscured by altered conditions".

According to ZIMMERMANN, '91, there are 8 encephalomeres in Salamander embryos in front of the first protovertebra. The three cephalad encephalomeres are large and subsequently divide, the first into two and the second and third each into three, making a total of 13 cephalic segments. The author thinks the three large cephalad encephalomeres are originally compound and that for some reason the subdivision is retarded in this region.

Finally, LOCY, '95, traced the segments of the neural tube in sharks back to very early embryonic stages before the eyes evaginate or the somites of the body appear and claimed that they are identical with the neuromeres of ORR and MCCLURE. The results of my studies on chick embryos tend to confirm the very early appearance of the neural segments and to show that they are identical with the neuromeres so widely observed in later stages. LOCY finds 11 segments in front of the origin of the vagus nerve, 6 in the hind-brain, 2 in the mid-brain and 3 in the primary fore-brain. Later in the ontogeny 3 segments from the spinal cord are incorporated in the cephalic region, making a total of 14 cephalic segments. NEAL, '98, working upon the same material, finds the segments described by LOCY in the early embryonic stages but claims for them great irregularity, and, failing to find them in embryos with closing neural groove concludes that the early segments are mechanical formations and in no way related to the neural segments that are present later in the ontogeny. With VAN WIJHE he finds 9 cephalic mesomeres and also describes 7 encephalomeres, distributed as follows: the fore-brain one, the mid-brain one, and the hind-brain five.

Two important conclusions in reference to neuromeres appear from the above review:

1) There is substantial agreement among observers as to the 6 segments in the hind-brain, their nerve relation and metameric value. When more than 6 have been observed (HOFFMANN, '90, LOCY, '95) segments caudad to the true sixth have been counted.

2) There are but few observations on the encephalic segments that lie in front of the cerebellum.

The following observations on the primitive segments of Teleost and chick embryos were made during 1898 and 1899 in the Zoological Laboratory of Northwestern University. It is a pleasure to acknow-

ledge here my great indebtedness to Dr. LOCY, the Director, for constant suggestions and for his interest and assistance during the whole period of my work. The observations show the very early appearance of neural segments and their identity with the neuromeres of BÉRANECK, ORR, MCCLURE and others. They show clearly in the earliest stages the condition of the primary segments of fore- and mid-brains, and stages in their modification up to the time the segments become obliterated by the expansion of the brain wall of this region.

The experience gained by the author in tracing the history of the epiphysial vesicles in Teleosts (HILL, '91 and '94) afforded a valuable and really essential preliminary training for the work involved in this paper[1]).

2. Manipulation of Material.

As the work contemplated the study of these segments first in the living embryos, chick and Teleosts were selected. It should be remembered such a study presents many difficulties. The study of a single living embryo is necessarily limited in time. The material cannot be laid aside and the observation repeated at a later date. Neither as a rule is a comparative study of different ages possible. The transparent nature of the embryos often leads to confusion because segments of the two sides may appear indiscriminately mixed. This is especially true of side views when studied under the compound microscope. A good dissecting microscope gives in many ways better service, as it enables the operator to manipulate his material to greater advantage. This is especially true of preserved embryos when studied as opaque objects where delicate shadows serve to detect segments.

The following Teleosts[2]) were studied: *Salmo fontinalis* (MITCH.), *S. purpuratus* (PALLAS), *S. fario* (L.) and *Coregonus albus* (GER.). In order to repeat observations upon living material, cultures were reared differing in age from 6 to 10 days. The temperature of the lake water where these developed was 10 degrees colder than the

---

1) As early as 1890, observations were begun by the author, on neural segments of Teleosts, in the University of Michigan, at the suggestion of Prof. REIGHARD, but were discontinued in order to follow the history of the epiphysial outgrowths in the same group of animals.

2) I desire to express my thanks to the United States Board of Fish Commissioners for liberal supplies of Teleost material.

water of rivers where the eggs at hatcheries are reared. Growth therefore was retarded so that embryos 25 days old were approximately developed no farther than those 20 days old at the hatcheries. An allowance of 4 to 7 days must be made if the age of the embryos described is compared with the age of embryos that develop in hatcheries at the normal or higher temperature.

The gelatinous envelope of the *Salmo* egg was removed before the embryo was killed with the fixing reagent. The living embryos sketched were numbered and the observation repeated upon the preserved specimen. In dissecting preserved material it was soon discovered that the most desirable specimens to begin work upon were embryos with 35 to 40 somites where the neural segments of the medulla are very prominent. These segments were then traced through a close series of younger stages as well as in older forms. Furthermore, as the segments appear as a rule more distinctly on the inner aspect of the brain wall, it became desirable to expose this surface. This can be done by dissecting away one side of the brain wall or dividing the embryo into lateral halves. The latter form of manipulation gave very satisfactory results in *Salmo* material but with chick embryos this process was less satisfactory on account of the hollow nature of the neural canal.

Finally the embryos were sectioned in the ordinary way and the sections studied in the light of the knowledge gained from the study of the living and dissected specimens. Without this knowledge the study of sections would certainly lead to confusion if not error. The secondary divisions that frequently are present would eventually be confused with the primary ones.

The conventional way of studying cephalic metamerism has been almost exclusively by the process of sections. Locy, '95, diverged from this method by dissecting away the cephalic mesoderm in embryos of the shark, and thus exposed the entire encephalon with its segmental folds. I have used this method with gratifying results in embryos of both the chick and the trout. By sweeping the neural tube clean from all surrounding tissues, it is certainly true that with properly reflected light, neural folds can be detected in this manner that could not be observed in any other way.

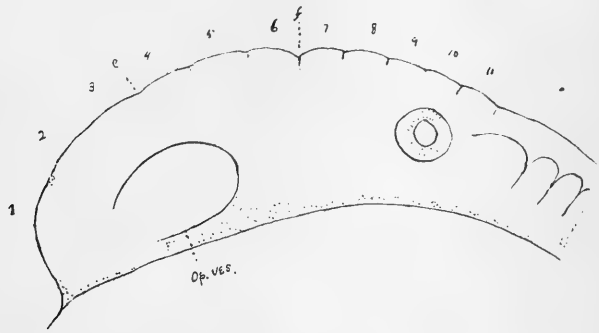
II. Descriptive.

A. Encephalic Segments of Teleosts.

a) Neural Segments of *Salmo* observed in Living and Dissected Embryos.

I have found 11 encephalic segments in *Salmo*, and have traced their history from embryos with 19 somites, 16 days old, up to embryos with 35 somites, 38 days old.

Fig. A.



Sketch A is a camera tracing of the anterior portion of a living embryo of *Salmo purpuratus*, 16[1]) days old. The optic vesicles are present as two solid, elliptical, cellular masses that are turned caudad and applied closely against the lateral walls of the encephalon (*op. ves*). The proliferation of the optic vesicles begins in embryos 2 days younger. Sections of embryos of this age reveal the presence of the lens, which is still attached to the epiblast. The central canal of the neural axis has not yet appeared. Along the dorsal crest of the cephalic region are 11 transverse grooves or constrictions that divide the encephalon into 11 segments or joints (*1—11*). The transverse groove (*f*), that lies midway between the optic and the auditory vesicles, is deeper than the other grooves and marks the posterior border of segment 6, which later forms the cerebellum. It is desirable to call particular attention to this groove, as in later stages it becomes very conspicuous and forms clearly the dividing line between the cerebellum and the medulla, enabling us thus to identify with

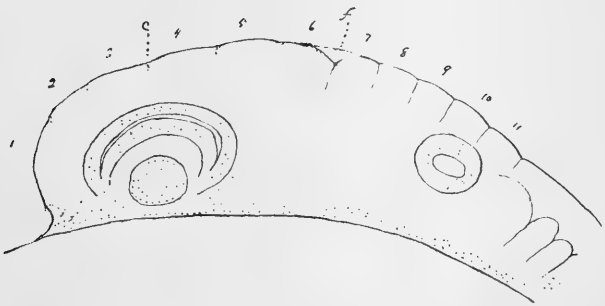
1) See observations on age in relation to temperature of the water p. 403.

certainty the anterior limit of the latter. Caudad to this depression there are 5 distinct segments that constitute the medulla (*7—11*).

The auditory vesicle lies opposite segment 10. Caudad to this vesicle and at a distance equal to two segments of the medulla, or approximately to the width of three myelomeres, is the first body somite. I was unable to observe, at this stage, any segmentation in the heavy mesoblastic pad that occupies the space between this somite and the auditory vesicle.

Cephalad to the deep groove (*f*), the neural axis is divided into 6 segments by the presence of five transverse dorsal grooves, that appear fainter but otherwise resemble the grooves that divide the medulla into segments. The one between segments 3 and 4 (*c*) is deeper than the other four, and as the posterior commissure later appears at this point, we may speak of this groove as the dividing line between the primary fore-brain and mid-brain. The former is therefore made up of 3 segments (*1—3*); the mid-brain and cerebellum likewise of 3 segments (*4—6*). As will appear later, segment 6 develops into the cerebellum and segments 4 and 5 therefore represent the mid-brain. In older embryonic stages these encephalic divisions become very distinct and can be traced with accuracy in both living and dissected as well as divided specimens.

Fig. B.



In a living embryo, 2 days older (sketch B), the head fold is a little deeper, and the optic vesicle, which now presents a cavity, is folded back upon itself to form the optic cup. The lens is completely constructed from the epiblast. The auditory vesicle lies a little farther caudad and partly covers segments 10 and 11. The 11 encephalic segments are present as described in sketch A, but the dividing grooves are deeper and can be traced a short distance down the sides

of the neural axis. The first indication of a true neural canal has appeared as a fine median cleft dividing the neural axis into lateral halves. Again the dorsal groove (*f*), that marks the posterior border of the cerebellum, is deeper than any of the other encephalic constrictions. A lateral neural expansion has taken place in this vicinity, which with the formation of the neural canal, leaves a thin transparent roof covering this depression.

The 6 segments in front of the constriction (*f*) have become more distinct. The dorsal depression (*c*), which separates the primary fore-brain from the mid-brain, can be identified by its position which, as in sketch A is dorsal to the middle of the lateral eyes, and also by the fact that it is deeper than the other segmental constrictions of this region. The segments otherwise are both uniform and constant and resemble those of the medulla, except in degree of distinctness.

Thus far these segmental grooves have been described as though they were confined exclusively to the dorsal region of the encephalon. In living embryos, 16, 17 and 18 days old, I have been able to observe them only in this region. In older embryos, however, both in living and dissected specimens, these grooves can be traced ventrally around the encephalon. The many difficulties involved in dissecting them in the early stages render it possible that in embryos 16—18 days old they encircle the encephalon just as they do in older forms, but partly on account of their delicacy because the cephalic mesoderm is more dense towards the ventral region of the encephalon, I have only been able to observe them along the dorsal zone. For like reasons I deem it very probable that these segments are present in even younger embryos than 16 days old.

In hardened embryos, 19 days and older, the brain walls have been laid bare by complete removal of the cephalic mesoderm and the brain thus exposed has been studied by reflected light. Fig. 1, Plate 28, represents the right profile view of the encephalon of an embryo 19 days old, with 29 somites, prepared in this manner. The thin transparent roof of the medulla is removed. Fig. 2 is a dorsal view of the same specimen. In this case it is clear that the transverse grooves pass externally down the lateral walls and ventrally around the whole neural axis.

Having removed the large lateral eyes and the cephalic mesoderm, the five anterior grooves are much better observed than is possible by the study of the living embryo. The auditory vesicle in this

specimen lies nearly opposite segment 10, its posterior margin overlapping a part of segment 11. The lateral expansion that was mentioned in describing 18 day embryos (sketch B) has gradually increased and involves the dorsal portion of segments 6 and 7. It should be remembered that only the anterior half of this expansion, or segment 6, represents the cerebellum. In profile view, Fig. 1, it will be seen that ventrally, this expansion is slightly directed cephalad.

The transverse constrictions that mark the limits of the five cephalad segments are less distinct than those of the medulla, but like the latter pass ventrally around the encephalon (Fig. 1). Segment 1 is elliptical and forms the front end of the neural axis. Segment 2 has the form of a wedge. Its broad end is turned ventrad and slightly expanded to form the first traces of the infundibulum (*inf*). Segment 3 has also the form of a wedge but in this case the broad end is turned dorsad. These 3 segments (*1*, *2* and *3*) develop into the primary fore-brain as will appear more clearly in later stages. The 2 segments of the mid-brain (*4* and *5*) are also well defined by the presence of external, transverse, segmental grooves.

The presence of these transverse grooves in the fore-part of the brain gives a clear picture of segments or joints. As these grooves at this stage of development encircle the neural axis the segments embrace both dorsal and ventral zones. As will be observed later the appearance of the inner walls of the fore- and mid-brains in the specimens is worthy of especial notice. The lines separating the segments are definite and the number of segments can be counted on both the inner and the outer aspect of the encephalon. In both cases, there are 5 segments in this region, 3 in the primary fore-brain and 2 in the mid-brain. The transformation of these segments is interesting and if closely followed clears up some obscure points: 1) The most anterior segment is that of the olfactory, or segment 1. 2) The optic nerve and the infundibulum come from segment 2; the pineal outgrowth from the roof of segment 3.

Fig. 3, Plate 28, shows the left profile view of the encephalon of a dissected embryo 22 days old, with 34 somites. The lateral expansion of segments 6 and 7 is no longer restricted to the dorsal region but affects the ventral portion of these segments. The ventral growth of the second segment to form the infundibulum is much advanced and has its distal end directed caudad. In the ventral and anterior margin of this segment is a small circular depression (*opt. n*) which marks the union of the optic stalk with the encephalon.

Fig. C.

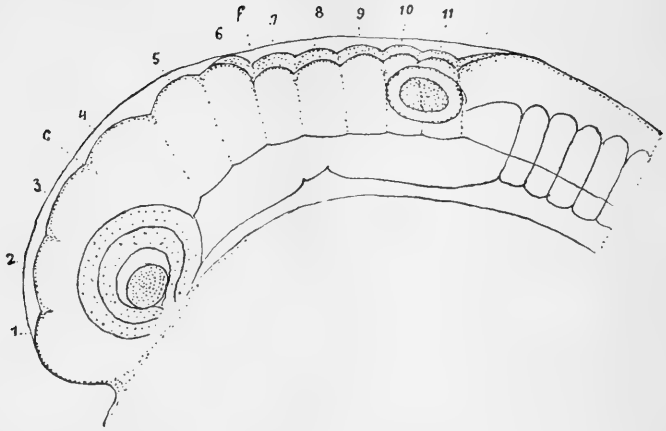


Fig. 4 and sketch C are camera drawings of a living embryo of the same age as the one just described. A thin transparent unsegmented roof covering the encephalic segments, has been formed. The segments of the medulla are very distinct, the segmental grooves passing directly across the floor of the 4th ventricle to be continued, in the same transverse plane, on the external surface both laterally and ventrally.

As was observed in younger embryos, the dorsal groove (*f*) which marks the anterior limit of the medulla, continues to be deeper than any of the other dorsal constrictions. The first two grooves cephalad to this, mark respectively the anterior limit of the cerebellum and the second segment of the mid-brain, and can be traced around the encephalon in a manner similar to the grooves of the medulla. The three grooves anterior to these are less distinct. The posterior limits of segments 1, 2 and 3, could be detected only along the dorsal encephalic crest. In view of the fact that these grooves are very distinct on both the inner and the outer surfaces of the encephalon, in divided and dissected embryos of this age as will be shown later, I have concluded my failure to trace them ventrally along the sides of the brain in living embryos, was due to the presence of the eyes that are closely applied to the brain wall of this region, and also to the cephalic mesoderm that forms a dense tissue just dorsal to the optic vesicles.

Figs. 5 and 6 present dorsal and lateral views respectively of the cephalic portion of a living embryo 23 days old, with 25 somites.

In the dorsal view (Fig. 5) it will be observed that a lateral expansion has taken place both caudad and cephalad to the deep constriction (*f*). The expansion involves segments 6 and 7 and occurs also in the chick. The limits of the five anterior segments were marked by both external and internal transverse grooves and these segments could therefore be clearly counted.

Since segments 2 and 3 are reciprocally wedge-shaped their relative width in a dorsal view depends upon the optic plane in which they are observed. The camera tracing of Fig. 5 is taken from a median horizontal plane, and segments 2 and 3 are therefore equal in size.

As can be seen in the profile views, the embryos at this age are curved ventrally to conform to the spherical yolk upon which they rest. Fig. 5 was sketched from two points of view. A camera tracing was first made of that portion of the head in front of the cerebellum. The embryo was then rotated, till the line of vision formed a right angle with the horizontal plane of the medulla and another sketch made and attached to the former. Fig. 5 thus represents the cephalic end, not curved, but straightened.

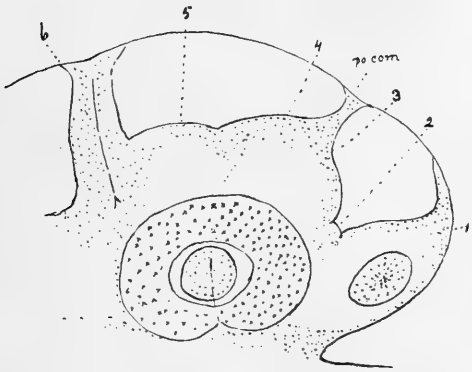
Fig. 5 should be compared with Fig. 7, which shows the dorsal view of a living embryo, 26 days old, as seen from one point of view only. In the latter, the medulla is very much fore-shortened, and the mid-brain much expanded laterally and presenting distinctly 2 segments (*4* and *5*). The primary fore-brain appears as a narrow tube closely compressed between the large lateral eyes. The region including the primary fore-brain and mid-brain, thus have become pear-shaped with the pointed end turned cephalad. The 3 segments of the fore-brain show in this view. The second (segment 2) is very narrow in the dorsal region and widens ventrally (see side views), while segment 3 is relatively broad in the dorsal region but very narrow in the ventral zone.

In dissected embryos one day older (Fig. 8) than the one just described, the expansion of the cerebellum (segment 6) is very distinct. The transverse external groove that marks its anterior limit, and thus separates the cerebellum from the mid-brain, has become deep and passes from the dorsal crest of the encephalon laterally and ventrally towards the base of the brain where it disappears. The dorsal groove (*f*) that forms its posterior limit, still continues to be deeper than the other transverse grooves of the medulla. The segments of the latter have passed ventrad, a process that appeares to accompany

the encephalic expansion that was mentioned in the description of Fig. 5.

From an external view 5 segments can still be detected in that portion of the brain that lies cephalad to the cerebellum (*1—5* Fig. 8). The anterior segment in profile view appears somewhat elliptical. Segment 2 has become very narrow dorsally while ventrally it expands into the relatively large infundibulum, which is directed caudad and extends back to a point opposite the middle portion of the mid-brain. Segment 3 is dorsally very broad while ventrally it tapers to a point. Externally the mid-brain now appears unsegmented, save for a ventral constriction that lies just dorsal to the posterior margin of the infundibulum.

Fig. D.



Sketch D is a camera tracing of the cephalic end of a living embryo, 32 days old, rotated towards the right and viewed from a point slightly in front and above the embryo. The sketch was made to show the position of the posterior commissure (*po. com*) which at this age is present as an opaque transverse band of fibres that pass across the roof of the encephalon and unite on each side with the anterior portion of segment 4 and the posterior portion of segment 3. Simultaneously with the formation of the commissure, a groove or notch appears in the same position in the dorsal wall of the brain. This groove has thus a different history from those that are present in the base of the brain and therefore a correspondingly different morphological value.

The oldest living embryo in which I have been able to satisfactorily observe the presence of neural segments is represented by Fig. 9. The segments of the medulla are fainter than in earlier stages but it should be noted that they can be traced in the fore- and mid-brain regions as well as in the medulla. In front of the cerebellum the 2 segments of the mid-brain (*4* and *5*) can be seen on the inner aspect of the encephalon through the transparent brain wall. In like manner the 3 segments of the primary fore-brain appear (*1—3*).

These 5 segments of the anterior cephalic region are now confined to the floor and sides of the brain in a manner very similar to the 5 segments of the medulla. In both regions the segments at this age are covered by an unsegmented, thin and very transparent roof.

Closely applied against the lateral wall of segment 1 is the olfactory pit (*olf.pt*). As in other specimens, the dorsal portion of segment 2 is very narrow. The transverse dorsal depression formed by the fibres of the posterior commissure (*po. com*) has become deeper than in earlier stages (sketch D). Just cephalad to this depression near the median plane, are the two evaginations that form the right and left epiphysial vesicles whose history I have traced in former contributions (Hill, '91 and '94).

b) Neural Segments of *Salmo* observed in Divided Embryos.

The neural segments previously described are even more favorably seen by observing embryos that have been divided into lateral halves. The inner surfaces of the brain-walls are thus exposed entirely free from any cell layers. This form of manipulation can be used only after the neural cavity is fully formed (embryos about 20 days old, 31 somites). Between 20 and 36 day — stages I have a very complete series of divided embryos and have been able to trace in them unbroken continuity of the segments, but I shall limit the description to a few typical stages.

Fig. 10 represents the inner surface of the right cephalic half of a divided embryo 20 days old with 31 somites. Eleven transverse grooves are present that divide this surface into 11 segments (*1—11*). Fig. 10 compared with Fig. 1, representing the external encephalic surface of a dissected embryo one day younger, shows that the external grooves of the latter correspond with internal grooves of the former and thus divide the neural axis into comparable segments.

As represented in this figure (Fig. 10) the first 5 segments, that form the primary fore-brain and hind-brain, are more distinct when viewed in the divided embryo than when studied in the dissected or the living specimens. In this view the anterior segment is biconvex, the greater curvature forming the front of the neural axis. Segment 2 is dorsally narrow while ventrally it is broad and slightly expanded in a caudad direction to form the first traces of the infundibulum (*inf*). Towards the ventral portion of this segment there is present a small pit or depression (*op.n*). This is the remnant of

the lumen that primarily communicated with the hollow optic stalk. Segment 3 is dorsally broad and tapers ventrally. Its posterior limit in the dorsal region is marked by a depression (*c*) which in older stages marks the position of the posterior commissure and therefore forms the posterior limit of the primary fore-brain. Between this depression (*c*) and the deep constriction (*f*) which, as previously observed, forms the anterior limit of the medulla, 3 segments are present (*4*, *5* and *6*). One of these, segment 6, is the cerebellum and the other two, segments 4 and 5, represent the mid-brain. The transverse grooves that divide the anterior encephalic region into segments are distinct and can be counted with as much accuracy as the transverse grooves that divide the medulla into corresponding sections or joints. In both regions the segmental grooves are better defined on the internal than the external brain surface.

In divided embryos 2 days older, a very considerable change has taken place on the inner aspect of the encephalon. This change is represented in Fig. 11 which should be comparad with Fig. 3. The latter represents the external surface of the same age. In the divided specimen (Fig. 11) the deep constriction (*f*), that forms the anterior limit of the medulla, is at once very apparent. The region in front of this constriction constitutes, therefore, the primary fore-brain, mid-brain and cerebellum and it is a great satisfaction to have the segmental joints so distinctly marked in the controverted territory of fore- and mid-brain. Segment 1 is elliptical and is but little changed, either in form or position from the description given of it in Fig. 10. Segment 2, not only tapers dorsally but has expanded ventrally in a caudad direction to form the relatively prominent infundibulum (*inf*). Segment 3 tapers ventrally and, as in Fig. 10, has at its posterior dorsal margin a depression (*c*) which, as stated before, marks the posterior limit of the primary fore-brain. A horizontal furrow intercepts the 2 segments of the mid-brain giving them thus a dorso-ventral length equal approximately to the length of the segments of the medulla, and like the latter, have become covered by an unsegmented brain-roof. The developmental history of this horizontal furrow clearly shows that it has no segmental value. Because of its prominence in older embryos it seems desirable in this place to trace this history.

In divided embryos 24 days old (Fig. 12) the horizontal furrow, mentioned above, is deeper and longer, and forms not only the dorsal limit of the 2 mid-brain segments but extends over the cerebellum

and in front, above the 3. segment of the fore-brain. From my observations on living embryos and from a study of sections, it appears that this furrow is produced by a reduction of cellular elements on the inner surface of the brain wall of this region. This reduction spreads dorsally so as to form two diagonal furrows (Fig. 12). In later stages the inner wall of the brain-roof of this region presents a ragged appearance (Fig. 13), while in still older embryos the surface becomes more even (Fig. 14) and ultimately smooth (Fig. 15). During this process the outer surface is unaffected while the brain-roof becomes very thin. The method of their appearance and their history indicate that these furrows are not of segmental value.

If we now return to the segmental condition of embryos 24 days old (Fig. 12) as observed in divided embryos, we find in this stage, the 5 anterior segments (*1—5*) confined to the base and the lateral walls of the encephalon. In this respect they resemble the segments of the medulla (*7—11*). The 3 segments of the primary fore-brain are present as described in Fig. 11. The groove that separates segment 3 and 4 and forms the posterior limit of the primary fore-brain has become very indistinct. On the other hand the constriction that separates the 2 segments of the mid-brain (*4* and *5*) is deep. The 5 anterior encephalic segments can thus be counted and are similar both in position and form to the 5 segments (*7—11*) of the medulla.

Fig. 13 shows the inner surface of the encephalon of a divided embryo 26 days old. Segment 2 is more compressed in the dorsal region than in younger embryos, while its ventral expansion, that forms the infundibulum, is much enlarged. In the dorsal region segment 3 is broad and presents a depression which at this age gives the segment when sectioned, the appearance of being double (Fig. 43). The 2 segments of the mid-brain (*4* and 5) and segment 6, the cerebellum, are very distinct. The latter alone extends to the dorsal surface of the brain. The depression (*f*) remains conspicuous as observed in other specimens. From the bottom of this depression several secondary grooves radiate into the base of the brain. From their irregularity and their inconstancy I have assigned to them no morphological value, although in sections they often present the appearance of true segmental limits, and are therefore very confusing.

In embryos 2 days older, segment 2 tapers nearly to a point in the dorsal region while ventrally it is very broad and expands to form the relatively broad infundibulum. Segment 3 is still present and distinctly wedged-shaped although its posterior border has become

very faint. Segments 4 and 5 are present as described in Fig. 13. Segment 5 is relatively small and appears compressed between segments 4 and 6. Posterior to the deep constriction (*f*) the 5 segments of the medulla (*7—11*) are regular and equal in size, and confined to the ventral region of the encephalon.

In embryos 36 days old (Fig. 15) the segments of the medulla are about to disappear. With the lateral expansion of the neural tube they seem to have passed ventrad and are now confined to the floor of the medulla which is covered by a high unsegmented brain-roof. The transverse groove between segments 3 and 4 is absent, and only the posterior commissure in the dorsal region marks the posterior limit of the primary fore-brain. Two or three folds have appeared in the lateral walls of the large infundibulum. These in sections are found to affect both the internal and external surfaces and are thus readily confused with true segmental grooves, but must be given different morphological value. Of the 2 segments that constitute the mid-brain only the posterior one (segment 5) remains distinct, the anterior one (segment 4) having fused with the posterior segment of the fore-brain. Segment 6, the cerebellum, has become very broad and as in younger specimens, extends to the dorsal surface of the encephalon.

The preceding description justified the following conclusions:

1) The encephalon of *Salmo* is divided into 11 primary segments or joints.
2) The dividing planes between these segments are marked by transverse external an corresponding internal constrictions or grooves.
3) These segments appear very early and antedate the historical divisions known as fore-brain, mid-brain and hind-brain.
4) The latter divisions are not simple, but compound and include a definite number of primary segments as follows:
   The fore-brain includes 3 segments.
   The mid-brain includes 2 segments.
   The hind brain includes 6 segments.
   The anterior segment of the hind-brain represents the cerebellum, the other 5 constitute the medulla.

B. Encephalic Segments of the Chick.

In order to secure a very close series of embryonic stages, upwards of 700 eggs were incubated and opened between the ages of

15 hours and 5 days. Most of the embryos removed were between 20 and 40 hours.

Beginning observations on embryos 45 hours old, in which the segments of the medulla are unmistakable, and proceeding carefully to earlier stages, I have traced these segments in unbroken continuity back to embryos with one somite. In older stages they have been traced forward to the fourth day of incubation after which they disappear.

The age of embryos has been determined by reference to DUVAL's Atlas d'Embryologie.

a) Embryos with open Neural Grooves (1—6 Somites), Ages 21—25 hours.

When the cephalic mesoderm is dissected away from the neural grooves of embryos with $5^1/_2$ somites and the specimens studied by reflected light, 11 transverse neural constrictions (Plate 29, Fig. 22 *a—k*), are to be seen which divide the neural axis into $11^1/_2$ nearly equal segments. Figs. 22 and 23 represent respectively dorsal and lateral views of the same encephalon of an embryo 24 hours old, with $5^1/_2$ somites, while Fig. 24 represents the encephalon of the same embryo after it has been divided and the inner surface of the left half exposed to view. In the dorsal and lateral views (Figs. 22, 23), the 11 transverse constrictions or grooves can be traced ventrally around the whole neural axis. The neural segments, therefore, include ventral elements as well as dorsal. If Figs. 22 and 23 be examined more closely it will be observed that the 3rd and 5th grooves (*c* and *e*) are deeper than any of the others. In older specimens it is found that these grooves form not only the posterior borders of segments 3 and 5 but also mark the anterior limits respectively of the mid-brain and the hind-brain. While the conventional division of the encephalon into primary fore-brain, mid-brain and hind-brain has a historical value it is to be observed that an earlier segmentation is incorporated into this division as follows: In the fore-brain, 3 primary segments are included (Figs. 22 and 23 *1—3*); in the mid-brain, 2 (*4* and *5*) and in the hind-brain, 6 (*6—11*), or $6^1/_2$ if the portion of segment 12 that lies in front of the first somite is added to the latter.

If we now direct our attention to Fig. 24, which represents the encephalon of the same embryo after it has been divided and the inner surface of the left half exposed, we observe, 1) that along the

thickened dorsal crest the primary segments are very conspicuous and correspond in number and position to the segments described on the external surface, 2) in the ventral and lateral grooves the dividing lines between segments 3 and 4, and segments 5 and 6, are transverse ridges (*c'* and *e'*), while farther caudad the dividing lines are grooves. The transverse ridge *c'* thus marks the posterior border of the fore-brain, which, as stated above, includes segments 1—3; that portion between the ridges *c'* and *e'* represents the mid-brain and includes the primary segments 4 and 5. It thus appears that the joints or segments on the inner surface of the neural groove correspond in number and position to those observed on the external surface.

Fig. 21 represents the left half of the divided encephalon of an embryo with 3 somites 23 hours old, one hour younger than the embryo just described. The inner surface is exposed to view, showing 11 transverse grooves corresponding to those described in the other specimens, and agreeing in number and position to those on the external surface. From a comparison of Fig. 21 and Fig. 24, it appears that the transverse ridges *c'* and *e'* (Fig. 24), are preceded by transverse grooves. This is also true of the segmental ridges that are present on the inner surface of the hind-brain of older embryos.

I have traced these segments, by dissection through a close series of younger specimens to embryos with one somite (Plate 29, Fig. 16—20). The 11 constrictions are present on both inner and outer surfaces of the open neural groove, and are not only continuous with each other, but appear to fall in the same transverse planes. It should be noted that these segments are constant in number and nearly equal in size, and that they appear earlier in the ontogeny than the historic encephalic divisions, fore-brain, mid-brain and hind-brain. The latter are not strictly segmental divisions and are differently composed, the fore-brain having 3 segments, the mid-brain 2, and the hind-brain 6.

b) Embryos with 6—7 Somites (Ages 25—26 hours).

Figs. 25, 26 and 27 represent different views of the encephalon of an embryo with $6^1/_2$ somites, about $25^1/_2$ hours old. In the dorsal view, Fig. 25, it will be seen that the neural groove has closed in the region of segments 3 to 7 but still remains open both caudad and cephalad. In the dorsal and lateral views, 11 encephalic segments can be counted. At this stage the evagination of the lateral eyes is so advanced that in the dorsal view the 3 anterior seg-

ments can be detected only along the thick dorsal margin (Fig. 25 *1—3*). In the ventral zone these 3 segments appear better defined (see Fig. 26 *1—3*). The remaining 8 segments may be observed in either a dorsal or lateral view. The transverse grooves that mark their anterior and their posterior limits, pass around the neural axis, and in the posterior encephalic region where the neural tube is still open, they become directly continuous with segmental lines that are present on the inner surface of the encephalon, as will appear later from a study of the divided specimens. The developmental history shows that, after the neural groove has closed to form a tube, these identical posterior segments persist and can be recognized as neuromeres of the medulla, so extensively described by other authors in all Vertebrate groups.

In these figures the fore-, mid- and hind-brain divisions are better seen than in the earlier stages but it should be remembered that they are not simple but compound — as this shows clearly in a side view of the encephalon (Fig. 26). The fore-brain has 3 primary segments (*1—3*); the mid-brain has 2 (*3—4*), and the hind-brain has 6 (*5—11*). Fig. 27 represents the encephalon just described after it has been divided and the inner surface of the left half exposed. There are, as in Fig. 24, 11 segments in the thickened dorsal margin (*1—11*). Along this margin the dividing lines between these segments appear as transverse grooves, while in the lateral and ventral region they are continued as transverse ridges or crests. It should be remembered that all these ridges are preceded by transverse grooves. We can thus detect on the inner surface and along the dorsal margin the same number of primary segments as were observed on the external surface.

We have here the first traces of the typical "neuromeres" described by Orr, '87, as follows: "Each neuromere is separated from its neighbor by an external dorso-ventral constriction, and opposite this an internal sharp dorso-ventral ridge." In the description of sections of these segments it will appear that grooves are present at the apices of many of these ridges, and that the ridges are probably produced passively by an intrasegmental lateral expansion of the neural tube.

The optic evagination bears such a close relation to the 3 anterior neural segments that this description would be incomplete without its developmental history. This evagination is present in embryos with open neural grooves. In the three figures just described

(Figs. 25—27), this evagination is present in the dorsal region of the neural tube and involves the primary segments 1, 2 and 3. In the profile view (Fig. 26), the second segmental groove that forms the dividing line between segments 2 and 3 is restricted to the base of the brain and to the ventral portion of the optic evagination. The latter in this view appears partly divided. In Fig. 23 this groove completely divides the optic evagination; in embryos a little older (Fig. 26), the groove is shortened and affects only the base of the optic expansion, while in still older embryos (Figs. 29, 31), this groove has entirely disappeared.

In embryos with 5 to 7 somites and in favorable specimens, the dorsal portion of segments 4—7 shows a lateral expansion just below the neural ridge (Fig. 26). In the divided embryos of this age these expansions may be detected as faint depressions on the inner aspect of the neural tube (Figs. 24 and 27). Locy, '97, has described these structures as "accessory optic vesicles" and has observed them in favorable undissected embryos of this age and also in sections. The fact that these transient "vesicles" appear as a direct caudad continuation of the optic expansion which itself is primarily divided (see Figs. 23 and 26), coupled with the well known fact that the optic evagination extends at first along the whole length of the primary fore-brain and later retains a union with only the distal portion of this brain, are collectively suggestive of a segmental and multiple origin of the visual organ in the Vertebrate phylum.

In Figs. 28 and 29, that represent two views of the encephalon of a dissected embryo with 7 somites, 26 hours old, the 3 anterior segments are about to fuse to form one large division, the primary fore-brain. The second transverse groove is confined exclusively to the base of the brain without encroaching upon the ventral portion of the optic evagination as in Fig. 26. The "accessory optic vesicles" have disappeared. In the dorsal view three transverse segmental grooves (*c*, *e* and *g*) are relatively deep.

The portion between the grooves *c* and *e* represents the mid-brain and includes segments 4 and 5. That portion between the grooves *e* and *g* includes segments 6 and 7. As will appear later, segment 6 develops into the cerebellum and 7 is the anterior segment of the medulla. We have here a lateral neural expansion, analogous to that observed in the trout (page 407, Figs. 2, 3), which also involved segments 6 and 7. At this age therefore, the distal

portion of the encephalon presents 3 large divisions or vesicles, which it must be remembered are not simple but compound.

c) Embryos with 7—20 Somites (Ages 27–40 hours).

After the complete closure of the neural groove in the cephalic region all evidence of metamerism in the primary fore-brain has disappeared, and the distal portion of the neural axis has thus the appearance of a single simple vesicle. The optic evaginations are gradually being confined to the anterior portion of the encephalon. In a dorsal view of an embryo with 11 somites 29 hours old (Fig. 30), the 3 large distal encephalic vesicles appear unsegmented but, in the profile view (Fig. 31) the same encephalon shows, on its external surface, a transverse groove that divides the middle vesicle or mid-brain into 2 segments (segments 4 and 5), and also a second groove that divides the vesicles caudad to this into 2 segments (segments 6 and 7). Both of these grooves are restricted to the lateral and ventral portions of the encephalon. As mentioned in the description of Figs. 28 and 29, segment number *6* represents the cerebellum and number *7* is the anterior segment of the medulla. The remaining segments of the medulla (*8—11*) have become very distinct and their dividing lines pass entirely around the neural axis.

In embryos with 14 somites, 33 hours old (Figs. 32 and 33), the mid-brain is unsegmented. The groove that forms the dividing line between segments 6 and 7 (Fig. 33), has almost disappeared. In later stages, however, this constriction becomes again distinct. At this age a transverse constriction (*r*) is present in the dorsal region of the primary fore-brain, just dorsal to the optic vesicle. This is a permanent constriction that ultimately divides the primary fore-brain into the prosencephalon and thalamencephalon.

The 5 segments of the medulla (*7—11*), are more sharply defined than in younger specimens. The auditory vesicle occupies an intersegmental position between segments 10 and 11 (Fig. 32 *au.vs*). Up to this time the segments of the hind-brain have been equal in size and alike in form. As observed in Fig. 33, segment 9, which is connected with the 7th and 8th cranial nerves, has now become wedge-shaped with the apex turned dorsad and ever after this affords an anatomical land mark. The two adjacent segments are modified in a reciprocal manner. This condition prevails till the segments ultimately disappear.

Figs. 34 and 35 represent ventral and profile views of the en-

cephalon of an embryo with 16 somites 33 hours old. The transverse groove that separates segment 6 from segment 7 has become more distinct, otherwise the segmental characteristics are the same as those described in Figs. 32 and 33.

In embryos with 20 somites 3 hours older a very marked change has occurred in the region of the hind-brain. In the dorsal view (Fig. 36) the segments of the medulla have expanded laterally, especially segment 8 which now represents the widest part of the hind-brain. The dorsal surface of this region is smooth and unsegmented. Of the 7 transverse segmental grooves that are now present, only two (*c* and *e*) completely encircle the brain. These, as observed before, mark the anterior and the posterior limits of the mid-brain.

d) Embryos 40 to 100 hours old.

Figs. 37 and 38, Plate 3, represent two views of the encephalon of an embryo 43 hours old. The encephalon has partly turned upon its left side. The expanded condition of the medulla reveals the presence of a broad cavity, the 4th ventricle, lying beneath a thin unsegmented roof. The 6 segments of the medulla present the same characteristics as previously described in Fig. 36. When the embryo has turned completely upon its left side (Fig. 39), the position of the 4th ventricle with its thin unsegmented roof is more clearly defined Segment 6, the cerebellum, has broadened and from this time on continues to differentiate from the other 5 segments of the hind-brain.

In embryos 50 hours old, the segmentation of the medulla is practically unchanged (Fig. 40). The cavity of the 4th ventricle has expanded laterally and its thin unsegmented roof has increased in extent. A transverse dorsal groove (*s*) has appeared dividing the thalamencephalon into two nearly equal divisions, and at this age therefore three distinct divisions can be recognized in the primary fore-brain, viz., a distal portion, the cerebrum and two proximal portions that represent the two divisions of the 'tween brain.

The segmental condition just described remains practically unchanged in all essential features during the entire third day of incubation. Fig. 40 may therefore very well represent this period.

During the last half of the fourth day of incubation the segmentation of the medulla very rapidly grows indistinct and ultimately disappears. Fig. 41 represents the encephalon of an embryo 80 hours

old. The segmental grooves of the medulla at this age terminate dorsally in a longitudinal lateral ridge, along which the thin unsegmented roof of the 4th ventricle it attached. The cerebellum (segment 6), forms the anterior expanded wall of the 4th ventricle just as in trout embryos 30 days old. The thalamencephalon is divided into two portions by a dorsal constriction (*s*) that made its appearance during the third day of incubation. They very late appearance of these divisions, and the fact that they are produced by a dorsal constriction render it highly improbable that they have the same morphological value as the early encephalic segments.

From this description it appears that the encephalic segments of the chick and the trout differ only in one detail. In the trout the dividing lines between the segments form grooves on both the external and the internal surfaces. In the chick after the neural groove has closed to form a tube, the dividing lines on the inner surfaces of the medulla are represented by transverse ridges. It is to be remembered, however, that each ridge is preceded by a transverse groove, and that many of the ridges have at their apices traces of this groove, as the description of sections will show.

With this exception the conclusions reached from the study of the encephalic segments of the chick are identical with those reached from a study of the trout (see page 414).

C. Study of Sections, Chick and Trout.

The value of making dissections even of the smallest embryos can scarcely be overestimated. The segmental furrows can be identified with greater certainty on the dissected embryos than by means of sections. The surface observations, also, serve as a check upon the sections and vice versa. As my series of sections agree completely with the surface studies, the following description will be brief and limited to the most typical sections.

Fig. 42, Plate 30, represents a parasagittal section through the cephalic region of a trout embryo 22 days old, and should be compared with the divided encephalon of the same age (Fig. 11, Plate 1). 11 encephalic segments are present (*1—11*). These are not only separated from each other by dorsal and ventral constrictions but by the transverse narrow septa, which, as Orr has stated, may be nothing else than parts of cell walls "which are made conspicuous by lying in a straight line". The feature of chief interest is 5 segments in fore- and mid-brain, similar to those in the medulla. Modification of

the most anterior segments have not progressed far enough to make them different in any marked way from those of the medulla. Segment 1 is elliptical, and represents the anterior end of the neural axis. Segment 2 is wedge-shaped and has its broad end extended ventrally to form the infundibulum (*inf*). The dividing lines between 3, 4 and 5, could be detected in this section in the ventral region and the series of sections confirm the description given of these segments in surface studies. The 5 segments of the medulla (*7—11*) and the cerebellum (segment 6), are well defined. Just ventrad to the latter is the deep dorsal groove (*f*) observed in both the divided and the dissected specimens.

While the segments of the primary fore-brain and the mid-brain are detected with difficulty in sagittal sections, they are more clearly defined in horizontal sections. Fig. 43 represents a section nearly horizontal through this region, the section passing at an angle such as to intersect the right eye and a point just dorsal to the left eye. This section is made from a trout embryo 26 days old and should be compared with the divided embryo of the same age (Fig. 13). In this as in the sagittal section the evidence of the jointed character of the fore- and mid-brain is very clear. Since the section passes through the dorsal region segment 2 is very narrow and segment 3 very broad. A section through the ventral region would just reverse this order, as these segments are reciprocally wedged-shaped. It is observed that a secondary depression is present in segment 5 and also a median depression in segment 3. These depressions, if sections alone were studied, would lead to error in counting the number of encephalic segments, a mistake that is checked by the study of a series of divided embryos.

Fig. 44 represents a horizontal section through the anterior portion of a chick embryo with 4 somites and with open neural groove. The encephalic mesoblast is very loose and presents no satisfactory evidence of segmentation. There is an irregular grouping of its cells which makes loose clusters of cells that agree in number with the segments. The neural groove, however, is distinctly divided into segments by a series of external and internal constrictions. These segments, on the right and left sides, are directly opposite each other and furthermore each external constriction has a corresponding internal depression that lies in the same transverse plane. No "internal crests" or "ridges" are present as described in older stages of the chick embryo.

As soon as the neural groove closes, internal transverse crests

appear, as represented in Fig. 45. This figure shows a horizontal section through the left half of the neural segments, 6—9 of a chick embryo 42 hours old. At this age all the characteristics of a typical "neuromere" as described by Orr are present.

1) "Each neuromere is separated from its neighbor by an external dorso-ventral constriction and opposite this an internal sharp dorso-ventral ridge, — so that each neuromere (i. e. one lateral half of each) appears as a small arc of a circle.

2) The elongated cells are placed radially to the inner curved surface of the neuromere.

3) The nuclei are generally nearer the outer surface and approach the inner surface only towards the apex of the ridge.

4) On the line between the apex of the internal ridge and the pit of the external depression, the cells of adjoining neuromeres are crowded together, though the cells of one neuromere do not extend into another neuromere.

This definition of adjacent neuromeres presents in some sections the appearance of a septum extending from the pit of the external depression to the summit of the internal ridge" (Orr, '87, p. 335).

In addition to the above characteristics I find a transverse groove (*g'* and *f'*, Fig. 45), at the apex of many of the internal ridges or crests. The internal transverse grooves described in embryos with open neural grooves have thus become elevated, in the medulla of the chick, and occupy a position at the apices of the internal transverse ridges. A discussion of this observation appears in another portion of this contribution.

Fig. 46 represents a horizontal section of the medulla of a trout embryo 27 days old, a stage when the neural segments are highly developed. It will be observed that the dividing lines between segments are represented by external and internal transverse grooves that lie in nearly the same transverse plane. The cells are elongated and arranged radially to the internal surface. The nuclei are large and well supplied with chromatin. The septa that separate adjacent segments are usually very distinct and, as Orr has stated, may be nothing more than the walls of adjacent cells that are placed in straight lines. The histological condition of the neural segments of the chick embryo (Fig. 45) is identical with the description given above.

In younger embryonic stages of the chick and the trout, the histology is very simple. The radial arrangement of cells is absent. The nuclei do not recede intrasegmentally from the inner surface of

the brain, but are very evenly distributed. In these stages the only criteria, by which I have counted neural segments, are external and corresponding internal transverse constrictions or grooves.

The segmental value of the cranial nerves, while important, has so frequently been shown to be deceptive and misleading (McClure, '89; Minot, '92; Locy, '95, and Neal, '98), that it is unnecessary here to repeat this evidence. While recognizing that the deep origin of the cranial nerves is the important criterion, I wish here merely to locate their union with the brain in order to establish more accurately the identity of the individual neuromeres, as described here, with those of other observers. I have found the same nerve connection in the trout as in the chick. The following description therefore, applies to either type.

The olfactory and optic nerves are connected respectively with the first and second segments. From the ventral region of the mid-brain and the posterior portion of segment 4 the fibres of the oculo-motor nerves (Fig. 21) pass ventrally and laterally, close to the ciliary ganglion and innervate the fundament of the muscles of the eye.

The fourth pair of nerves are connected with the dorsal and posterior region of the mid-brain or segment 5.

Laterally and in the dorsal portion of segment 6, the fibres of the anterior root of the Trigeminus emerge and pass to the Gasserian ganglion (Fig. 48 *ant. rt. V*).

From segment 7 the main fibres of the trigeminal nerve pass cephalad to the Gasserian ganglion (Fig. 49 and 50).

Segment 8 has no nerve connection.

Segment 9 gives rise to the fibres of the seventh and eighth pair of nerves (Fig. 49 and 50 *VII* and *VIII*).

Segment 11 is connected with the fibres of the ninth pair of cranial nerves (Fig. 50).

I also confirm the observation of Miss Platt, Hoffmann and Locy that the origin of cranial nerves is from the external depressions, between adjacent segments.

III. General Considerations.

Identifications of Neural Segments.

In discussing metamerism of the head it should be borne in mind that the neural segmentation is merely an expression of the general segmentation of the body. This primary division into joints is not

confined to the neural axis, but as Locy pointed out, it involves the rest of the germ layers, and the question of primary segments is thus wider than that of metamerism of the head. It is a general embryonic segmentation, most readily seen in the neural axis which is the seat of most active growth in these early stages.

In describing neural segments there has been more or less confusion and for purposes of clearness it becomes necessary to inquire into the means of identifying segments. In the preceding pages the term "neural segment" has been used because it is purely descriptive and does not imply any morphological interpretation. It simply recognizes the fact that the neural axis is divided into a series of joints or segments.

As boundaries of encephalic segments in trout and chick embryos, I have used external and corresponding internal transverse constrictions or grooves. These constrictions are uniform in number and position in early embryonic stages, and divide the encephalon of the neural axis into what I believe to be morphologically identical segments or joints. In the early stages these grooves encircle the encephalon but in later stages the primary segmentation is confined only to its base and lateral walls, owing to the neural expansion and the appearance in the dorsal region of a thin roof. It should be remembered 1) that in the position occupied by the 3rd, 5th and 6th segmental grooves, deep external constrictions appear that form the posterior limits respectively of the fore-brain, mid-brain and cerebellum, and 2) that all the primitive grooves vanish during embryonic growth, those of the fore-brain first and those of the mid-brain second and lastly those of the hind-brain. In the chick when the neural folds close to form the neural tube, the walls of the latter expand, not uniformly, but intrasegmentally, and the position of the internal grooves is thus passively elevated upon crests (see Fig. 45 g', f').

Much importance has been attached to the definition given by Orr of a typical neuromere (McClure, Waters, Neal and others). It will be of advantage to make a few observations upon the morphological value of the factors used in this definition. I have observed all five characteristics considered by Orr as fundamental. Regarding the 1st, viz., that "each neuromere is separated from its neighbor by an external dorso-ventral constriction and opposite this an internal sharp dorso-ventral ridge", it should be remembered that the "dorso-ventral ridge" is absent in Teleosts, and in the chick it has at its

apex a groove which arises ontogenetically before the ridge. It seems to me therefore that the ridge is a secondary modification. 2) The radial arrangement of cells mentioned by ORR is present only during the stages of intrasegmental expansion of the neural walls to which may be attributed the radial cytological condition. At least prior to the expansion a radial arrangememt is absent. 3) That the nuclei should be "nearer the outer surface and approach the inner surface only toward the apex of the ridge" is a condition that would, it seems to me, also very naturally follow a neural intrasegmental expansion. This nuclear arrangement is present only in late segmental stages. While in later stages I find the three characteristics just mentioned, there are present in early embryonic stages only the two following criteria given by ORR, viz., 4) "The constrictions are exactly opposite on each side of the brain" to which I would add: and in the same transverse plane as the internal grooves with which they are continuous, and 5) "On the line between the apex of the internal ridge and the pit of the external depression the cells of the adjoining neuromeres are crowded together though the cells of one neuromere do not extend into another neuromere". To cover the case in Teleosts where the rudimentary ridge is absent it would be necessary to modify the statement as follows: The cells of the adjoining neuromeres are usually crowded together though the cells of one neuromere at no time extend into another neuromere. To this should also be added ORR's statement that "adjacent neuromeres present in some sections the appearance of a septum extending from the pit of the external depression to the summit of the internal ridge".

Neural Segments in Teleosts.

It is a pertinent question how far the description of the neural segments in Teleosts, as presented in this contribution, confirms the observations of other authors and what new facts have been considered. To answer it attention must be directed to the literature. The first recorded observation upon neural segments in Teleosts, known to me, is by DOHRN in his Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels, 1875, where he says (quoted from HOFFMANN, in: BRONN, Class. Ord. Thierreich, V. 6, Abtheil. 3, p. 1967): "If one observes the first stages of the embryonic formation of a Vertebrate, for instance, a bony fish, one can scarcely escape the idea that this is an animal made up of a large number of segments. The so-called

primitive vertebræ appear as so many segments or metameres and one sees plainly from 8 to 9 segments in the region of the fourth ventricle of the neural tube." (Author's translation.)

KUPFFER, '86, in a brief paper (p. 469—476) reports finding five segments in the hind-brain and three in the mid-brain of the trout. As to the mid-brain and segmental criteria, he says: "Sagittal sections through each embryo show three pair of segments in the vicinity of the mid-brain that resemble those of the medulla oblongata, that is, they are little swellings upon the floor and the sides of the medulla, separated from one another by transverse grooves." (Author's translation.)

REIGHARD, '90, figures and describes 6 segments in the hind-brain of *Stizostedion vitreum* that in every way are identical with the segments of this region in the trout.

In my paper on The Development of the Epiphysis in Coregonus albus (HILL, '91), I figure and briefly describe 11 segments in the encephalon of the white fish embryo 7 mm long, 60 days old. Five of these are located in the primary fore- and mid-brains.

The only paper dealing especially with this subject is that of WATERS, '92, who finds 11 segments in the encephalon of the cod. He assigns a segmental value to the olfactory nerves and says: "The region of the brain-wall giving rise to them shows markedly the characteristics of a true neuromere as defined by ORR and is, I think, the first or olfactory neuromere" (in: Quart. Journ. micr. Soc., V. 3, p. 463). Regarding the encephalon just back of this olfactory neuromere he writes: "While none of my cod sections give any reliable evidence of a neuromere at this point I will show that in *Amblystoma* there is certainly a second neuromere and that the optic diverticula hold a curiously significant and close relation to it" (p. 464). His direct evidence of a third neuromere in the primary fore-brain of the cod is equally incomplete as the following quotation shows: "The distance from the posterior commissure to the termination of the second neuromere is about one-third the entire length from before backward to this point." . . . "From the fact that there is just sufficient room at this point for another neuromere and that in *Amblystoma* I have been able more satisfactorily to prove its existence, I have called this the third neuromere, thus making the fore-brain contain three neuromeres" (p. 464).

In the region of the mid-brain WATERS finds "two well marked convolutions of the brain wall. These constrictions are slightly smaller

than those of the fore-brain and rather more semicircular in shape" (p. 465). He also finds that the "radial arrangement of cells is present". There can be but little doubt that the two segments described by WATERS in the mid-brain of the cod are identical with the two mid-brain segments of the trout as described in this contribution. From a study of the figures by WATERS, I am inclined to believe the author considered the internal transverse encephalic grooves as intrasegmental in position when according to my interpretation they are intersegmental and occupy the same morphological position as the transverse internal crests of the chick encephalon (see page 423). So far as number of encephalic segments are concerned and their distribution, my observations on the trout agree with WATERS.

While my description agrees with WATERS as to number of segments, they serve to point out certain discrepancies. His identification of neuromeres in the fore-brain is vague and his enumeration is based on analogy and largely on inference. The descriptions of neural segments in Teleosts in front of the medulla, as given in this paper are, I believe, the only ones based entirely on direct observation of the segmental structures themselves.

The condition of the neural axis in front of the cerebellum is especially well shown in the earliest stages and the existence of 5 segments in fore- and mid-brains is made evident. This is the first satisfactory evidence of this condition that we have in the Teleosts, LOCY has shown the same in Elasmobranchs (*Acanthias*) and the chick. At least, this region very early shows joints like those in the medulla. They are formed in the same way, resemble them in all essential particulars. It seems to me to be straining the point to deny that these are segments when segmental value is assigned to the homologous segments in the medullary region.

Incidentally these observations show something about the probable morphological front of the brain. HERRICK, '91, writes: "The morphological front of the brain cannot be beyond the infundibulum" (in: Journ. comp. Neurol., p. 168). HIS, '93, believes the cephalad extremity of the neural tube in chick embryos is turned ventro-caudad and the morphological front of the neural axis therefore is in the vicinity of the recessus infundibuli, while KUPFFER sums up the evidence as follows: "Is the neural tube open anteriorly then the neural axis terminates in this opening; is the end of the tube bent, then the neural axis follows this curve. I consider therefore, that the en-

cephalic axis terminates in the neuropore" (in: Verh. anat. Ges., 1893, p. 101). (Author's translation.)

As shown above (Figs. 10—15) in *Salmo* the infundibulum is a ventro-caudad expansion of the second cephalic segment. The recessus infundibuli is an expansion of the neural cavity of this segment. The morphological front of the brain lies cephalad to this expansion and is represented by segment 1. To this segment the fibres of the olfactory nerves pass and the evidence would seem to be clear that the latter constitutes the first pair of cranial nerves (contra Van Wijhe). The optic nerves on the other hand are connected with segment 2 (see pages 407 and 412, Figs. 3 and 10), and thus become the second pair of cranial nerves.

In the chick the primary neural segmentation in the fore-brain has disappeared when the optic nerves are produced and the infundibulum evaginated. The chick therefore is a less favorable type than the trout in which to study this relation.

Neural Segments in the Chick.

It is a noteworthy fact that no recent conflicting observations are recorded regarding the segments of the medulla of the embryonic chick. Béraneck, '87, Platt, '89, McClure, '90, Zimmermann, '91, Locy, '95, all affirm that caudad to the cerebellum there are five encephalic segments present in all chick embryos during the third day of incubation. It is the region in front of the cerebellum that constitutes the disputed territory. Miss Platt, '89, considers that region made up of but one segment, the primary fore-brain and mid-brain. The cerebellum constitutes the second segment, making a total of 7 encephalomeres of equal morphological value in front of the first protovertebra. She offers as evidence in support of this conclusion the presence of external transverse encephalic constrictions and corresponding internal folds.

McClure, '90, uses histological conditions as well as external neural constrictions as criteria for encephalic segments. In this way he finds at least 2 segments in the primary fore-brain and 2 in the mid-brain of chicks in the 3. and 4. days of incubation. The cerebellum constitutes his 5. neuromere which with the 5 of the medulla make a total of at least 10 encephalic joints or segments. I have studied McClure's figures and reviewed his contribution with much care. If I understand him correctly his neuromeres 1 and 2 are restricted to the thalamencephalon. He does not mention the

prosencephalon cephalad to his neuromere 1, from which I infer he does not include this portion in the true segmental region.

If my interpretation of McClure's position is correct, it seems to me he has described the conditions that are represented in my Figs. 40 and 41. At this stage the thalamencephalon is clearly divided into 2 segments by the presence of a dorso-lateral invagination (*s*) in which the fibres of the posterior commissure develop. The fact that this invagination begins as a dorsal constriction, and that its appearance is ontogenetically late, after much specialization has occurred and long after the other segmental constrictions have appeared, is strong evidence that this invagination has a very different morphological value than the constrictions of true encephalic segments.

Regarding the presence of 2 neuromeres in the mid-brain of chick embryos during the 3. day of incubation, McClure admits that the evidence is very problematic. The mid-brain, he says (p. 48), "has the appearance of being an enlarged neuromere". . . . "Its cell structure is radial but its nuclear arrangement does not conform to a typical neuromere except that at its anterior and posterior limits the cells are crowded together and do not enter the adjoining structure." In conclusion he writes (p. 49): "Taking into consideration the size of the mid-brain neuromere in comparison with the remaining neuromeres of the brain as well as its neuromeric characteristics, also the fact that two nerves arise from it which are probably either two segental nerves or parts of the same, also the investigations of Kupffer, previously mentioned, in which he states that he found at least eight segments in the hind- and mid-brains of the Trout and Salamander, there can be little doubt left but that the mid-brain originally consisted of at least two neuromeres and that in all probability the 3. and 4. nerves were segmental nerves of these neuromeres respectively."

I have studied the mid-brain of chick embryos with much care by the method of sections and dissection. In embryos 30 hours and older I find no evidence of segmental division excepting the presence of the oculomotor and trochlear nerves whose fibres connect with the mid-brain. In young embryos, however, transverse grooves divide the mid-brain into 2 segments which, according to the descriptive portion of this contribution, constitute encephalic segments 4 and 5 (Figs. 25—30).

Regarding the 13 encephalomeres that Zimmermann, '91, affirms of embryos of all higher Vertebrates, I have but little to say, as the author in his brief paper does not state the criteria used in deter-

mining this number. From the fact that he thinks, for some reasons, segmentation is retarded cephalad to the cerebellum, it seems probable that he has also, as McClure, observed the late secondary division that appears in the primary fore-brain, as represented in Figs. 40 and 41.

Locy, '95, from a surface study of undissected chick embryos has observed $11^1/_2$ segments in the dorsal region of the neural groove cephalad to the first formed somites. My description of the neural axis of the dissected embryonic chick as embodied in this paper, is a verification of these observations. I am also indebted to Dr. Locy for placing at my disposal an unpublished manuscript with figures, prepared some years ago by Mr. F. A. Hayner, one of his students, who for more than a year made a close study of the early neural segmentation in the embryonic chick finding at the close of the first day of incubation $11^1/_2$ neural segments in front of the first formed protovertebra.

According to my observations there is complete agreement as to the number and position of the neural segments in front of the cerebellum in the trout and the chick. The fore-brain has 3 and the mid-brain has 2. These segments do not differ in the earliest stages in any essential features from those of the medulla. They are present in the same early embryonic stages as those of the medulla but owing to the rapid changes that take place in the anterior cephalic region they disappear very early, those of the fore-brain first and those of the mid-brain second. They antedate the historic divisions, fore- and mid-brains, and precede even the optic evaginations. In short they represent a phylogenetic condition older than the organs, possibly even older than the phylogeny of the neural axis.

Value of Various Segmental Criteria.

a) Mesomeres. My observations were naturally directed to the joints of the neural axis because, in the head region, they afford the most evident traces of joints or segments to be found; but, the mesoblast of the head region was also subjected to close scrutiny. It was hoped that at least some trace of the head cavities that are present in the cephalic mesoderm of the shark, would be found in the Teleost embryo. The study of numerous sections of both chick and trout embryos has given no positive evidence of the presence of such cavities. The loose and somewhat scattered mesoderm occasionally presents a grouping of cells that might be interpreted of segmental significance but otherwise this tissue remains unbroken.

The study of cephalic mesomeres has led to greater divergence of opinions and more conflicting views than is generally supposed. In Elasmobranchs, the only group in which their developmental history has been traced, there is no consensus of opinion as to their origin, number, and morphological values. VAN WIJHE, DOHRN, KILLIAN, Miss PLATT, hold that they are all fundamental segmental divisions of the cœlomic cavity. GEGENBAUR, SEDGWICK, RABL, SEWERTZOFF maintain that some of them probably represent gill clefts and other divisions of the cœlomic cavity. In the Elasmobranchs, in the pre-otic region, from 3 to 14 segments are recorded (RABL, '92, and DOHRN, '90). Moreover, some observers conclude that certain cephalic mesomeres have disappeared in phylogenetic history (SEDGWICK), while others claim a fusion of segments has taken place, and still others maintain that primary segments have subdivided and in this way have produced a larger number of "head-cavities" than were originally present in the ancestral Vertebrates.

In sequence of time they are said to develop from before, backwards. GEGENBAUR, '87, insists that we should carefully observe a distinction between palingenetic (primary) and cœnogenetic (secondary) somites. This is philosophical and supported by fact of development. It has been generally adopted (KASTSCHENKO, '88, SEWERTZOFF, '95, HOFFMANN, '97). The segmental divisions of the mesoblast has been shown to begin in the region of the auditory vesicle and develop backwards. This gives us the post-otic or palingenetic segments. The mesoblast in front of the auditory capsule is afterwards divided into segments designated as pre-otic or cœnogenetic.

The cœnogenetic segments are found to differ in form, size, histological conditions as well as time of development. Some of these segments are solid, while most of them show a cavity. They may be partially or completely separated from the adjacent ones, united or separated ventrally, and also occupy a lateral or a ventral position with reference to the neural axis.

Since the study of their developmental history, in the Elasmobranchs, has led to such a variety of views, their morphological interpretations vary in like degree and this weakens their value as segmental criteria. Some authors assign to all cephalic mesomeres a fundamental segmental value. Some hold the post-otic only have this value, while the pre-otic are interpreted as mechanical structures or evaginations correlated with the gill clefts.

The recorded observations on the cephalic mesomeres in other

Vertebrates, are so limited that we have little knowledge regarding their presence or possible conditions. The controversies, therefore, are almost exclusively confined to the observations that have been recorded upon the mesomeres of Elasmobranch embryos.

While it must be admitted that the cephalic mesoderm may carry the evidence of a primitive metamerism, it seems to me that all the observations go to show that there is too little uniformity about the divisions of this tissue to make it a favorable structure for determining the number and relationship of cephalic segments.

b) Branchiomeres. The weakness of branchiomeres as clues to the original segmentation of the head has been well stated by Minot, '92: "The relation of the nerves to the segments (myotomes and neuromeres) are primitive; the relations to the branchial arches and gill-clefts are secondary. Indeed we must assume that the Vertebrates had segmental ancestors, who acquired gill-clefts, segments being phylogenetically much older than gill-clefts. The ancestral nerves were adapted to gill-clefts and we may some day know the history of that adaptation and the modifications consequent upon it. At present we can only say that, contrary to the assumption which has prevailed for twenty years, the gill-clefts are not segmental and therefore the branchial nerves are not in segmental order." (Human Embryology, p. 636.)

c) Neural Segments. The case seems to stand somewhat better for the neural segments. Those of the medulla are accepted by most morphologists as representing true joints or segments. It is those of the fore- and mid-brain regions whose presence and segmental value is questioned. The identity of those of the medulla and their relation to nerves is well established in all the Vertebrate groups from fishes to mammals. Unfortunately, but few observers have attempted to trace their complete history. The observations have been confined almost exclusively to late stages and the neural segments, therefore, have come to be looked upon as structures that follow rather than precede the segmental divisions of the mesoblast. Locy was the first to observe the early stages of the neural segments. He found that they could be traced back to stages that antedate the formation of mesomeres. The significant fact is that Locy traced them, as his sketches show, from their earliest appearance through the stages with an open, a closing, and a closed neural groove, and identified those of the medulla with the neuromeres of other authors.

Neal, '98, found segmental divisions in early stages of sharks

as described by LOCY, but denies their segmental importance. He was unable to find them in stages immediately preceding closure of the neural groove, and bases a conclusion on this negative evidence, together with their irregularity, that the early segments have no connection with those of later stages. The evidence in Teleosts and chicks is very clear as to their unbroken continuity, and I know also from my own observation that corresponding segments are present in *Acanthias* where NEAL failed to find them. The view first advanced by LOCY that these early segments are the same as the neuromeres observed in the medulla from 1828 onwards, receives support from the work recorded above. And it also strengthens the contention that in the early stages a jointed condition is present in the anterior portion of the neural axis that agrees in all essential features with that observed at the same time in the region of the medulla.

The anterior segments precede the large divisions known as fore-, mid- and hind-brains. The failure to recognize this fact has led to confusion and conflicting reports as to the segments in front of the cerebellum, notably these larger divisions have, from time to time, been made homologous with the segmental divisions of the medulla. The fact that these larger divisions later subdivide, before the segments of the medulla have disappeared, has led to the erroneous view that the fore- and mid-brains are morphologically equivalent to the segments of the medulla (NEAL and Miss PLATT).

As appears above (page 419, Figs. 32—40 *r*) the primary fore-brain, in chick embryos in later stages, is divided into prosencephalon and thalamencephalon by a dorsal constriction that is very different from the transverse grooves that separate adjacent segments in the medulla. In still older stages another transverse dorsal constriction (*s*) appears which divides the thalamencephalon. To these divisions WATERS and ZIMMERMANN appear to have assigned the same segmental value as to the segments of the medulla. It seems to me this is clearly an error as is shown not only by the late appearance of these anterior divisions, but, also, by the developmental history of the dorsal grooves that produce these divisions (see page 419—421). HERRICK very appropriately writes: "It is scarcely legitimate to count dorsal diverticles like those of the fore-brain with ventral expansions like those of the mid-brain. WATERS and others seem to have made this mistake" (in: Journ. comp. Neurol., 1892, p. 168).

Since the head is a segmental structure, how may the history of its segments be read? The mesoblastic divisions (head cavities) have

been found only in a few Vertebrates (Elasmobranchs, Amphibia and Reptiles), and in Elasmobranchs, the only group in which their developmental history has been described, the authors who have given the subject the most critical study report conflicting and contradictory views. On the other hand, neural segments of acknowledged morphological value have been observed in the medulla by many authors in all the vertebrate groups. These segments can be traced to very early stages before the fore-, mid- and hind-brains have appeared, or mesomeres have developed. In these early stages the neural segments are constant in number and identical in form, but owing to the rapid changes that take place in the anterior portion of the neural axis, the anterior encephalic segments disappear before those of the medulla.

Summary.

In Teleost an chick embryos the encephalic portion of the neural axis is divided into similar joints or segments which in early stages are present in the region of fore- and mid-brain — secondary modification in the anterior encephalic region of the chick soon obliterates all traces of primitive segments, but the original joints persist for some time in the medulla which is less modified. In the Teleosts the segments in front of the medulla are less transient than those of the chick.

In the medulla the original joints persist for some time. Secondary expansions of the mid-brain and fore-brain, arising after the primary joints of this region fade away, have been mistaken for primary segmental divisions, and made co-ordinate with the persisting primary segments of the medulla which are in realty identical with the first formed segments in the anterior brain region.

The three anterior segments represent the region of the fore-brain, the next two the region of the mid-brain. These five segments differ in no essential feature from the segments of the medulla.

The sixth segment forms the cerebellum, and the seventh to eleventh, inclusive, represent the medulla, making a total of eleven encephalic segments. These segments are constantly and normally present in the early stages of all the embryos examined.

Bibliography.

Ahlborn, F., '84a, Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers, in: Z. wiss. Zool., V. 40, p. 309—337.

v. Baer, K. E., '28, Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Theil I. Königsberg. XXII + 271 pp., 3 Taf.

Balfour, F. M., '78, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes, London, XI + 295 pp., 20 plates.

— '81, A treatise on comparative embryology, London, V. 2.

Beard, J., '85, The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida. A contribution to the ancestral history of Vertebrates, in: Quart. J. micr. Sc., V. 26, p. 95—156, tab. 8—10.

Béraneck, E., '87, Etude sur les replis médullaires du poulet, in: Recueil Zool. Suisse, V. 4, No. 2, p. 305—364, tab. 14.

Bischoff, T. L. W., '42, Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen, Leipzig, XIV + 575 pp.

Burckhardt, R., '93, Die Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niederen Vertebraten, in: Anat. Anz., V. 9, p. 152—155, 1 Fig.

— '94, Der Bauplan des Wirbelthiergehirns, in: Morph. Arb., V. 4, Heft 2, p. 131—150, tab. 8.

Cajal, Ramón y, '94, Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et chez les Vertébrés, in: Rev. gén. Sc. pures et appliquées, Année 5, p. 141—153.

Dohrn, A., '75, Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Genealogische Skizzen, Leipzig, XV + 87 pp.

— '90, Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopf-Problems, in: Anat. Anz., Jg. 5, p. 53—64, 78—85.

— '90a, Studien u. s. w. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 9, p. 330—434, tab. 14, 15.

Dursy, E., '69, Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höhern Wirbelthiere, Tübingen, XII + 232 pp. und Atlas, 9 Taf.

Foster, H., and Balfour, F. M., '74, The elements of embryology, London, XIX + 272 pp., 71 figs.

Froriep, A., '91, Entwicklungsgeschichte des Kopfes, in: Anat. Hefte, Abth. 2, Ergebn. Anat. Entw., V. 1, p. 561—605.
— '92, Zur Frage der sogenannten Neuromerie, in: Verh. anat. Ges., V. 6, p. 162—167.
— '93, Entwicklungsgeschichte des Kopfes, in: Anat. Hefte, Abth. 2, Ergebn. Anat. Entw., V. 3, p. 391—459.
Gegenbaur, C., '87, Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelets, in: Morph. Jahrb., V. 13, Heft 1, p. 1—114.
Goette, A., '75, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere, Leipzig, VIII + 964 pp. und Atlas (1874), 22 Taf., fol.
Goronowitsch, N., '92, Die axiale und die laterale (A. Goette) Kopfmetamerie der Vögelembryonen. Die Rolle der sog. „Ganglienleisten" im Aufbaue der Nervenstämme, in: Anat. Anz., V. 7, p. 454—464.
— '98, Untersuchungen über die Entwicklung der sog. „Ganglienleisten" im Kopfe der Vögelembryonen, in: Morph. Jahrb., V. 20, p. 187—259, tab. 8—11.
Hatschek, B., '92, Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes, in: Verh. anat. Ges., V. 6, p. 136—161, 11 Fig.
— '93, Zur Metamerie der Wirbelthiere, in: Anat. Anz., V. 8, p. 89—91.
Herrick, C. L., '92, Embryological notes on the brain of the Snake, in: J. comp. Neurol., V. 2, p. 160—176, tab. 15—19.
Hill, Chas., '91, Development of the epiphysis in Coregonus albus, in: J. Morph., V. 5, p. 503—510.
— '94, The epiphysis of Teleosts and Amia, ibid. V. 9, p. 237—266, 2 pls.
His, W., '93, Ueber das frontale Ende und über die natürliche Eintheilung des Gehirnrohres, in: Verh. anat. Ges., V. 7, p. 95—99.
Hoffmann, C. K., '85, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in: Morph. Jahrb., V. 11, p. 176—219, tab. 10—12, 1 Fig.
— '89, Ueber die Metamerie des Nachhirns und Hinterhirns und ihre Beziehung zu den segmentalen Kopfnerven bei Reptilienembryonen, in: Zool. Anz., Jg. 12, p. 337—339.
— '68, Reptilien. V. Entwicklungsgeschichtlicher Theil, in: Bronn, Klass. Ordn. Thierreich, V. 6, Abth. 3, p. 1872—1889, tab. 138—170.
— '94, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes, in: Anat. Anz., V. 9, p. 638—653, 5 Fig.
— '96, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, in: Morph. Jahrb., V. 24, p. 209—286, tab. 2—5.
— '97, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, ibid. V. 25, p. 250—304, tab. 13—14.
Houssay, F., '90, Etudes d'embryologie sur les Vertébrés, in: Arch. Zool. exp. gén., (sér. 2) V. 8, No. 2, p. 143—244, tab. 10—13. (II. Origine et développement du système nerveux périphérique, p. 178—208.)

Houssay, F., '91, Etudes d'embryologie sur les Vertébrés. IV. Les fentes branchiales auditive, hyo-mandibulaire, spiraculaire et les somites mésoblastiques qui leur correspondent chez l'Axolotl, in: Bull. sc. France Belgique, V. 23, Pt. 1, p. 55—71, tab. 1—3.

Huxley, T. H., '58, The Croonian Lecture. — On the theory of the Vertebrate skull, in: Proc. Roy. Soc. London, V. 9, No. 33, p. 381—457, 10 figs.

Kastschenko, N., '88, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos, in: Anat. Anz., Jg. 3, No. 16, p. 445—467.

Killian, C., '91, Zur Metamerie des Selachierkopfes, in: Verh. anat. Ges., V. 5, p. 85—107, 25 Fig.

Kupffer, C., '86, Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten, in: SB. Akad. Wiss. München, math.-phys. Cl., 1885, p, 469—476.

— '88, Ueber die Entwicklung von Petromyzon Planeri, ibid. V. 18, p. 71—79.

— '90, Die Entwicklung von Petromyzon planeri, in: Arch. mikr. Anat., V. 35, Heft 4, p. 469—558, tab. 27—32.

— '91, Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten, in: Verh. anat. Ges., V. 5, p. 22—25.

— '92, Entwicklungsgeschichte des Kopfes, in: Anat. Hefte, Abth. 2, Ergebn. Anat. Entw., V. 2, p. 501—564.

— '93, Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio, an Medianschnitten untersucht. Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 1, München und Leipzig, IV + 95 pp., 9 Taf.

— '94, Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. Studien z. vergl. Entwicklungsgesch. d. Kopfes d. Kranioten, Heft 2, München und Leipzig, 79 pp., 12 Taf.

— '96, Entwicklungsgeschichte des Kopfes, in: Anat. Hefte, Abth. 2, Ergebn. Anat. Entw., V. 5, p. 562—618, 4 Abbild.

Locy, W. A., '94, The optic vesicles of Elasmobranchs and their serial relation to other structures on the cephalic plate, in: Journ. Morph., V. 9, p. 115—122.

— '94a, Metameric segmentation in the medullary folds and embryonic rim, in: Anat. Anz., V. 9, No. 13, p. 393—415, 11 Fig.

— '95, Contribution to the structure and development of the Vertebrate head, in: Journ. Morph., V. 11, No. 3, p. 497—594, tab. 26—30.

— '97, Accessory optic vesicles in the Chick embryo, in: Anat. Anz., V. 14, No. 5, p. 113—124, 9 Fig.

Marshall, A. M., '78, The development of the cranial nerves of the Chick, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 18, No. 69, p. 10—40, tab. 2, 3.

— '81, On the head cavities and associated nerves in Elasmobranchs, ibid. V. 21, p. 72—97, tab. 5, 6.

— '82, The segmental value of the cranial nerves, in: Journ. Anat. Physiol., V. 16, p. 305—354, tab. 10. Also in: Stud. biol. Lab. Owens College, V. 1, 1886, p. 125—169.

McClure, C. F. W., '89, The primitive segmentation of the Vertebrate brain, in: Zool. Anz., Jg. 12, No. 314, p. 435—438.
— '90, The segmentation of the primitive Vertebrate brain, in: Journ. Morph., V. 4, p. 35—56, tab. 3.
v. Mihalkovics, V., '77, Entwicklungsgeschichte des Gehirns, Leipzig, 203 pp., 7 Taf.
Minot, C. S., '92, Human embryology, New York, XXIII + 815 pp., 463 figs. (p. 604—606.)
— '97, Cephalic homologies. A contribution to the determination of the ancestry of Vertebrates, in: Amer. Natural., V. 31, No. 371, p. 927—943.
— '96, Die frühen Stadien und die Histogenese des Nervensystems, in: Anat. Hefte, Abth. 2, Ergebn. Anat. Entw., V. 6, p. 687—738.
Neal, H. V., '96, A summary of studies on the segmentation of the nervous system in Squalus acanthias, in: Anat. Anz., V. 12, No. 17, p. 377—391, 6 Fig.
— '98, The segmentation of the nervous system in Squalus acanthias. A contribution to the morphology of the Vertebrate head, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 31, No. 7, p. 147—294, tab. 1—8, figs. 43.
Oppel, A., '90, Ueber Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle bei Anguis fragilis, in: Arch. mikr. Anat., V. 36, p. 603—627, tab. 30.
Orr, H. B., '87, Contribution to the embryology of the Lizard, in: Journ. Morph., V. 1, p. 311—372, tab. 12—14.
Platt, J. B., '89, Studies on the primitive axial segmentation of the Chick, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 17, No. 4, p. 171—190, 2 pls.
— '91, A contribution to the morphology of the Vertebrate head, based on a study of Acanthias vulgaris, in: Journ. Morph., V. 5, p. 79—112, tab. 4—6.
— '91a, Further contribution to the morphology of the Vertebrate head, in: Anat. Anz., V. 6, p. 251—265, 15 Fig.
— '94, Ontogenetische Differenzirung des Ectoderms in Necturus, Studie I, in: Arch. mikr. Anat., V. 43, p. 911—966, tab. 37—42.
— '96, Ontogenetic differentiation of the ectoderm in Necturus. Study II. On the development of the peripheral nervous system, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 38, p. 485—547, tab. 36—38.
Prenant, A., '89, Note sur l'existence des replis médullaires chez l'embryon du porc, in: Bull. Soc. Sc. Nancy, (sér. 2) V. 9, p. 84—93, 1 Pl.
Rabl, C., '85, Bemerkung über die Segmentirung des Hirnes, in: Zool. Anz., Jg. 8, No. 191, p. 192, 193.
— '89, Theorie des Mesoderms, in: Morph. Jahrb., V. 15, p. 113—252, tab. 7—9 u. 9 Fig.
— '92, Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes, in: Verh. anat. Ges., V. 6, p. 104—135, tab. 2 u. 4 Abbild.
Reighard, Jacob, '90, Development of the Wall-Eyed Pike, Stizostedion vitreum, in: Bull. Michigan Fish Comm., p. 1—66, tab. 1—9, figs. 64.

Remak, R., '55, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, Berlin, fol. 194 + XXXVIII pp., 12 Taf.

Sedgwick, A., '92, Notes on Elasmobranch development, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 33, p. 559—586, tab. 35.

Sewertzoff, A. N., '95, Die Entwicklung der Occipitalregion der niedern Vertebraten im Zusammenhang mit der Frage über die Metamerie des Kopfes, in: Bull. Soc. imp. Nat. Moscou, Année 1895, p. 186—284, tab. 4 et 5.

— '98, Die Metamerie des Kopfes von Torpedo, in: Anat. Anz., V. 14, No. 10, p. 278—282.

Van Wijhe, J. W., '82, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes, in: Natuurk. Verh. Akad. Wiss. Amsterdam, V. 22, 50 pp., 5 Taf., 1883. Also separate, Amsterdam 1882, 50 pp., 5 Taf.

— '86, Ueber Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- und Reptilienembryonen, in: Zool. Anz., Jg. 9, No. 237, p. 657—660.

— '86a, Ueber die Kopfsegmente und das Geruchsorgan der Wirbelthiere, ibid. Jg. 9, No. 238, p. 678—682.

— '89, Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels, in: Anat. Anz., Jg. 4, No. 18, p. 558—566.

— '93, Ueber Amphioxus, ibid. Jg. 8, No. 5, p. 152—172.

Waters, B. H., '91, Some additional points on the primitive segmentation of the Vertebrate brain, in: Zool. Anz., Jg. 14, No. 362, p. 141—144.

— '92, Primitive segmentation of the Vertebrate brain, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 33, p. 457—475, tab. 28.

Wiedersheim, R., '93, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 3. Aufl., Jena, XX + 695 pp., 387 Fig., 4 Taf.

Zimmermann, W., '91, Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes, in: Verh. anat. Ges., V. 5, p. 107—113.

Explanation of Plates.

Plate 28—30.

List of Reference Marks.

1, *2*, *3*, *4* etc. metameric segments
a, *b*, *c*, *d* etc. external grooves that form dividing lines between segments
a', *b'*, *c'*, *d'* etc. internal dividing lines between segments
III, *IV*, *V* etc. cranial nerves
opt.n optic nerves
olf.pt olfactory pit
au.vs auditory vesicle
s', *s''* etc. somites
inf infundibulum
no.co notochord
gas.ga Gasserian ganglion
cil.ga ciliary ganglion
po.com posterior commissure
r dorsal groove that divides the primary fore-brain into prosencephalon and thalamencephalon
s dorsal groove that divides the thalamencephalon into an anterior and a posterior division
e right epiphysial vesicle
e' left epiphysial vesicle.

Plate 28.

All figures are of *Salmo purpuratus* (Pallas) except Fig. 9, which represents *Salmo fario* (Mitch.). All are × 60 diameters.

Fig 1. Encephalon of a dissected embryo with 29 somites, 19 days old. Right surface view. Segments 1, 2 and 3 represent the fore-brain, and 4 and 5 the mid-brain. The Anlage of the cerebellum is represented by segment 6.

Fig. 2. Dorsal view of the same encephalon that is represented in Fig. 1. The five segments of the fore- and mid-brain show in this view.

Fig. 3. Encephalon of a dissected embryo with 34 somites, 22 days old. Left surface view. The deep groove *f* forms the anterior limit of the medulla. The groove *c* marks the anterior limit of the mid-brain. The 3 segments in front of this are very distinct, and constitute the fore-brain. The optic nerve (*opt*) is attached to the ventral portion of segment 2.

Fig. 4. Anterior portion of a living embryo with 33 somites, 22 days old. Left profile view. Segment 6, the cerebellum, and segment 5, the anterior segment of the mid-brain, show very distinctly.

Fig. 5. Anterior portion of a living embryo with 35 somites, 23 days old. Dorsal view. This figure is sketched from two points of view as indicated by the ⇒ in Fig. 6. The eleven encephalic segments (*1—11*) are separated by transverse grooves that show very distinctly.

Fig. 6. Left profile view of the same embryo that is represented in Fig. 5. The dorsal groove (*f*) has become very distinct. This groove marks the anterior limit of the medulla.

Fig. 7. Anterior portion of a living embryo with 40 somites, 26 days old. Dorsal view, sketched from one point of view. Since the embryos curve ventrally to conform to the spheroid yolk the medulla, in this figure, appears fore-shortened. The 3 segments (*1, 2, 3*) of the fore-brain are very marked on the inner encephalic surface. On this surface the limits of the 2 segments that form the mid-brain (segments 4 and 5) are also distinct.

Fig. 8. Encephalon of a dissected embryo with 42 somites, 27 days old. Left surface view. The groove *c* marks the anterior limit of the mid-brain. The external surface appears unsegmented. The 3 segments of the fore-brain (segs. 1, 2 and 3) can still be counted. Segment 2 has become more wedge-shaped as compared with younger stages.

Fig. 9. *Salmo fario.* Anterior portion of a living embryo with 55 somites, 38 days old. Right profile view. The 5 segments of the fore- and mid-brains (segs. 1—5) show on the inner surface of the brain through the transparent brain wall.

Fig. 10. Right half of the anterior portion of a divided embryo with 31 somites, 20 days old. The internal surface of the encephalon is exposed to view. The groove *c* marks the anterior limit of the mid-brain. The 3 segments of the fore-brain (segs. 1, 2 and 3) affect the ventral as well as the dorsal zone. The optic stalk (*op.n*) is connected with segment 2. Compare this figure with Fig. 1, external surface of an encephalon one day younger.

Fig. 11. Right half of the anterior portion of a divided embryo with 33 somites, 22 days old. Internal surface of encephalon exposed to view. The groove *f* marks the anterior limit of the medulla. All 6 segments in front of this groove can be counted. Segment 2 expands to form the infundibulum.

Fig. 12. Left half of the anterior portion of a divided embryo with 37 somites, 24 days old. Internal surface of encephalon exposed to view. Compare this figure with Fig. 8, that shows the external surface of an encephalon 2 days older.

Fig. 13. Right half of the anterior portion of a divided embryo with 39 somites, 26 days old. Internal encephalon surface exposed. Compare this figure with Fig. 8, which shows the external surface of an encephalon of the same age.

Fig. 14. Left half of the anterior portion of a divided embryo with 44 somites, 28 days old. Internal view of encephalon.

Fig. 15. Left half of the anterior portion of a divided embryo with 54 somites, 36 days old. Internal encephalic surface exposed to view. Segments of the medulla (*7—11*) have passed ventrad. The posterior commissure has appeared at *c*. The transverse groove that formed the dividing line between segments 3 and 4 has disappeared. Secondary folds have formed in the lateral walls of the infundibulum.

Plate 29.

All figures are of the chick embryo. Figures 16—19 are × 27 diameters; the remaining figures (20—33) are × 50 diameters.

Fig. 16. Dorsal view of an embryo with 1 somite, 21 hours old. The neural segments can be traced not only across the wide neural groove, but some distance laterally into the adjacent tissue.

Fig. 17. Dorsal view of an embryo with 2 somites, 22 hours hold. The neural groove is better defined than in the preceding figure.

Fig. 18. Dorsal view of an embryo with 3 somites, 23 hours old. The segments are very pronounced along the neural crests, but can be traced across the base of the neural groove.

Fig. 19. Dorsal view of an embryo with 4 somites, $23^1/_2$ hours old. The neural groove is about to close. Along the margins of this groove the segments appear more distinctly than they do in younger forms.

Fig. 20. Anterior portion of the neural groove of the same embryo as represented by Fig. 19. Right profile view. The optic evagination covers the first 3 segments. Transverse external and internal grooves form the dividing lines between adjacent segments.

Fig. 21. Left half of the anterior portion of the divided neural groove of an embryo with 3 somites, 23 hours old. Internal surface exposed to view. This surface is distinctly divided into joints by transverse depressions or constrictions that pass across the divided neural axis.

Fig. 22. Anterior portion of the neural tube of an embryo with $5^1/_2$ somites, 24 hours old. Dorsal view. *a*, *b*, *c* etc. mark the segmental grooves, and *1*, *2*, *3* etc., the neural segments. The optic evaginations distinctly cover the three anterior segments.

Fig. 23. Right surface view of the same encephalon as represented by Fig. 22. The segments are found to encircle the neural axis. The third segmental groove divides the optic evagination.

Fig. 24. Left half of the same neural tube represented by Figs. 22 and 23. Internal surface exposed to view. The segmentation is especially distinct along the thick dorsal margin. Two transverse ridges

(*c'*, *e'*) have appeared on this surface. They mark the posterior limits, respectively of fore- and mid-brains. The dorsal margins give evidence of 3 segments in the former (*1*, *2*, *3*) and 2 segments in the latter (*4*, *5*).

Fig. 25. Encephalon of an embryo with 6 somites, $25^1/_2$ hours old. Dorsal view. The neural groove is closing. *c* and *e* mark the posterior limit of fore- and mid-brains. As in Fig. 24, 3 segments can be counted in the former (*1*, *2*, *3*) and 2 in the latter (*4*, *5*).

Fig. 26. Right surface view of the same encephalon as represented by Fig. 25. The second encephalic groove affects the base of the optic evagination. The latter appears divided.

Fig. 27. Left half of the same encephalon represented by Figs. 25 and 26. Internal surface exposed to view. Internal segmental lines appear as transverse ridges (*c'*, *e'*, *g'* etc.). 11 encephalic segments are distinctly present along the thick dorsal margin (*1—11*).

Fig. 28. Encephalon of an embryo with 7 somites, 26 hours old. Dorsal view. The 3 anterior segments can be detected along the dorsal margin. Laterally the optic expansions have obliterated these segments.

Fig. 29. Right surface view of the same encephalon as represented by Fig. 28. In this position all of the neural segments can be seen (*1—11*). The component segments of the fore-brain (*1*, *2*, *3*) and of the mid-brain (*4*, *5*) are well defined.

Fig. 30. Encephalon of an embryo with 11 somites, 29 hours old. Dorsal view. The 3 anterior segments have disappeared. *c* represents the posterior limit of the fore-brain. It will be observed that the optic expansion is now confined to the distal portion of this brain.

Fig. 31. Right surface view of the same encephalon as represented in Fig. 30. The dividing groove between the 2 segments of the mid-brain (*4*, *5*) is about to disappear.

Fig. 32. Encephalon of an embryo with 14 somites, 33 hours old. Dorsal view. The mid-brain now appears unsegmented. Optic evaginations are now connected with the anterior portion of the fore-brain. The dividing line between segments 6 and 7 cannot be seen in this view.

Fig. 33. Right surface view of the same encephalon as represented in Fig. 32. The dividing line between segments 6 and 7, which does not appear in the dorsal view, can be seen in this position. Segment 6 represents the cerebellum. Segment 9 has become wedge-shaped, and in older stages serves as an anatomical landmark.

Fig. 34. Encephalon of an embryo with 16 somites, 36 hours old. Ventral view. Dividing line between segments 6 and 7 is very faint.

Fig. 35. Right surface view of the same encephalon as represented in Fig. 34. Dividing line between segments 6 and 7 can be better seen in this position than in the ventral view (Fig. 34)

Plate 30.

Fig. 36. Encephalon of a chick embryo, 39 hours old. Dorsal view. × 50 diameters. Dividing line between segments 6 and 7 has now become very distinct.

Fig. 37. Encephalon of chick embryo, 43 hours old. Right profile view. × 50 diameters. The 6 segments of the hind-brain are sharply defined. Segment 6 represents the medulla. Segment 9 is wedge-shaped. The 4th ventricle has appeared, covered by a thin roof.

Fig. 38. Dorsal view of the same encephalon as represented by Fig. 37. × 50 diameters. A dorsal constriction (*r*) has appeared in the primary fore-brain, dividing this region into prosencephalon and thalamencephalon.

Fig. 39. Right profile view of the encephalon of a chick embryo, 47 hours old. × 50 diameters. Limits of the neural segments in the medulla are sharply defined. The dorsal constriction (*r*) divides the primary fore-brain as described in Fig. 38.

Fig. 40. Encephalon of a chick embryo, 50 hours old. Right profile view. × 36 diameters. A dorsal groove (*s*) has appeared, dividing the thalamencephalon. These large anterior divisions are very different, however, from the neural segments of the medulla (*6—11*). Failure to recognize this has led to confusion.

Fig. 41. Encephalon of a chick embryo, 80 hours old. Right surface view. × 19 diameters. The segments of the medulla are about to disappear. Segment 6 represents the cerebellum and forms the anterior boundary of the 4th ventricle. The portion between *c* and *r* represents the thalamencephalon and is divided by the groove *s* as represented in Fig. 40. The portion in front of *r* represents the prosencephalon. A median furrow in the dorsal region has divided this into the right and the left lobes of the cerebrum.

Fig. 42. Parasagittal section through the anterior portion of *Salmo purpuratus*, 22 days old. × 60 diameters. Segment 6 represents the cerebellum. Five segments (*1—5*) can be counted in front of this. Segments 1, 2, 3 represent the fore-brain, and segments 4 and 5 represent the mid-brain.

Fig. 43. Horizontal section through the head of *S. purpuratus*, 26 days old. × 60 diameters. The section divides the right eye, but passes dorsal to the left eye. It passes through the dorsal encephalic region, therefore segment 2 is narrow and segment 3 is broad. Compare this with Fig. 13, Plate 1.

Fig. 44. Horizontal section through the anterior portion of a chick embryo with 4 somites, $23^1/_2$ hours old, with open neural groove. 11 neural segments are present (*1—11*). The dividing lines between these segments appear as external and internal transverse grooves. Compare this with Figs. 19 and 20 representing an embryo of the same age as Fig. 44.

Fig. 45. Horizontal section through the right wall of the medulla of a chick embryo with 14 somites, 33 hours old. × 275 diameters.

The internal ridge just opposite the external groove *g* has at its apex a groove *g'*. These grooves mark the dividing line between neural segments 7 and 8. Compare this with Fig. 46.

Fig. 46. Horizontal section through the left wall of the medulla of *S. purpuratus*, 22 days old. × 275 diameters. The external and internal grooves (*g* and *g'*), as in Fig. 45, mark the dividing line between neural segments 7 and 8.

Fig. 47. Transverse section through the head of *S. purpuratus*, 31 days old. The section passes through the region of the mid-brain and shows on the left side the oculomotor nerve (*III*) and its connection with the brain.

Fig. 48. Horizontal section through the cerebellum (segment 6) and adjacent segments of *S. purpuratus*, 23 days old. The right side only is represented, and shows the connection of the anterior root of the right trigeminal nerve with the crest of the cerebellum and the Gasserian ganglion.

Fig. 49. Horizontal section through the head of *S. purpuratus*, 31 days old. On the left side the section shows the union of the fifth pair of cranial nerves with segment 7 and the seventh and eighth pair with segment 9.

Fig. 50. Horizontal section through the head of a chick embryo, 40 hours old. The figure represents only the right side, and shows the union of the fifth pair of nerves with the posterior portion of segment 7, the union of the seventh and eighth pair with the posterior portion of segment 9, and the union of the ninth pair with segment 11.

Corrigendum

page 421, line 7 from top, for "They" read "The".

On the Reproductive System of Planaria simplissima, a new species.

By

Winterton C. Curtis, Baltimore.

With Plates 31 and 32.

The Planarian which forms the subject of this study was found in a mountain stream (West Brook) near Williamstown Mass. Its external features do not correspond with any descriptions which I have found of American or other forms, nor is the internal anatomy like that described elsewhere. Dr. Wm. Mc M. Woodworth of Harvard University, after examining the living specimens and my drawings of the internal anatomy, assures me that it is unlike any form with which he is acquainted. I shall therefore describe it as a new species of the genus *Planaria.*

Planaria simplissima n. sp. Color uniform slate to slate black, no mottling. Pigment wanting over the eyes which appear as two crescentic areas set facing outward at an angle of about 45° to the axis, and are of a light gray color contrasting sharply with the darker surface. Anterior end blunt. No lateral cephalic appendages, but slight median anterior projection. Width at head almost as great as at widest part, increasing uniformly from head backwards until greatest width is reached about the middle, thence tapering to a pointed posterior end. Specimens found as long as 8 mm, when fully extended. Ratio of length to width 3 : 1. While the distance between the dorsal and ventral surfaces in the living specimens is hard to estimate the worm is relatively thick and less flattened than such a form as *Planaria maculata.* Mouth $^1/_3$ the total length from the posterior end. With the exception of the

reproductive organs, upon which the identification should be based, no part of the internal anatomy differs greatly from what is found in other forms. The gut, muscular systems, etc. conform to the simplest Triclad type, which is to be correlated with the simple structure of the reproductive organs. Testes few, at season observed 4—5 on either side, arrangement irregular. Ovaries about $^1/_4$ of total length from the anterior end, often consisting of disconnected lobes. No secondary sheath about the penis, relation of penis to atrium an exact repetition of pharynx to its atrium. Vagina entering atrium in the upper posterior region. Uterus a straight tube extending forward above the atrium and without terminal enlargement. Short common oviduct passing posteriorly, quickly dividing and curving forward on either side. No accessory glands other than the shell gland of the vagina.

The Reproductive System.

It was the purpose of this study to work out the anatomy of the male and female reproductive organs in *Planaria simplissima* and follow during the winter months any changes occurring in the structure or activity of either system preparatory to the reproductive season. As the work progressed some facts were learned regarding the anatomy of other parts.

I. Anatomy.

The male system, shown in the general figures (Pl. 31, Figs. 1 and 8), consists of testes, fine testicular canals, vasa deferentia, seminal vesicles and penis. So far as I have ascertained it does not possess accessory glands at any point.

The testes are lobed follicles situated in the dorsal part of the body parenchyma and are in every way like the follicular testes typical for other Triclads. Their position and relative size will be seen in the figures just referred to. The points worth noting are their small number, irregular arrangement and connection with the vasa deferentia.

They are few in number when compared with other forms. Lang ('81) describes 25 on either side in *Gunda segmentata*, Ijima ('84) describes them in *Planaria polychroa* as closely packed together even to the tail, Woodworth ('91) in *Phagocata gracilis* as very numerous, and Wheeler ('94) 60—100 on either side in *Bdelloura candida*. *Syncoelidium pellucidum* is figured by the last author as having a

testis in almost every space between the lobes of the gut and averaging 14 on either side, the smallest number I have found any record of. In *Planaria simplissima* in average taken from 15 specimens in which they were counted gave 9 for the entire number. The total on the right side of the 15 specimens was found, when averaged, to come within a fraction of a similar average for the left side and my count would therefore represent $4^1/_2$ on either side.

There is a wide degree of individual variation in the entire number, the number on a side and their distance from each other. In the specimens counted the entire number ranged from 4 to 12, the number on a side from 1 to 6. Although the distance between the follicles is irregular they occur within a well defined area. The most anterior is near the ovary, sometimes a short distance in front, more often just outside or above, the most posterior usually near the free end of the pharynx. They are always dorsal to the gut lobes and lie above or just outside the line of either vas deferens. Pl. 31, Fig. 8 shows as much regularity as is usually met with in their distance from each other, while Pl. 31, Fig. 1, is more nearly representative of the typical irregularity. Both the figures will show the area over which the follicles are distributed. A pairing of follicles on opposite sides of the animal exists only at the anterior end where the head testes of a side and sometimes the one following has a corresponding follicle at about the same point on the other side (Pl. 31, Fig. 1 *te 1* and *te 2*). From the foregoing it is evident that the only regular arrangement of the testes is in their position dorsally between the gut lobes and in their restriction to a limited area immediately over the line of each vas deferens. In a form with a larger number of follicles closely packed together this would be all one might expect, but with the small number and their distance apart such that no crowding is possible, more regularity should be apparent if there is any metameric arrangement in this form. The fact that the head testes are paired does not seem to be an indication of metamerism, but rather to fulfill the condition of bilateral symmetry, which would make the germinal elements extend about the same distance forward on either side.

While the connection of the testes with the vasa deferentia is somewhat like the condition given by Chichkoff ('92, p. 520) for *Planaria montana* and presents the same general arrangement as other Planaria, it is almost diagrammatically shown in *Planaria simplissima* because of the small number of the follicles and their isolated position. Each seminal

vesicle, with greatly reduced diameter, is prolonged forward as the vas deferens and terminates in the testicular canal of the most anterior testis, with the other follicles opening into the duct along its length as is shown on (Pl. 31, Figs. 1 and 8). In *Planaria montana*, however, the testes are restricted to a region between the ovaries and the insertion of the pharynx and are much more numerous. CHICHKOFF ('92, p. 521) shows that there are two modes of communication between the testes and vasa deferentia in the fresh water as in the land forms (*Bipalium*, MOSELEY, '74, and *Geodesmus*, KENNEL, '79), first by a direct opening, and second by a short canal and that the two are not essentially different the canal being found where the follicles are somewhat removed from the vas deferens. In fact they are sometimes found side by side in the same animal (*Pl. montana* and *Planaria lactea* CHICHKOFF, '92).

In *Planaria simplissima* the communication is effected by the elongated canals alone and it is possible (Pl. 31, Fig. 7) to trace the course of a downward prolongation from the wall of each follicle connecting it with the vas deferens. The testis, lying in the parenchyma a short distance below the dorsal surface of the body (Pl. 32, Fig. 10), has its epithelial wall of sperm-mother cells (*ep*) drawn out on the lower side and continued into a canal (*tc*) which in longitudinal section often shows its lumen cut open. This canal passes between the gut-lobes and communicates with the vas deferens (*vd*) after the manner shown. The entire length of a canal is not often found in a single section as in the figure just quoted, but can be traced in serial sections. While this is the arrangement most frequently met with, not uncommonly the outlet is effected through a neighboring follicle (Pl. 31, Fig. 2 *te 3*, and Pl. 32, Fig. 13 *te 3*). I have seen only one case, however, where there was a double connection of any sort (Pl. 32, Fig. 13 *te 1* and *te 2*).

These testicular canals or vasa efferentia were found in a large majority of the follicles examined. They are difficult to follow unless cut longitudinally and as the angle at which they enter the vas deferens varies greatly no possible plane will cut all in longitudinal section. Pl. 31, Fig. 7, represents a remarkable case where parts of four out of the five testicular canals of one side appeared in a single section. The fifth follicle, however, was some distance removed from the vas deferens and its duct only made out after a careful search. It is shown by the dotted outline in Fig. 7, while in Fig. 8, just below, the testes, testicular canals, and vas deferens are seen as reconstructed from the sections of this series. I have repeatedly

found the connection in cases that seemed hopeless or established such a complicated arrangement as that shown on Pl. 32, Fig. 13, by following the fine tubules cut at a slight angle for many sections. More than this the outlet was found in the earliest stages examined (Pl. 31, Fig. 2 *te 1* and *te 3*). There seems therefore no reason to doubt that it is well established and exists from the first. This, in so far as it shows the testicular canal to be constant, is in line with the condition described by CHICHKOFF ('92, p. 522), where the walls of the testes collapse after they have finished their season of productiveness and the follicle is reformed later by the division of the few sperm-mother cells which remain between its epithelial walls.

When it is seen that the elongated canals are interchangeable with wider openings (*Pl. montana* and *Pl. lactea* CHICHKOFF, '92) a question regarding the identity of the epithelium of the testes with the lining of the finer canals and vasa deferentia can hardly be raised. That the tubules connecting one follicle with another in *Planaria simplissima* are of germinal epithelium is evident from the fact that the shorter ones often show small cavities with sperm-mother nuclei in the walls (Pl. 31, Fig. 2 *tc* and *tc'*). Similar connections of a greater length cannot be considered of a different nature (Pl. 32, Fig. 13 *tc*). The germ cells make an epithelial lining for that part of every follicle where they are not actually dividing (Pl. 31, Fig. 2, and Pl. 32, Fig. 10) and this germinal epithelium passes into the testicular canals in exactly the same way as into the tubules connecting one follicle with another which have been shown to be germinal. If the epithelium of the vasa deferentia is equivalent to the epithelium of the finer canals and to that lining the testes, the seminal vesicles are to be regarded in the same light when it is found that their lining is identical with that of the vasa deferentia and continuous with the epithelium of the canals from the posterior testes (Pl. 31, Fig. 8 *te 5*).

The position and extent of the vasa deferentia is shown in the general figures as *vd*. They lie just outside and above the main nerve trunks on the ventral side and extend forward as prolongations of the seminal vesicles terminating in the testicular canal of the most anterior follicle of either side. There is a well defined lumen along the entire length, although its diameter varies even in the same worm as does the size of the duct (Pl. 31, Figs. 5 and 6 *vd*) and may even present enlargements in the nature of secondary seminal vesicles filled with spermatozoa (Pl. 31, Fig. 1 *en*). During the period in which specimens were examined the lumen was always present and

the duct never found in the condition of a solid rod of cells. The continuity has been demonstrated in the following way. In longitudinal series the portion of the duct found in each section was carefully drawn with a camera at its proper place after the manner shown in Pl. 31, Fig. 7. The results were afterwards transferred to a slip of paper and the entire tube thus represented by a series of short lines each giving what appeared in a single section. These lines were numbered to correspond with the section where they were found and the duct shown to be continuous from the seminal vesicle at its posterior end to the most anterior testes. I have applied this method to worms taken at different times and am certain that during the months in which specimens were examined the vas deferens is continued forward without any breaks. Moreover the testicular canals were found in all the worms where an attempt was made to follow them and specimens thus examined extend over the whole period.

The seminal vesicles (Pl. 31, Figs. 1 and 8 *sv*) are simple enlargements of the vasa deferentia in no wise different from the smaller ones sometimes found higher up (Pl. 31, Fig. 1 *en*). They are somewhat convoluted and bend around behind the pharyngeal apparatus with a sharp decrease in diameter as they near the mid-line. Where the two unite at the base of the penis there is a slight enlargement (*e*) surrounded by a tangle of muscle fibres, similar to that described by Ijima ('84, tab. 21, fig. 5, p. 408), which is the only point at which there is any trace of musculature in connection with the male ducts, except that around the penis lumen. The lining of the seminal vesicles and vasa deferentia (Pl. 31, Figs. 5 and 6 *vd*) is a definite epithelium with no cell outlines apparent and the same in appearance as that of the finer canals or certain portions of the testicular epithelium (Pl. 32, Fig. 10). The nuclei (*n*) are characteristic being oval in shape and showing a granular arrangement of the chromatin by which they are easily distinguished from those of the surrounding parenchyma.

The penis (Pl. 31, Figs. 1 and 8 *p*) is plug-shaped almost filling the atrium and extends into that cavity without a secondary sheath of a ny kind, in exactly the same way as the pharynx into the pharyngeal pocket. Its lumen derived from the enlargement at the meeting of the two seminal vesicles is of uniform diameter and lined with small cuboidal cells (Pl. 31, Fig. 3 *l*) similar in appearance to the larger cells lining the atrium (*aep*) with which layer they are continuous through the flattened epithelium covering the penis (*ep*). While

there is no sharp transition between the epithelium of the seminal vesicles and that of the penis lumen the latter is somewhat columnar, shows the cell outline and seems to resemble more the epithelium of the atrium. The musculature is shown on Pl. 31, Fig. 3, where a sector of the penis and atrium in cross section are represented in their relation to the dorsal wall of the animal. Just beneath the outer epithelium is a strong circular layer (*cmp*) and following this a very much weaker system of scattered longitudinal fibres *lmp*). Both are continuous at the base of the penis with similar layers investing the atrial cavity (*acm* and *alm*) and the outer is continuous at the free end of the penis with the circular layer around the lumen (*cl*). This circular layer of the lumen is at places found gathered up into bundles that run out as radial muscles (*ra*). The musculature of the penis is therefore built from the two layers of the atrial cavity. The same two layers are continued into a strong musculature for the vagina, from which they follow the uterus as a more delicate investment (Pl. 31, Fig. 3 *um*), but do not extend to the oviducts.

The atrial chamber (Pl. 31, Figs. 1 and 8 *at*) is lined with cuboidal epithelium resting on a delicate basement membrane, beneath which are the circular and longitudinal muscle systems just mentioned (Pl. 31, Fig. 3). The genital pore (Pl. 31, Fig. 8 *ap*) connecting the chamber to the outside is a canal of some length surrounded at its ventral end by a sphincter muscle formed from the fibres of the transverse and diagonal layers of the sub-dermal musculature. Radial fibres are present along its length and the strong circular fibres of the sphincter are continuous with the corresponding layer of the atrium. The rhabdites disappear at the mouth of the pore and the epithelium of the chamber shows no corresponding structure. The only other opening to the atrium that of the vagina (*va*) will be described with the female organs.

The female reproductive system consisting of ovaries, oviducts, vitellaria, uterus and a vagina with its shell-gland is best seen in the reconstruction shown on Pl. 31, Fig. 1.

The ovaries are irregularly lobed masses situated just inside and above the longitudinal nerve-trunks and directly under or behind the fourth gut-lobe of either side. They are not always compact and frequently consist of straggling lobes irregularly connected with each other and with the head of the oviduct. This condition reaches an extreme when a short distance behind the ovary proper similar masses

are found having no apparent connection with the ovary or oviduct (Pl. 31, Fig. 1 *ov''*), but showing ova in various stages of development (Pl. 32, Fig. 9 *ov''*). While the mass of the ovary is solid with no such cavity as that in the testis, the lumen of the oviduct curves around as it enters and is often continued a short distance posteriorly as a central cavity which may divide into two or three short branches extending in the direction of largest lobes (Pl. 31, Fig. 4 *l*). Within are ova in various stages and filling the spaces between them a mass of protoplasm in which are embedded smaller nuclei (Pl. 31, Fig. 4, and Pl. 32, Fig 9 *n*). Whether these represent undeveloped germ-cells as Ijima ('84, p. 412) believed, or a connective tissue net-work as Woodworth ('91, p. 34) speaks of them, I am unable to say. They certainly serve the latter purpose in the stages of the ovary examined. The fact that the youngest ova are found as nuclei having no cell outline, but embedded in the mass of protoplasm, after the manner which Chichkoff ('92, p. 526) describes for the whole ovary at an early stage "sous forme de simples cellules disposées au sein d'un protoplasma", makes it hard to separate the small dense nuclei with a definite nucleolus and no cell wall (Pl. 32, Fig. 9 *a*), which are certainly ova, from others having their protoplasm in scattered granules of exactly the same appearance but no nucleoli (*n*).

Starting with the first stage *a* in which it is possible to identify the young ova, the next step, judging from the relative size, is the appearance of the cell wall and a gradual increase in all the dimensions until the conditions shown as *b* in the figures of the ovary obtains. At about this point there seems to be considerable nuclear activity for the cells show their chromatin in irregular strings (*b*) and finally in long threads tangled through the center of the cell (*b'*). I have not worked out the relation of the chromatin and base my statement that the activity occurs at this point solely upon the fact that it was noted in cells midway between the smaller stages and the larger ova (*d*). From the long threads the chromatin seems to go back to an irregular scattered condition and following this comes a clearing up of the nucleus, until the condition shown as *d* in all the figures obtains, while the cell increases in size. The nucleus has now reached the typical condition in a developing ovum, with a nucleolus and its chromatin in scattered granules of varying size.

A striking feature in ova of all stages after the appearance of the cell-wall is an increasing number of what seem to be vacuoles containing irregular masses, which may be in turn vacuolated, or

globules of different degrees of refraction (Pl. 32, Figs. 9 and 11 *v*). These vacuoles occur in great numbers at the peripheral parts of the cytoplasm in every large ovum. As they were found in material killed in plain corrosive sublimate there would seem to be nothing in the reagent used to produce such an effect. My preparations in which these are shown were studied by the late Dr. Arnold Graf who believed them to be vacuoles and to indicate some important activity of the growing ovum. He was not of the opinion, however, that the masses within them represented nuclei in process of absorption after the manner described by Brooks ('93, p. 223) in the maturation of the egg of *Salpa*, which is the idea I am inclined to adopt from the way the nuclei of the supporting substance surround the ova. In this connection it is of interest to note that small clear spaces of exactly similar appearance are often found in the cytoplasm of the large yolk cells during the stages of the vitellaria examined (Pl. 32, Fig. 9 *yc*).

The oviducts (Pl. 31, Figs. 1 and 8 *od*) are delicate tubules of a connective tissue substance similar to that surrounding the ova and continuous with it where the oviduct leaves the ovary at its upper and outer portion (Pl. 32, Fig. 9). Passing backward just above the longitudinal nerve-trunks they begin to converge slightly, opposite the free end of the pharynx, and on nearing the mid-line behind the genital atrium turn sharply to run forward mounting dorsally at the same time and immediately unite into a short common oviduct (*cod*). This can be seen best in the lateral view of the organs represented in Pl. 31, Fig. 8. The common oviduct strikes the vagina (*va*) from behind at a right angle, opposite to the entrance of the uterus (*ut*), forming with the latter the arms of a "T" of which the vagina is the upright. The vagina passes downward and forward to enter the posterior and dorsal part of the atrial chamber just above the canal-like pore to the outside. The continuity of the oviduct has been demonstrated by the method used for the vas deferens. There is a well defined lumen along the whole length, but the outer boundary of its wall is less distinct. This oviduct wall was a riddle to me from the first and was only solved through the structure of the young yolk-glands. There is between the vitellaria, oviduct and ovary such an intimate relation that they must be described as a whole, but in the vitellaria the structure is found reduced to its lowest terms and when they are understood the other two are easily interpreted.

The earliest condition of the yolk glands observed were short

blunt processes of the oviduct wall (Pl. 32, Fig. 11 *ygl*). Later they become a much branched syncytium holding within it a few large yolk cells and connected with the oviduct at many points (Pl. 31, Figs. 1 and 8, and Pl. 32, Figs. 9 and 14 *ygl*). Where the branches are continuous with the oviduct the structure of the two is seen to be identical and the wall of the oviduct considered as such a delicate syncytium is intelligible. Sections through the ovary show that it consists of a ground substance in which the ova are embedded. At the head of the oviduct the ground-substance is found to be directly continuous with the oviduct wall and the same in structure (Pl. 32, Fig. 9). It seems therefore that the syncytium is continued out into the ovary in the same way as into the yolk glands. Where the ovary is found in a scattered condition (Pl. 32, Figs. 9 and 11) this is all the more striking and parts of the ovary are directly comparable to the vitellaria in their relation to the oviduct (Pl. 32, Fig. 9 *ygl* and *ov''*). I am not able at present to give the carefull statement I should wish regarding the history of the germinal and vitelline elements. If the nuclei of the syncytium in which the yolk glands are found embedded become differentiated into yolk-nuclei (Pl. 32, Fig. 14 *yc*) transitional stages should be apparent. Instead of this I find the two kinds of nuclei almost always distinct and the yolk-cells seemingly produced by the multiplication of those already there. In any case one is impressed with the close resemblance in their actual arrangement and appearance between portions of the ovary and the yolk-glands.

The uterus, seen in the dorsal and lateral views of the system (Pl. 31, Figs. 1 and 8) is a slightly curved tube of uniform diameter very much like the finger of a glove. It lies dorsal to the sexual atrium in the parenchyma usually a little to one side of the mid-line and ends blindly opposite the union of the two vasa deferentia. Its walls are of large cuboidal cells resting on a delicate basement membrane (Pl. 31, Fig. 3 *uc*) beneath which are the fine circular and longitudinal muscle fibres previously mentioned as continuous with similar layers of the vagina. Regarding the function, it is of interest to note that the terminal enlargement between the pharyngeal and atrial chambers which in many forms presents a spacious cavity for the reception of eggs and spermatozoa does not exist and that spermatozoa are not found in the uterus but do occur all along the lumen of either oviduct (Pl. 31, Fig. 6, and Pl. 32, Figs. 9, 11 and 14 *spz*) and collected at the head in a compact mass almost within the ovary

(Pl. 31, Fig. 4 *spz*). While it seems probable from this that fertilization occurs in the oviduct a glance at the side view of the system (Pl. 31, Fig. 8) showing the relation of the common oviduct, uterus and vagina will show that with a slight contraction of the strong vaginal muscles the eggs coming out of the common oviduct would find a ready entrance into the cavity of the uterus.

The vagina formed by the union of the common oviduct and uterus (Pl. 31, Figs. 1 and 8 *va*) enters the atrial chamber in the posterior upper region. It is lined by an epithelium continuous with that of the genital atrium and similar to it in appearance. Through this epithelium is poured out the secretion of a large number of unicellular glands situated some distance away. These correspond to the long stalked "shell-glands" of the vagina which Bergendal ('92, p. 316) distinguishes from the "Eiweissdrüsen" of the uterus and uterine canal and are the same in position and appearance as those described by Lang ('81) for *Gunda* (tab. 14, fig. 56 *ew*) and Ijima ('84) for *Planaria polychroa* and *Dendrocoelum lacteum* (tab. 21, figs. 1 and 5 *edr*). The cells lie on all sides of the genital atrium in the periphery of an area bounded laterally by the two oviducts and anteriorly by the uniting vasa deferentia. Their long stalks converging on the vagina, as indicated by the arrows in Pl. 31, Fig. 1, unite into a mass composed of many parallel threads which passes through the epithelium on either side of the cavity. At these lateral areas a small amount is found spreading over the surface and the granular secretion is seen to cause the deeper staining which separates this part of the epithelium so distinctly from that above and below. Whether the secretion actually passes through the epithelial cells I cannot determine. They are so surcharged with it that the cell-outlines are not visible and the nuclei quite indistinct.

II. The Activity of the Reproductive System during the Winter.

Although specimens taken at frequent intervals from October to April were examined for any decided change, the results obtained in this line have been meagre and for the most part negative. The testes in different animals collected at the same time presented various degrees of development and the individual follicles of the same worm often showed almost as great differences. The several steps in the formation of the testes showing at first a solid compact mass of cells already connected with the vas deferens or with a neighboring follicle

and following this the appearance of a cavity (Pl. 31, Fig. 2 *te 3*) which increases in size as the cells are spread out in a thin epithelium until in a fully formed active follicle the cavity is almost full of daughter cells spermatids and a few fully formed spermatozoa (*te 2*), are the same as described for other Planaria. In worms taken during the last few days of October the majority of the follicles were well formed and early stages were no more numerous than at a later date. As Spring approached only a few were found where the sperm-mother cells seemed to have passed their period of greatest activity and to be no longer dividing. It must be said therefore that there has been a slow production of spermatozoa all the Winter and that the condition of the testes remains about the same during the period.

The central cavity of each follicle is usually filled with daughter cells, developing spermatids and a few adult spermatozoa. The spermatozoa are frequently met with in the testicular canals (Pl. 31, Fig. 2 *spz*), everywhere in the vasa deferentia (Figs. 5 and 6), and are always collected in a closely packed mass partially filling the seminal vesicles (Fig. 7 *spz*) to which it is evident they make their way soon after reaching maturity. The vesicles did not show any very decided increase in size, but in some worms taken during April they were larger than at any time during the Winter. My observations did not extend to the Summer and I am therefore not able to make any statement regarding their condition during the reproductive season.

Very much the same condition obtains in the female system. The ovaries of every worm showed ova in many stages (Pl. 31, Fig. 4, and Pl. 32, Figs. 9 and 11) and worms were killed in November with more large ova than any taken during April. The ova are probably slowly growing all Winter, but as in the case of the testes there is no marked change. The yolk-glands, from the condition of scattered cells enveloped in a stroma-like supporting substance (Pl. 32, Fig. 14), were found by the latter part of the Winter to have gained considerably in bulk by an increase in the number rather than in the size of their constituent cells. Evidence of their rapid growth is found in the frequent occurrence of two nuclei in a cell that shows no further signs of division (Pl. 32, Fig. 14 *yc*).

The uterus has shown no activity during the period. There is no secretion from the walls apparent in its lumen and spermatozoa have never been found there. Spermatozoa were found, however, in every worm examined, all along the oviducts and a mass of them

collected at its head close against the ovary (Pl. 31, Fig. 4 *spz*). The glands of the vagina show a slight secretion the passage of which through the epithelial walls has already been described. The epithelium of the atrium has shown no appearance of glandular activity at any time.

Worms were had in abundance up to the first of January, from then until the first of April we were unable to obtain them from out of doors and were obliged to rely upon those kept in the laboratory. They were found in small numbers during April, but since then none have been taken. The method of obtaining them was to place the ooze scraped from the masonry and woodwork on the upper side of an old dam, in an aquarium jar full of water. The worms crawl out upon the sides of the jar in a few days or even hours and can then be easily collected. Placing the jars in a warm room and in a dark closet failed to bring them out, so that it is not likely they remained hidden in the ooze during the time we were unable to obtain them.

III. Structure of the Muscle Fibres.

The only point which will be discussed under this head is the occurrence in the fibres of the main longitudinal system of certain dark areas, which I shall describe carefully but for which I am unable to give a satisfactory explanation. Three layers of muscle fibres are present just below the basement membrane: 1) a circular layer of fine fibres, 2) a layer of diagonal fibres slightly larger and crossing at the sides of the body as well as at the mid-line and 3) the main longitudinal consisting of the large cylindrical fibres shown on Pl. 32, Fig. 12. There is no differentiation apparent in the circular and diagonal muscles which is in accord with the observation of Lang ('81), Ijima ('84, p. 381) and Woodworth ('91, p. 22). These authors have, however, recorded in the substance of the longitudinal fibres a differentiation into "Rindenschicht" and a "Marksubstanz". Chichkoff ('92, p. 480) has described the fibres of the first two layers originating from a bipolar cell which grows at one end and shows (tab. 15, Fig. 10 *a*) fibres with a terminal enlargement, the nucleus. His statement of the subsequent history is that "plus tard cette fibre large et simple se divise en plusieurs (tab. 15, fig. 10 *b* and *c*) et cette division entraîne la disparition du noyau". The final condition therefore is what the others describe. He has shown (figs. 18 and 19 *nm*) the large fibres of the longitudinal system each with a single nucleus appearing as an enlargement near the middle of its length and sup-

poses them to be produced by a bipolar cell, like the one above described, but growing a both ends. I have figured on Pl. 32, Fig. 12, fibres from the main longitudinal system of *Planaria simplissima*, showing merely the outlines of the fibres and the dark areas, with no attempt to represent the fibrillæ or any of the finer structure. The fibres are very commonly branched after the manner shown and the dark areas almost as distinct as the black and white of the figure. These dark areas are perhaps in line with the differentiation observed by LANG, IJIMA and WOODWORTH, which CHICHKOFF discredits thinking they may have mistaken the supporting substance between the fibres for a "Rindenschicht". The fibres shown in the figure were so far from each other that it was impossible to mistake any supporting substance for a part of the fibre. Furthermore the dark areas are evidently within the fibre-substance, from the fact that the edge of the fibre in the region of such an area is much more definite with no increase in size. They occur at frequent intervals along the fibres when stained in iron haematoxylin after fixation in corrosive sublimate, and are almost as well set off as the black and white of the figure. The fibres were not cut longitudinally for any distance being of less diameter than the thickness of the section and hence could be studied entire. The dark areas appear on the upper surface of a fibre as a somewhat lighter spot (f) or are found as a much denser substance on either side (f'') as though the thin sheet first seen from a surface view were turned on edge. Again there occur other cases where the dark area has the appearance of only reaching up around one side to about the middle of the upper surface and showing darker on only one edge of the fibre (f'). In transverse section the muscle fibres are oval and often found with an inner transparent and an outer zone of a denser substance corresponding to what was seen in longitudinal view. The demonstration, however, is not so satisfactory as in the other case.

It does not seem that the appearances above described are due to a pathological condition or any extreme distortion caused by the reagents used, for the fibrillæ in the preparation from which they are described were beautifully preserved. In view of the carefull description of the muscles cited above from the work of CHICHKOFF one would not expect to find the nuclear material in such a condition. It can be said, however, that the dark areas are definite stainable portions of the fibre substance.

Conclusion.

The important feature of the reproductive system in *Planaria simplissima* is its almost diagrammatic simplicity. This is due to the small number of testes and testicular canals and the absence of accessory organs or glands other than the vaginal shell glands, in the region of the atrium and uterus. Because of the small number of testes the testicular canals are especially well shown. The small number of testes would make a metameric condition very evident, but an examination of many specimens shows that the arrangement is entirely irregular.

The ovaries are not compact, but composed of straggling lobes and portions are often found at a considerable distance behind the ovary having no apparent connection. One is struck by the close resemblance between such lobes and the branches of the yolk glands leading from the oviduct at its upper end. As the ova grow there appear in the cytoplasm an increasing number of what seem to be vacuoles containing globules of varying density or irregular shaped masses. Smaller vacuoles are sometimes found in the yolk-cells.

The uterus is a slightly curved tube of uniform diameter with no terminal enlargement. The arrangement of the common oviduct, uterus and vagina is such that the ova coming out of the oviduct could easily enter the uterus. The fact that spermatozoa were never found there but always found along the oviduct or collected at its head close against the ovary makes it unlikely that fertilization can occur in the uterus.

On the activity of the germinal elements from October to April only negative results were obtained. The condition throughout the period has been one of slow production of spermatozoa which make their way to the seminal vesicles as soon as mature and slow growth of the individual ova with no apparent increase in number.

With reference to other structures there were noted in the fibres of the main longitudinal system certain dark areas. These lie in the "Rindenschicht" of the fibre and possibly represent nuclear material.

I wish to acknowledge the assistance in matters of technique which was rendered me during the summer of 1898 by the late Dr. Arnold Graf, who was then connected with the Marine Biological Laboratory at Woods Holl Mass.

It was my great privilege to pursue a course of graduate study under the guidance of the late Dr. JAMES INGRAHAM PECK of Williams College and this study of anatomy was undertaken at his suggestion to aid in work of his own upon spermatogenesis in certain Planaria, which his death left unfinished, but which it is my purpose at some future time to complete. It is with the sincerest gratitude and appreciation that I acknowledge the aid and suggestion he gave me throughout the work of this paper.

Williams College, December 1898.

References.

1. Bergendal, D., Einiges über den Uterus der Tricladen, in: Festschrift Leuckart, p. 310—318, tab. 32. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1892.
2. Brooks, W. K., Memoirs from the Biol. Laboratory of the Johns Hopkins University. II. The Genus Salpa. The J. H. Univ. Press. Baltimore Md. 1893.
3. Chichkoff, Georges D., Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclads), in: Arch. Biol., V. 12, Fasc. 3, p. 435—568, tab. 15—20, Oct. 10, 1892.
4. Ijima, Isao, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süsswasser-Dendrocölen (Tricladen), in: Z. wiss. Zool., V. 40, Heft 3, p. 359—464, tab. 20—23. June 27, 1884.
5. — Ueber einige Tricladen Europas, in: J. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan, V. 1, p. 337—358, tab. 25. Tokyo, 1887.
6. Kennel, J., Die in Deutschland gefundenen Landplanarien Rhynchodesmus terrestris, O. F. Müller, und Geodesmus bilineatus Metschnikoff, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 5, Heft 2, p. 120—159, tab. 7, Dec. 15, 1879.
7. Lang, A., Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirundineen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 3, Heft 1, 2, p. 187—250, tab. 12—13, Dec. 9, 1881.
8. Moseley, H. N., On the anatomy and histology of the Land-Planarians of Ceylon, with some account of their habits, and a description of two new species, and with notes on the anatomy of some European aquatic species, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 164, p. 105—171, tab. 10—15, 1874.
9. Wheeler, W. M., Syncoelidium pellucidum, a new marine Triclad, in: J. Morphol., V. 9, No. 2, p. 167—194, tab. 8, Apr. 1894.
10. Woodworth, W. M., Contributions to the morphology of the Turbellaria. I. On the structure of Phagocata gracilis, Leidy, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard. Coll., V. 21, No. 1, p. 1—42, tab. 1—4, Apr. 1891.

Description of Figures.

Plates 31 and 32.

Reference Letters.

The figures have been reduced $^1/_2$ in the reproduction.

a, b, b', d stages of the growing ovum
acm circular muscles of the atrium
aep epithelium of the atrium
alm longitudinal muscles of the atrium
ap atrial pore
at atrium
bm basement membrane
c cell of vitellaria near wall of oviduct
cl circular layer of penis lumen
cmp circular muscles of penis
cod common oviduct
dep dorsal epithelium of body
e enlargement at the meeting of the vasa deferentia
en enlargement in vas deferens
ep epithelium
f, f' Stainable areas in the large muscle fibres
g gut
l lumen
lmp longitudinal muscles of penis
m dermal muscles
mo mouth
n nuclei
nc nerve chord
np nuclei of parenchyma
od oviduct
ov, ov', ov'' portions of the ovary
p penis
ph pharynx outline
pl penis lumen
ra radial fibres of penis lumen
rh rhabdites
rvd right vas deferens
sm sperm-mother cells
spc spermatide in testis
spz spermatozoa
sv seminal vesicles
tc, tc' testicular canals
te testis
tp tunica propria
uc uterus cavity
um muscles of uterus
ut uterus
v vacuole
va vagina
vd vas deferens
vep ventral epithelium of body
x an irregular outgrowth from the vas deferens
yc cells of yolk-glands
ygl yolk-glands

Plate 31.

Fig. 1. A reconstruction from sections of the reproductive system of *Planaria simplissima* seen from the dorsal aspect. The outline of the body is shown. The branches of the yolk-glands are omitted, but their connection with the oviducts at irregular intervals is indicated. B. and L. $^2/_3$ Obj., 2 In. eye-piece.

Fig. 2. Section through a testicular follicle with which are connected two smaller follicles. The section is taken in the longitudinal axis of the animal and shows the testicular canal leading into the vas deferens. The whole is represented in its relation to the dorsal body surface and the gut lobes. B. and L. $^1/_6$ Obj., 2 In. eye-piece.

Fig. 3. Part of a transverse vertical section through the region of the penis and uterus (see Fig. 1 or Fig. 8). The figure represents a sector of the penis and atrium with the uterus above in their relation to the dorsal surface of the body. B. and L. $^1/_{12}$ Obj., 2 In. eye-piece.

Fig. 4. Transverse section through an ovary and oviduct near their union, showing cavities in the ovary continuous with that of the oviduct. The relation to the ventral surface of the body is shown. B. and L. $^1/_6$ Obj., 1 In. eye-piece.

Fig. 5. Transverse section through the vas deferens showing spermatozoa in the lumen. B. and L. $^1/_{12}$ Obj., 1 In. eye-piece.

Fig. 6. Transverse section through opiduct and vas deferens showing spermatozoa in lumen of each and nuclei of the parenchyma surrounding the oviduct. B. and L. $^1/_{12}$ Obj., 1 In. eye-piece.

Fig. 7. A vertical longitudinal section near the line of one Vas deferens (see Fig. 1) in which portions of the testicular canals from four testes are seen. The position of the fifth follicle with its testicular canal leading to the seminal vesicle and the course of the Vas deferens are indicated by the dotted outlines. B. and L. $^1/_6$ Obj., 2 In. eye-piece.

Fig. 8. The left $^1/_2$ of the productive system in *Planaria simplissima* from a lateral aspect. Reconstructed from the series from which Fig. 7 is taken. The outline of the pharynx is shown and the dorsal and ventral surfaces of the body as they appear along the mid-line. The yolk-glands are shown as in Fig. 1. B. and L. $^1/_6$ Obj., 2 In. eye-piece.

Plate 32.

Fig. 9. A horizontal section through an ovary and oviduct where they unite. The irregular shape of the ovary is shown and a portion of it some distance away in the parenchyma with no discoverable connection. The connection of the yolk glands to the oviduct is also shown. B. and L. $^1/_{12}$ Obj., 2 In. eye-piece.

Fig. 10. Portion of a transverse section showing a testicular follicle with its testicular canal passing to the vas deferens. Repre-

sented in its relation to the dorsal surface, the gut-lobes, the oviduct and nerve chord. B. and L. $^1/_6$ Obj., 2 In. eye-piece.

Fig. 11. From a transverse section through an oviduct and ovary near the point of union. The scattered condition of the ovary is shown. An early stage of the vitellaria appears as a blunt process from the oviduct. B. and L. $^1/_6$ Obj., 1 In eye-piece.

Fig. 12. Two fibres from the main longitudinal system of the dermal musculature. The outline of the fibres is shown. With no attempt to represent the fibrillae or other structures. Within it are certain dark areas that lie in the 'Rindenschicht' of the fibre and may represent nuclear material. B. and L. $^1/_{12}$ Obj., 1 In. eye-piece.

Fig. 13. A longitudinal vertical section through the region of the testes of one side (see Fig. 1, Pl. 31), the course of testicular canals and vas deferens is shown by the dotted lines. One of the testes has a double connection with the vas deferens. B. and L. $^1/_6$ Obj., 2 In. eye-piece.

Fig. 14. A horizontal section through an oviduct near the posterior end, showing spermatozoa in the lumen and the connection with branching strings of the yolk-glands. B. and L. $^1/_{12}$ Obj., 2 In. eye-piece.

Zur Entwicklungsgeschichte der Echinococcusköpfchen.

Von

Richard Goldschmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut München.)

Hierzu Tafel 33 und 1 Textfigur.

In der neuesten Darstellung der Echinococcusköpfchen-Entwicklung, welche Braun in der letzten Lieferung seiner Bearbeitung der Würmer in Bronn's Classen und Ordnungen giebt (2), wird darauf hingewiesen, dass „über diese Frage bei den Autoren keine Uebereinstimmung herrscht“ und „ . . . dass in der Entwicklungsgeschichte des Echinococcus, trotzdem dieser oft genug untersucht ist, noch manches klar und sicher zu stellen ist“. Die vorhandenen Widersprüche beziehen sich dabei auf die Art und Weise, wie die Köpfchen an den Brutkapseln entstehen und durch Wachsthums- und Umstülpungsprocesse zu ihrer endgültigen Lage und Ausbildung gelangen. Während ursprünglich nur die Klärung dieser Verhältnisse beabsichtigt war, sind im Verlauf der Untersuchung andere Fragen mehr in den Vordergrund getreten, für deren Lösung gerade unser Gegenstand ein günstiges Object abgiebt. Es ist dies die Entwicklung des Rostellums, die sich Schritt für Schritt verfolgen lässt, da ja alle Entwicklungsstadien der Scoleces neben einander anzutreffen sind.

Bei dem Interesse, das die Entwicklung gerade dieses Organs erfordert, dürfte es angebracht sein, ihrer Darstellung einen besondern Abschnitt einzuräumen, nachdem zuvor die allgemeinen Entwicklungsvorgänge besprochen worden sind. Im Anschluss daran muss in einem weitern Abschnitt noch erörtert werden, welche Schlüsse uns die Ent-

wicklung des Rostellums in Bezug auf seine allgemeine Morphologie gestattet.

Bevor ich nun zur Beschreibung der allgemeinen Entwicklungsvorgänge übergehe, möchte ich die angenehme Pflicht erfüllen, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. R. Hertwig für die Anregung zu dieser Arbeit wie für seine werthvolle Unterstützung meinen herzlichsten Dank zu sagen.

1. Die allgemeinen Entwicklungsvorgänge.

Bekanntlich finden sich die ausgebildeten Köpfchen im Innern von abgeschlossenen Brutkapseln, an deren Wandung sie mit kleinen Stielen festgeheftet sind. Die Brutkapseln selbst sind unregelmässig auf der innern Oberfläche der Mutterblase vertheilt und zeichnen sich durch umgekehrte Schichtenfolge aus, derart, dass innen die Cuticula und aussen das Parenchym liegt. Deshalb werden sie auch von Leuckart, trotz ihrer abweichenden Genese, als eingestülpte und abgeschnürte Theile der Mutterblase aufgefasst. Die Entstehung der in den Brutkapseln enthaltenen Köpfchen betreffend stehen sich nun zwei Ansichten gegenüber, die, abgesehen von den ältern Angaben Wagener's (18), Naunyn's (14) und Rasmussen's (15) sowie einer werthlosen Notiz Vuillemin's (17), in Leuckart (9) einerseits und Moniez (12) andrerseits ihre Vertretung gefunden haben.

Nach Leuckart ist die erste Anlage des Köpfchens eine scheibenförmige Verdickung des Parenchyms an der äussern Oberfläche der Brutkapsel. Diese Verdickung wächst nun in den Hohlraum der Mutterblase hinein aus, indem zu gleicher Zeit ein Divertikel der Brutkapselhöhle in sie eindringt. Dadurch entsteht ein der Kapselwand aufsitzender Schlauch, der innen von der Cuticula ausgekleidet ist und eine aus verdicktem Parenchymgewebe bestehende Wandung besitzt. Diese „Hohlknospe“ zeigt eine so hochgradige Contractilität, dass sie sich in das Innere der Brutkapsel hinein und wieder zurück stülpen kann. In der äussern „Hohlknospe“ bilden sich nun die einzelnen Organe des Köpfchens aus. Dann soll sie sich in das Innere der Brutkapsel stülpen, sich an der Basis einschnüren und später das Vorderende in das hintere zurückziehen. Indem die sich berührenden Flächen verkleben und so das Ganze solidificirt, entsteht das ausgebildete Köpfchen. Später giebt dann Leuckart auch an, dass die Knospen in das Innere gelangen können, ohne sich wie ein Handschuhfinger umzustülpen, sondern indem sie sich von der Basis her einstülpen, wobei also die Organe gleich die Lage beibehalten, die sie

im ausgebildeten Köpfchen haben. Neben dieser von LEUCKART als typisch angesehenen exogenen Entwicklung soll es auch vorkommen, dass die Hohlknospen auf einem frühern Stadium in das Innere gelangen und hier ihre Entwicklung vollenden, wobei sie aber bis zu dem zuletzt erfolgenden Zurückziehen des Vorderendes Hohlknospen bleiben.

MONIEZ (12) tritt nun diesen Angaben LEUCKART's entgegen. Nach ihm wächst die erste knopfförmige Anlage alsbald in das Innere des Brutkapselraums hinein und bildet sich, immer solid bleibend und keine Spur eines Hohlraums zeigend, durch weiteres Wachsthum und Anlage der Organe zum fertigen Köpfchen aus. MONIEZ nimmt also eine rein endogene Entwicklung der Köpfchen an. Nun sind ihm die von LEUCKART beschriebenen und abgebildeten äussern „Hohlknospen" auch nicht entgangen, aber er hat für sie eine andere Erklärung. Er hält sie für Divertikel der Brutkapseln, und nur die auf dem Grunde des Schlauchs befindliche zapfenförmige Erhebung soll die Anlage des Scolex sein, die von hier aus genau so in das Innere wächst, wie gewöhnlich an der Brutkapselwand. Ja, es soll sich sogar dieses Divertikel ablösen und zur selbständigen Tochterbrutblase werden können, eine Annahme, für die MONIEZ allerdings nur eine Beobachtung anführen kann, deren Beweiskraft keine sehr grosse ist.

Ich gehe nunmehr dazu über, die Köpfchenentwicklung nach meinen Untersuchuugen zu schildern. Es wird sich dabei zeigen, dass die so widerspruchsvollen Angaben der Autoren, so weit sie auf Beobachtung wirklich vorhandener Dinge beruhen, sich sehr gut mit einander in Einklang bringen lassen.

Die Entwicklung eines Köpfchens an der Wandung der Brutkapsel wird eingeleitet durch eine starke Vermehrung des Parenchymbelags auf einer scheibenförmigen Stelle der Wand. In Folge der lebhaften Wucherung ergiebt sich bald ein Knöpfchen von der Form eines abgestutzten Kegels. Seine Basis bildet die Cuticula, die bereits etwas dicker erscheint als an der übrigen Kapselwand, und auf ihr erhebt sich der compacte Knopf, aus dicht gelagerten, indifferenten Parenchymzellen gebildet (Taf. 33, Fig. 1). Indem dieser Knopf nun weiter wächst, erhebt er sich allmählich mehr über die Oberfläche der Brutkapsel. Hand in Hand mit diesem Wachsthum geht ein anderer Process, und zwar geht dieser aus von der Cuticula. Diese bildet nämlich parallel zu dem kreisförmigen Rande der Anlage eine Ringfurche, deren Boden nach aussen, nach der Spitze des Knöpfchens zu sieht. Indem diese Furche mit fortschreitendem Wachsthum an Tiefe

zunimmt, lässt sie eine mittlere kuppelförmige Erhebung hervortreten, die die Anlage des Rostellarabschnitts des Kopfes vorstellt. Fig. 2 zeigt einen Längsschnitt durch eine solche, noch ziemlich junge, Anlage. Sie zeigt auf diesem Stadium bereits ihren Charakter als „Hohlknospe“ ausgeprägt, wenn sie auch nicht einen langen Schlauch darstellt. Uebrigens erscheint es bei Betrachtung dieses Stadiums begreiflich, dass Moniez ein Einwachsen der zapfenförmigen Anlage in das Innere annehmen konnte; denn der als Wand der Hohlknospe zu betrachtende Theil kann leicht für eine Ausbuchtung der Blasenwand angesehen werden, zumal wenn in Folge der technischen Manipulationen seine Lagebeziehungen etwas gestört werden. Dann erscheint allerdings eine zapfenförmig in das Innere vorspringende, solide Knospe. Dass diese Deutung aber nicht die richtige ist, wird dadurch bewiesen, dass man schrittweise das weitere Auswachsen zur unleugbaren Hohlknospe verfolgen kann, deren Wandung in das fertige Köpfchen übergeht, wie wir später sehen werden. Die Anlage der Hohlknospe unterscheidet sich von dem Kopfzapfen anderer Cysticerken nur durch die sehr frühe Erhebung des Rostellarabschnitts.

Mit dem weitern Wachsthum der Hohlknospe vergrössert sich natürlich auch ihr von der Cuticula ausgekleideter Hohlraum, so dass sie nunmehr in der That schlauchförmig aussieht. Aber auf ihrem Grunde erhebt sich der Rostellarabschnitt als ein ziemlich bedeutender, kegelförmiger Zapfen (Fig. 3).

Bisher wurde nur das äussere Wachsthum der Knospen geschildert, auf etwaige innere histologische Differenzirung aber keine Rücksicht genommen. Wir müssen deshalb hier einige Bemerkungen darüber einschieben, die besonders das Auftreten der Scolexmusculatur betreffen. Denn diese ist es, die bereits auf diesen frühen Stadien dem histologischen Bild sein Gepräge verleiht.

Die ersten deutlich wahrnehmbaren Muskelfasern sind die der subcuticularen Ringmuskelschicht. Sie lassen sich schon an den frühesten Anlagen nachweisen, liegen aber mehr vereinzelt und zeigen noch nicht das charakteristische Bild der Reihe eingestochener Punkte, wie sie sich später auf Längsschnitten darstellen. Aber bereits in dem in Fig. 2 abgebildeten Stadium sind sie als regelmässig angeordnete Lage unter der Cuticula zu finden. Von subcuticularen Längsmuskeln ist noch nichts zu erkennen, während sie auf dem folgenden Stadium unter der Ringmuskelschicht als continuirliche Lage hinziehen. Die beiden Schichten kleiden die ganze Hohlknospenwand unter der Cuticula aus und verstreichen allmählich nach dem Uebergang in die

Brutkapsel zu. Am Vorderende des kegelförmigen Rostellarabschnitts zeigen sie ein etwas abweichendes Verhalten, worauf wir später noch zurückkommen werden.

Von der übrigen Körpermusculatur sind die dorsoventralen und transversalen Fasern schon auf Stadien, die etwas älter sind als das in Fig. 2 dargestellte, nachzuweisen. Im Verlauf der weitern Entwicklung nehmen sie eine sehr charakteristische Anordnung an. Eine grosse Zahl von Fasern entspringen an der innern Wand der Hohlknospe, und zwar nicht allzu weit von deren Ansatz an der Brutkapsel entfernt. Von hier ziehen sie in weitem Bogen um die Basis der Rostellarerhebung herum und inseriren an der gegenüberliegenden Knospenwand (Fig. 3). Die einzelnen Fasern müssen sich bei dieser Anordnung in einem ziemlich gedehnten Zustand befinden. Indem nun die zwischen den Fasern liegenden Parenchymzellen sich in den durch den Muskelverlauf bedingten Drucklinien anordnen, und indem ja auch die Muskelkerne in denselben Linien aufgereiht sind, entsteht das überaus charakteristische Bild, das Fig. 3 zeigt. Im Anschluss an diese Fasern liegt eine Gruppe von dorsoventralen und transversalen Bündeln in einiger Entfernung von der Spitze der Rostellarerhebung. Durch die dichte Lagerung der Zellen an ihren Insertionspunkten fallen sie leicht in die Augen. Ihre Fasern verlaufen abwärts (nach der Basis der Rostellarerhebung zu) und wenden sich dann im Bogen wieder aufsteigend nach der dem Ursprung gegenüber liegenden Wand. Dieser nach der Spitze des Rostellarkegels zu concave Verlauf erklärt sich durch den Druck, dem der Kegel von den Seiten her ausgesetzt ist.

Die auffallend longitudinale Anordnung der Zellen an den Insertionspunkten der eben beschriebenen Fasern hängt damit zusammen, dass an dieser Stelle Bündel von Längsmuskeln inseriren. Sie entspringen auch in der Schlauchwand der Hohlknospe, aber mehr nach aussen von der Cuticula liegend, ziehen mit den Dorsoventral-Transversalmuskeln nach der Basis des Kegels und schlagen hier, in scharfem Bogen umbiegend, die longitudinale Richtung ein.

Um die Beschreibung des vorliegenden Stadiums zu vollenden, brauche ich der Darstellung der Musculatur nur noch hinzuzufügen, dass an der Spitze des Rostellarkegels wie an dem peripheren Ende der Hohlknospe je eine Zellpartie sich findet, die ihr indifferentes Aussehen und Anordnung beibehalten hat.

Die beschriebene complicirte Musculatur ist den frühern Beobachtern entgangen, so dass Leuckart, der ja auch nicht die Schnitt-

methode angewandt hatte, sich darüber wundern konnte, dass, „obwohl aus blossen Zellen gebildet, die Kopfanlage doch bereits jetzt eine auffallende Contractilität besitzt. Sie streckt sich, um bald darauf um die Hälfte ihrer frühern Länge sich zu verkürzen, sie krümmt sich und schwingt pendelförmig nach rechts und links, ja stülpt sich nicht selten selbst in das Innere der Brutkapsel ein, so dass die Cuticula dann zu einem äussern Ueberzug wird, wie bei den ausgebildeten Echinococcusköpfchen“ (9, p. 769).

Wie uns nun die Ausbildung der Musculatur die ausserordentliche Contractilität der Hohlknospe selbstverständlich erscheinen lässt, so giebt uns andrerseits ihre Anordnung ein Mittel an die Hand, einige bereits Eingangs erwähnte Widersprüche zu beseitigen. Wenn eine solche contractile Hohlknospe sich in das Innere stülpt, so thut sie es nach Leuckart nach Art eines Handschuhfingers und hängt dann als ein Schlauch in das Innere des Brutkapselraums, wie das die bekannten Abbildungen Leuckart's zeigen. Wenn eine solche Knospe, was manchmal vorkommen soll, im Innern verbleibt, vollendet sie hier ihre Ausbildung, zieht dann ihr Vorderende ein, und erst jetzt tritt es ein, dass „der bis dahin noch vorhandene Innenraum der Knospe — die mit der Umstülpung keineswegs ihre Natur als Hohlknospe verloren hat — obliterirt“. Nun konnten ja, wie schon erwähnt, Moniez und vor ihm Wagener im Innern der Brutkapseln keine hohlen Schläuche sehen, sondern nur solide Zapfen und Kolben. Moniez benutzte dies ja mit als Argument für die endogene Entstehung der Köpfchen, indem er die äussern Hohlknospen in der oben beschriebenen Weise deutete. In Wirklichkeit nun hat einerseits Leuckart darin Recht, dass sich die äussern Hohlknospen in das Innere stülpen, während andrerseits Moniez richtig beobachtet hat, dass die innern Knospen niemals hohl sind. Trotzdem aber gehen die innern soliden Knospen durch Umstülpung aus den äussern hohlen hervor; diese krempeln sich eben nicht wie ein Handschuhfinger um, sondern werden während der Umstülpung solide, was durch die Anordnung der Musculatur erklärt wird. Bei der Umstülpung wirken wohl vor allem die im Bogen um die Basis des Rostellarkegels verlaufenden Fasern (Fig. 3). Wenn diese sich contrahiren, müssen sie den Rostellarkegel in die Höhlung des Schlauches hineintreiben, so dass er zungenförmig nach dem Innenraum der Brutkapsel vordringt. Der Hohlraum, der beim Umstülpen der Hohlknospe an ihrem peripheren Ende entstehen müsste, wird dann dadurch ausgefüllt, dass die vorher dicht gedrängten Bogenfasern nunmehr ihren normalen trans-

versalen (resp. dorsoventralen) Verlauf nehmen und so den nur virtuell entstehenden Hohlraum überbrücken. Der Raum zwischen den Muskelfasern wird von dem plastischen Parenchymmaterial, das hineingepresst wird, ausgefüllt. In Fig. 4 ist eine solche Knospe im Längsschnitt dargestellt, die die Umstülpung noch nicht ganz vollendet hat. Wir finden hier die Gruppe der vordern Transversalmuskeln wieder, ferner in den beiden seitlichen Zonen dichter gelagerter Zellen die Theile, die in der äussern Hohlknospe die Insertion an der Schlauchwand darstellten (s. o.). Auch die Längsbündel erscheinen deutlich und schliessen nach der Basis der Knospe zu die Zone des virtuellen Hohlraums ein, die deutlich zu erkennen ist und am ungefärbten Totalpräparat wohl durch ihr helleres Aussehen einen Hohlraum vortäuschen konnte. Man sieht auch, wie die unter Druck vorgepressten Zellen dadurch stark in die Länge gezogen werden. Die innern soliden Zapfen sind also dasselbe wie die äussern Hohlknospen und lassen sich durchaus nicht für den Beweis einer endogenen Entstehung verwerthen.

Kehren wir nunmehr zu der äussern Hohlknospe zurück. Die weitere Ausbildung, die diese nunmehr erfährt, bezieht sich vor allem auf die Gestaltung des Rostellums mit seinem Hakenapparat. Von den später zu beschreibenden Einzelheiten abgesehen, wird dadurch das Gesammtbild der Hohlknospe in so fern verändert, als nunmehr die Rostellarerhebung nicht mehr kegelförmig erscheint, sondern als eine Kuppel. Auf diesem Stadium beginnen sich dann auch die Saugnäpfe zu zeigen; an den Hohlknospen sind sie durch die starke Zusammenpressung wenig deutlich, wohl aber an den umgestülpten Knospen desselben Alters. Sie bilden sich in der für die Kopfzapfen der Cysticerken bekannten Weise aus.

Hat so die Hohlknospe eine gewisse Ausbildung erlangt, so beginnt der Wachsthumsvorgang, durch den sie sich in das definitive Köpfchen verwandelt. Dazu ist nothwendig, dass die Knospe einmal in das Innere des Brutkapselraums gelangt und dass weiterhin hierbei der Ueberzug der ganzen Oberfläche mit der Cuticula zu Stande kommt. Leuckart glaubte früher, dass dies dadurch erreicht werde, dass die Knospe sich nun in das Innere stülpe und durch Einziehen ihres Vorderendes ihre definitive Lage und Ausbildung erlange. Später giebt er aber auch an, dass „die Umstülpung für gewöhnlich auf die hintere (basale) Hälfte des Kopfes beschränkt bleibt“ und dass „die Einsenkung des Hakenapparats und der Saugnäpfe in solchen Fällen also keinen secundären Zustand repräsentirt“. Die kurzen

Bemerkungen hierüber scheinen aber meist übersehen worden zu sein. In der That beginnt die Einstülpung der Hohlknospe von deren Basis aus, also von dem Theile der Schlauchwand aus, der der Brutkapsel aufsitzt. Fig. 5 zeigt ein Stadium dieser Einstülpung im optischen Schnitt nach einem Totalpräparat. Man sieht, wie von der Basis aus die Umwachsung — denn eine solche ist es eigentlich, keine Einstülpung — fortschreitet. Der Umwachsungsrand stellt sich am Totalpräparat natürlich als ein Ring dar. Denken wir uns diese Umwachsung nun weitergehen, so ist schliesslich die ganze Knospe umschlossen, erscheint dadurch auf ihrer ganzen Oberfläche von der Cuticula überzogen und ist natürlich dadurch in das Innere der Brutkapsel gelangt. Der ganze periphere Theil der Hohlknospe, von den Saugnäpfen ab gerechnet, hat also seine ursprüngliche Lage beibehalten. Es muss besonders betont werden, dass bei dieser Verwandlung der Hohlknospe in das fertige Köpfchen die ganze Hohlknospenanlage, also auch die Schlauchwand, in das Köpfchen übergeht. Dadurch wird die Anschauung Moniez's, dass die Hohlknospenwand nur ein Divertikel der Brutkapsel sei, auf deren Boden sich erst die solide Kopfanlage entwickle, widerlegt.

Es fragt sich nun, ob diese directe Entstehung des Köpfchens aus der Hohlknospe ohne Verlagerung der Theile die einzige ist oder ob es nicht daneben vorkommt, dass Knospen, die sich auf frühern oder spätern Stadien in das Innere gestülpt haben, dort verharren und ihre Entwicklung beenden, um schliesslich durch Einziehung des Vorderendes die definitive Ausbildung zu erlangen. Ferner, falls beide Entwicklungsarten auftreten, ob eine von beiden als typisch zu bezeichnen ist. Die Beantwortung dieser Frage ist nicht leicht. Man findet im Innern der Kapsel alle Entwicklungsstadien vor, bei denen man zwar meist ihre Entstehung aus umgestülpten Hohlknospen nachweisen, nicht aber angeben kann, ob sie sich auch wieder zurückstülpen oder im Innern verharren. Ohne diese letztere Annahme gerade widerlegen zu können, möchte ich doch mit Leuckart den erstbeschriebenen, rein exogenen Entwicklungsgang mindestens für den typischen halten.

Wir kommen nunmehr noch zur Beschreibung der ausgebildeten Köpfchen, wie sie sich der innern Brutkapselwand aufsitzend finden. Die Befestigung geschieht bekanntlich mittels eines Stiels, der je nach dem Alter enger oder weiter ist. Er enthält einige wenige Parenchymzellen; durch ihn treten die beiden Excretionsgefässtämme in das Köpfchen, in dem sie das von Leuckart be-

schriebene typische Verhalten zeigen[1]). In einem Falle wurde beobachtet, dass sie sich am Stielansatz, zum Theil noch in diesem liegend, zu einer Blase erweiterten. Der Stiel setzt sich an einer nabelartig vertieften Stelle des Köpfchens an. Das Köpfchen selbst ist auf seiner ganzen Oberfläche von der Cuticula überzogen, die durch Vermittlung des Stiels continuirlich in die der Brutkapsel übergeht. Sie zeichnet sich aber durch viel bedeutendere Dicke und Dichtigkeit aus, wodurch sie sich auch von der Cuticula der Hohlknospen unterscheidet. Am Vorderende des Köpfchens stülpt sie sich genau wie beim Kopfzapfen der Cysticerken röhrenförmig ein, kleidet die Höhlung der Saugnäpfe aus und überzieht dann die Erhebung des Rostellums auf dem Boden der Röhre (Fig. 6). Unter der Cuticula finden sich in scharfer Ausprägung die Ring- und Längsmuskelschicht. Die dann folgende Subcuticula zeigt keine regelmässige Anordnung, sondern ist durch mehr vereinzelt liegende Zellen vertreten. Das Innere des Köpfchens ist ausgefüllt von Parenchymgewebe, in dem die Excretionsstämme verlaufen, und von der reichen Musculatur. Letztere zeigt eine charakteristische Anordnung, besonders in Beziehung zu den Saugnäpfen und dem Rostellum. Um den Bulbus des Rostellums herum zieht eine scharf gesonderte Schicht im Bogen verlaufender Fasern, die durch ihre dicht gedrängten Kerne in die Augen fallen. Sie strahlen hauptsächlich in den zwischen Saugnapf und Rostellum befindlichen Vorsprung ein. Von diesem gehen Faserbündel aus, die ebenso die Saugnäpfe umziehen. Querschnitte durch das Köpfchen zeigen auch zahlreiche Bündel von gleichem Verlauf, die zwischen den Saugnäpfen inseriren. Spärlicher findet man Fasern, die, das Parenchym durchsetzend, nach der Wand des Köpfchens ziehen. Endlich findet man noch auf mehr seitlich gelegenen Schnitten 2 starke Längsbündel, die, von dem Stielansatz aus divergirend, das Parenchym durchsetzen und an das entgegengesetzte Ende des Köpfchens gelangen. Die Saugnäpfe zeigen das bekannte Verhalten wie bei andern Cysticerken. Die Beschreibung des Rostellums verspare ich auf später, wo sie im Anschluss an seine Entwicklung gegeben werden soll.

Zum Schluss dieses Abschnitts erübrigen mir noch einige Bemerkungen über den morphologischen Werth des Köpfchens. Vergleicht man ein solches in ausgebildetem Zustand mit dem Cysticercoid

1) Die Excretionsgefässe sind erst in beinahe vollständig entwickelten Knospen nachzuweisen. Es scheint, dass sie von der Brutkapselwand in diese hineinwachsen. Jeden Falls finden sie sich an der Basis der Hohlknospen immer sehr zahlreich in der Brutkapselwand.

der *Taenia cucumerina*, so fällt die ausserordentliche Uebereinstimmung im Bau sofort in die Augen. Die äussere Form, die Lage des Rostellums und der Saugnäpfe, die Anordnung der Musculatur und der Excretionsgefässe zeigen die denkbar grösste Aehnlichkeit[1]). LEUCKART hat schon darauf hingewiesen, dass eine Deutung des Köpfchens als Cysticercus nicht richtig wäre, da die Entwicklungsgeschichte dem widerspricht. Jede Hohlknospe ist, wie ohne weiteres einleuchtet, dem Kopfzapfen eines gewöhnlichen Cysticercus gleichzusetzen und unterscheidet sich von einem solchen nur durch das Fehlen des Receptaculums und selbstverständlich auch durch die specifische Art der Entstehung an den Brutkapseln. Da aber das ausgebildete Köpfchen nur aus der Hohlknospe hervorgeht[2]), so ist es in seiner Gesammtheit dem Kopfzapfen eines Cysticercus ebenfalls homolog zu setzen. Sein cysticercoidartiges Aussehen kommt erst secundär zu Stande und ist eine biologische Anpassung, die einen falschen morphologischen Werth vortäuscht. Der Grund zu diesem Verhalten ist in der Ausbildung der Brutkapseln zu sehen, die es verlangt, dass jedes einzelne Köpfchen einen möglichst kleinen Raum einnimmt und auch eine wenig complicirte Oberfläche darbietet. Das Köpfchen ist also aufzufassen als ein durch secundäre Anpassung cysticercoidähnlich gewordener Kopfzapfen eines Cysticerken. Dies ist aber auch in so fern interessant, als es wieder darauf hinweist, wie schwierig es ist, die verschiedenartigen Formen biologischer Anpassung, die uns in den Jugendzuständen der Bandwürmer entgegentreten, einem Schema unterzuordnen.

2. Die Entwicklung des Rostellums.

Ueber die Entwicklung des Rostellums finden wir bei WAGENER (18) eine kurze Angabe. Die Stelle lautet: „ . . . die freie Spitze

1) In einem einzelnen Falle konnte ich feststellen, dass die Excretionsgefässe des Köpfchens sich an dem Stielansatz zu einer gemeinsamen Blase erweiterten. In diesem Falle war die Aehnlichkeit mit dem Cysticercoid *T. cucumerinae*, wie ihn GRASSI u. ROVELLI abbilden, eine noch grössere.

2) Bei der Umwandlung der Hohlknospe in das Köpfchen ohne Umstülpung, wie sie oben beschrieben wurde, wäre es für diese allgemeinen Fragen von grossem Interesse gewesen, festzustellen, ob dabei auch Theile der Brutkapselwand mit in das Köpfchen einbezogen werden. Es war mir jedoch nicht möglich, darüber Klarheit zu erhalten, so dass ich dies weder nach der einen, noch nach der andern Richtung für die morphologische Deutung verwerthen kann.

umgiebt sich mit einem dicken Ringe; erstere wird der Rüssel, letzterer seine Scheide.“ Es ist dazu zu bemerken, dass man damals den Bau des ausgebildeten Rostellums noch gar nicht kannte und es sich als einen Rüssel vorstellte. Wagener beschreibt dann auch das Auftreten der Haken, und auf eine etwas genauere Darstellung ihrer Differenzirung beschränkt sich auch Leuckart. Die Spärlichkeit dieser Angaben ist begreiflich, da die Köpfchen nicht mit der Schnittmethode untersucht wurden und da sie auch durch ihre Kleinheit ein wenig geeignetes Object zu bilden scheinen. Uebrigens müssen die Echinococcusköpfchen in Bezug auf diesen Punkt ihrer Entwicklung ihr Schicksal mit den meisten Taenien theilen. Denn die Entwicklung des Rostellums gehört zu den am ungenügendsten erforschten Theilen der Cestodenentwicklung.

Es sind uns eine Anzahl von Formen bekannt, deren Rostellum in der Jugend wesentlich von dem des ausgebildeten Thieres abweicht, ohne dass wir aber über die vollständige Entwicklung dieses Apparats orientirt sind. Hierher gehört *Taenia microstoma*, von der Wagener (18) berichtet, dass sie „im jugendlichen Zustand einen Saugnapf auf der Stirn hat. Bei ältern Exemplaren dagegen findet sich ein kurzer, mit Haken besetzter Rüssel“. Auf ein solches Auftreten eines Stirnnapfs in der Jugend bezieht sich auch die Beschreibung, die Van Beneden (1) von jungen Tetrarhynchen giebt, desgleichen von *Echineïbothrium variabile*. Das bekannteste Beispiel dafür ist die Larvenform der Calliobothrien (*Scolex polymorphus* etc.), deren Stirnnapf nach Monticelli (13) wie ein Trematodensaugnapf gebaut sein soll. Entsprechende Verhältnisse sind nach Leuckart bei den Taenien sehr verbreitet; er giebt nämlich bei Beschreibung des Stirnnapfes von *Taenia saginata* an, dass dieser „bei den hakentragenden Blasenbandwürmern auf einer bestimmten Entwicklungsstufe in genau derselben Weise zur Beobachtung kommt und erst dann der spätern Organisation Platz macht, wenn die Haken mit ihren Wurzelfortsätzen zur Ausbildung gelangen“; ferner, dass „die Aehnlichkeit (zwischen dem Stirnnapf der *Taenia saginata* und dem Jugendstadium des Rostellums der Blasenbandwürmer) um so vollständiger war, als der Rand des Diaphragma mit einem dichten Kranze kleiner Spitzen besetzt war, ganz wie solche Anfangs auch an Stelle der spätern Haken bei den bewaffneten Arten gefunden werden. Hier und da waren eben solche Spitzen auch in der Tiefe der Scheitelhöhle und den Saugnäpfen vorhanden“.

In die Reihe dieser Angaben gehört schliesslich noch eine vereinzelte Beobachtung von Moniez (12). Sie betrifft den Cysticercus

der *Taenia crassiceps*: „Une particularité intéressante de ce cysticerque est l'existence d'un tube renflé, s'ouvrant par un pore au sommet de la tête. . . . Est-ce un reste de la ventouse centrale de certains Taenias?" Wir werden später sehen, wie sich auch diese Erscheinung erklärt.

Eine zusammenhängende Darstellung der Rostellarentwicklung wurde bisher nur von Leuckart (8, 9) und von Grassi u. Rovelli (6, 7) gegeben. Leuckart nimmt als Beispiel die Entwicklung des Kopfzapfens von Cysticercus pisiformis. Es heisst da in Bezug auf das Rostellum: „Das Rostellum nimmt in sehr ähnlicher Weise seinen Ursprung (wie die Saugnäpfe), indem sich am Boden der Kopfhöhle, der zwischen den Saugnäpfen liegt und für gewöhnlich gleichfalls grubenförmig vertieft ist — gelegentlich aber auch buckelförmig vorspringt — die subcuticulare Zellenschicht kissenartig gestaltet und durch Weiterentwicklung der schon vorher gestreckten Zellen dann die spätere Musculatur liefert. Die Haken entstehen im Umkreis des Rostellums oder richtiger vielmehr eines kleinen Ringwulstes, der das Rostellum umfasst und während der Ausbildung der Haken allmählich — nur bei der hakenlosen *Taenia saginata* persistirt das ursprüngliche Verhalten — immer weiter über dasselbe hinwächst, bis er schliesslich im Mittelpunkt zusammenwächst und dann jenen Ueberzug liefert, in den die hintern Wurzelfortsätze der Haken eingesenkt sind[1]). Die Entwicklung der Haken selbst geht in der früher beschriebenen Weise vor sich. Sie erscheinen zuerst als kegelförmige, weiche und dünne Tuten, die mit ihren Spitzen nach aufwärts in die Kopfzapfenhöhle hineinwachsen und ihre Concavität nach aussen kehren. Bevor dieselben sich erheben, findet man in der Peripherie des spätern Rostellums zahllose feine Spitzen, die zum Theil direct in die Tuten auswachsen, ihrer grössern Menge nach bald wieder verloren gehen."

Die neuere Darstellung unseres Gegenstandes durch Grassi u. Rovelli bezieht sich hauptsächlich auf *Taenia cucumerina*. Nach diesen Forschern zeigt sich die erste Anlage des Rostellums schon auf einem sehr frühen Stadium als ein am Vorderende des Embryos gelegener, scharf begrenzter, rundlicher Körper. Seine Zellen zeigen eine deutliche Schichtung. Das ganze Organ ist von einer Ringmusculatur, ähnlich der subcuticularen, umkleidet. Nunmehr beginnt

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

sich das von der allgemeinen Körpercuticula überzogene Vorderende des Bulbus einzustülpen, ein Vorgang, der sich auf die nächstgelegene Partie des Vorderendes des Embryos mit erstreckt. Indem die so entstandene Einstülpung eine Einschnürung erleidet, kann man in ihr zwei Erweiterungen unterscheiden, eine vordere und eine hintere. Beide Erweiterungen beginnen nunmehr sich mit feinen cuticularen Haken zu besetzen. Frei bleibt nur die Stelle der Einschnürung. Der Embryo kann diese ganze Einstülpung hervorstossen, so dass an dem vordern Ende ein Körper von dem Aussehen eines Rüssels hervortritt. Ich möchte schon hier auf diese Stelle aufmerksam machen, da sie für die Beurtheilung der Schlüsse, die die Autoren aus der Rostellarentwicklung ziehen, von Werth ist. Unterdessen wächst die vordere Erweiterung, weniger die hintere, wobei auch die Haken sich vergrössern. Die im Innern des Bulbus liegenden Zellen gehen eine histologische Veränderung ein und bilden eine Art von „connettivo reticolare". Nunmehr verliert die hintere Erweiterung ihre Haken, während sich an der vordern gleichzeitig eine Scheidung in zwei Theile bemerklich macht, einen vordern unbewaffneten und einen hintern mit Haken besetzten, welche letztern allmählich ihre definitive Form annehmen. Der vordere Theil der vordern Erweiterung bildet dann in dem ausgebildeten Scolex die Scheide, in die der freie Theil des Rostellums eingezogen werden kann. Die hintere Erweiterung flacht sich ab und wird zu der von Haken freien Spitze des Rostellums. Der hintere Theil der vordern Erweiterung bildet den mit Haken besetzten Theil des Rostellums. Die Längsmuskeln des Bulbus sollen sich erst später entwickeln.

Was schliessen nun die beiden Forscher aus dieser Entwicklung? „Vergleichen wir zuvörderst das Rostellum mit dem Stomodaeum. Studiren wir dieses im Cysticercoid der *T. elliptica*, d. h. bevor es sich ausstülpt, so lässt sich in demselben ganz deutlich, wie bei vielen Plathelminthen, eine Mundhöhle (vordere Erweiterung) und ein Pharynx (hintere Erweiterung) unterscheiden, wie bei vielen Trematoden. In unserm Falle befindet sich eine Einschnürung zwischen dem Mund und dem Pharynx; jener Theil, den wir Bulbus genannt, bildet eine Verdickung, wie wir sie auch um den Pharynx der Trematoden finden. Man erinnere sich, dass besonders in der Jugendzeit vieler Trematoden sich deren Pharynx ausstülpen, in die Mundhöhle hinein und auch aus dieser herausragen und sich dann wieder einstülpen kann; wir haben nun gefunden, dass auch das Ausstülpen des Rostellums, wenn dasselbe kaum gebildet, d. h. also im

Cysticercoid, facultativ ist, und dass es nur in der ausgewachsenen Taenie permanent wird. Wie man aus Obigem ersieht, kann der Vergleich mit den Trematoden nicht treffender sein."

Die Darstellung der beiden italienischen Forscher wurde so ausführlich wiedergegeben, weil sie einmal die eingehendste ist, sodann weil sie *Taenia cucumerina* betrifft, deren Rostellum von Diamare (3) als ein primitives und zu dem der Cystotaenien überleitendes betrachtet wird, und drittens, weil auf Grund dieser Entwicklung weit gehende Homologien mit den Trematoden aufgestellt wurden. Wir werden auf diese beiden letztern Punkte noch einmal zurückkommen müssen, nachdem wir gesehen haben, wie sich die Entwicklung des Rostellums bei den Echinococcusköpfchen gestaltet.

Wir haben oben gesehen, dass man schon frühzeitig auf dem Grunde der Hohlknospen eine kegelförmige Erhebung als Rostellarerhebung unterscheiden kann, die auch bei der extremsten Ausdehnung der Knospe deutlich bleibt. Aus diesem Kegel gehen das Rostellum und die direct hinter ihm gelegenen Theile hervor. Bereits auf dieser Entwicklungsstufe lassen sich deutlich zwei Theile von einander sondern (Fig. 3, 4), und zwar geschieht dies nach der Ausprägung der Musculatur. Die subcuticularen Ring- und Längsmuskeln, die ursprünglich der ganzen Knospe gleichmässig zukommen, sind auf der ganzen Spitze des Kegels undeutlich geworden, wenn auch noch vorhanden. Der hierdurch abgegrenzte Bezirk unterscheidet sich aber auch dadurch, dass die Parenchymzellen im Innern indifferent geblieben sind, während in der ganzen übrigen Knospe sich reichlich dorsoventrale und transversale Muskeln entwickelt haben. Der zweite Theil zeichnet sich im Gegensatz dazu durch besonders kräftige Musculatur aus, die auf beiden Seiten — im Schnitt betrachtet — von dichten Zellenmassen umgeben entspringt, wie dies oben schon beschrieben wurde. Aus diesen beiden Theilen gehen die drei Abschnitte hervor, aus denen das ausgebildete Rostellum besteht, nämlich aus dem vordern Theile der Bulbus und das präbulbare, hakentragende Scheitelfeld, die ihrer Entstehung nach innig zusammengehören, aus dem hintern die Schalenmusculatur, die zur Bewegung des Bulbus dient.

Die erste Veränderung, die nunmehr eintritt, besteht in einer ringwallartigen Erhebung, die sich ungefähr im ersten Drittel der Höhe des Rostellarkegels in seinem ganzen Umfang bildet (Fig. 7). Richtiger gesagt, bildet sich nicht eine Erhebung, sondern der vordere Theil der Rostellarerhebung beginnt sich in den hintern einzustülpen.

Der dadurch entstehende Ringwulst besteht zunächst nur aus der Cuticula und der ihr folgenden subcuticularen Ringmusculatur. Durch eine seichte Furche hat sich der Wulst bereits in zwei über einander liegende Theile gesondert. Wir können hier bereits vorweg nehmen, dass in dieser Furche sich die definitiven Haken bilden werden. Gleichzeitig mit dieser Einstülpung beginnt die subcuticulare Längsmusculatur ein sehr charakteristisches Verhalten anzunehmen. Sie folgt nämlich nicht der Ringmusculatur in den Wulst hinein, sondern zieht im Bogen um dessen Basis herum. An der tiefsten Stelle der Einstülpung angelangt, wenden sich die Fasern nach innen und ziehen in einem nach der Spitze des Kegels gewölbten Bogen nach der gegenüberliegenden Seite. Ob an der Stelle, an der die Richtung nach dem Innern eingeschlagen wird, eine Theilung der Längsmuskelschicht stattfindet, derart, dass ein Theil derselben den Rest des Kegels überzieht, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben, es scheint mir aber wahrscheinlich zu sein. Jeden Falls wird nunmehr ein oberer Theil des Rostellarkegels durch eine von der subcuticularen Längsmusculatur stammende Schicht abgegrenzt. Die Grenzlinie ist auf diesen Stadien noch nach der Basis des Kegels concav, wodurch eine Verwechslung mit den nach der Spitze zu concaven Schalenmuskeln ausgeschlossen wird. Die durch diesen Boden abgegrenzte Spitze der Rostellarerhebung ist aber nichts anderes als der spätere Bulbus rostelli, das elastische Kissen Nitsche's.

Die Einstülpung dieses Vorderendes der Knospe schreitet fort, so dass sich der Ringwulst allmählich höher erhebt und auf dem Schnitt als schmale Zunge erscheint, die auf dem in Fig. 8 dargestellten Stadium allerdings noch keinen zelligen Inhalt zeigt. Dagegen beginnen sich jetzt die ersten Anlagen der Haken zu zeigen und zwar in der bekannten Form als winzig kleine Spitzchen, die in grosser Zahl, unregelmässig zerstreut den Ringwulst von der erwähnten Furche aus rückwärts bedecken und auch noch auf die angrenzenden Theile der Knospenoberfläche sich erstrecken. Die Cuticula erhält dadurch auf dem Längsschnitt ein sehr zierliches, fein gesägtes Aussehen. Der nach der Basis concave Boden, der die Bulbusanlage abgrenzte, hat durch die weitere Einstülpung auch seine Form verändern müssen. Er wird nämlich in der Peripherie nach der Basis des Kegels zu vorgewölbt, während er im Centrum noch seine alte Krümmung beibehält (Fig. 8). Auch die ganze Bulbusanlage hat ihre Form etwas verändert, indem sich ein vorderer zungenförmiger Theil schärfer von einem hintern bauchigen Theil absetzt. Die nun folgenden Entwick-

lungsvorgänge bedeuten eine weitere Ausbildung in der begonnenen Richtung. Durch fortschreitende Einstülpung der Bulbusanlage erhebt sich der Ringwall bedeutend, so dass er nunmehr als Scheide die erstere einschliesst. Die vordersten, nach der Furche zu gelegenen Hakenreihen haben sich kräftiger entwickelt, und unter diesen sind es wieder die in der Furche gelegenen, die die andern an Grösse überragen. Alle erscheinen sie in der bekannten Form der dünnwandigen, gebogenen Tuten und werden von Boraxkarmin oder Hämalaun intensiv gefärbt. Vor diesen grossen Haken — die sich zu den definitiven auswachsen — ist der Ringwulst unbewehrt. Die kleinen Spitzchen, die hinten noch dicht gedrängt stehen, fehlen hier auch. Dagegen zeigt jetzt die Bulbusanlage auf ihrer ganzen von der Cuticula überkleideten Oberfläche Häkchen, die es bis zu einer gewissen Grösse bringen (Fig. 9). Sie fehlen auch nicht in dem engen Spaltraum, der die rüsselartige Bulbusanlage von ihrer Scheide sondert. Letztere enthält nunmehr eine Lage regelmässig hinter einander geordneter Zellen. Der ursprünglich aus der subcuticularen Längsmusculatur hervorgegangene Boden lässt nur noch in so fern auf einen Zusammenhang mit dieser schliessen, als letztere in einem jetzt sehr scharf ausgeprägten Bogen, getrennt von der Ringmusculatur, nach der tiefsten Stelle der Einstülpung zieht, wo sich auch der Boden ansetzt. Seine Beschaffenheit scheint sich auch geändert zu haben, indem er nicht mehr als feine, scharf gezogene Linie erscheint, sondern als eine nicht deutlich begrenzte Schicht, die vielleicht aus verworrenen Fäserchen besteht. Es sei hier auf die Angabe von Moniez (12) hingewiesen, der bei dem Cysticercus *macrocystis* und dem Cysticercus *T. marginatae* den doppelt contourirten „cadre réfringent“ als aus Bindegewebsfasern gebildet beschreibt. Schliesslich hat der Boden auch noch seine Lagebeziehung verändert, indem er nunmehr gleichmässig nach der Basis der Rostellarerhebung zu gewölbt verläuft. An der Stelle seines Ansatzes an der Peripherie, also an der tiefsten Stelle der Einstülpung, inserirt jetzt jederseits ein Bündel von Längsmuskeln, die wohl als Retractoren wirken. (Auf Schnitten, die mehr seitlich verlaufen, sieht man, dass diese Bündel sich allmählich in mehrere Parallelbündel zerlegen.)

Den weitern Verlauf der Entwicklung kennzeichnen die Processe, durch welche die Anlage des Bulbus in das Innere des Scolex verlagert wird. Der vordere, rüsselförmige Theil wird immer mehr eingezogen, so dass sich das Organ immer mehr der Form einer Linse nähert. Der Boden erscheint nicht mehr faserig, sondern homogen,

stärker lichtbrechend, von einer doppelten Contour begrenzt. Sein Ansatz an der Peripherie lässt sich von der Cuticula der Einstülpung kaum mehr unterscheiden. Der Ringwall hat sich so weit erhoben, dass der Bulbus vollständig umschlossen ist. Vorn bildet er ein Diaphragma, in dessen Centrum eine kleine Oeffnung in den spaltförmigen Hohlraum führt, der den Bulbus von seiner Scheide trennt. Die Zellen, die in der letztern enthalten sind, rücken nach vorn, so dass sie jetzt nicht mehr in einer regelmässigen einschichtigen Lage angeordnet sind. Die rudimentären Häkchen verschwinden, sowohl auf der Oberfläche des Bulbus als auch hinter den definitven Haken. Diese nähern sich durch Bildung der Wurzelfortsätze ihrer endgültigen Form, sind aber noch dünnwandig und gleichmässig tingirbar. Die Wurzelfortsätze, überhaupt die ganzen Haken erscheinen noch sehr schlank, wie Leuckart bereits betonte (Fig. 10). Bis zu dem nächsten Stadium (Fig. 11) ist nur noch ein kleiner Schritt. Die kleine Oeffnung in dem Diaphragma, das der Ringwall an der Spitze bildet, wächst zu. Man erkennt ihre Ränder noch als kleinen apicalen Ringwulst. Unter diesem sind die Zellen des ehemaligen Ringwalles angehäuft. Der Spaltraum, der den Bulbus von seiner Scheide trennte, ist vollständig verschwunden. Die Grenze zwischen dem vordern, aus der Cuticula der Einstülpung hervorgegangenen und dem hintern, dem frühern Boden entsprechenden Theil ist durch die Anordnung der subcuticularen Längsmusculatur noch kenntlich. Natürlich haben auch die Haken eine weitere Ausbildung erfahren, wie die Fig. 10 besser als eine Beschreibung zeigt.

In den ausgebildeten Köpfchen mit eingezogenem Vorderende nimmt das Rostellum einen bedeutenden Raum ein (Fig. 6). Der Bulbus hat durch die Zusammenpressung die Form eines Napfes erhalten, der vorn ausgehöhlt, nach hinten gewölbt ist. Er ist durch seine elastische Membran scharf begrenzt und erscheint im Innern durch Längsfasern in einzelne Fächer abgetheilt, in denen sich die homogenen Kerne in Gruppen gelagert finden. Auf dem Rande des Napfes sind die beiden Reihen von Haken angeordnet, die nunmehr eine plumpere Form angenommen haben, nicht mehr tingirbar sind und ihr Lumen fast verloren haben. Zwischen den Haken bildet das Stirnfeld in Folge des Druckes eine zapfenförmige Erhebung, in der die uns bekannte Gruppe von Zellen liegt. Eine Reihe dieser abgeplatteten Zellen resp. Kerne liegt auch der Oberfläche des Bulbus an. Es muss noch erwähnt werden, dass der Wand des Bulbus auch von innen einzelne solche abgeplattete Kerne anliegen. Ob dies nur eine

Folge der Druckverhältnisse ist oder ob ihnen eine besondere Bedeutung zukommt, vermag ich nicht anzugeben.

Im Scolex der geschlechtsreifen Taenie findet man die von der Umwachsung des Bulbus herstammende Zellengruppe auch in der Mitte des Stirnfeldes dem Bulbus vorgelagert. Dieser hat seinen Umfang bedeutend vergrössert, enthält nur sehr wenige Zellkerne und repräsentirt den bekannten Bau des elastischen Kissens. Die S-förmig verlaufenden Fasern, die NITSCHE von *T. crassicollis* beschreibt, sind allerdings nicht vorhanden und die Verticalfasern zu groben Strängen angeordnet.

Wenn wir also noch einmal die wesentlichen Punkte der Rostellarentwicklung hervorheben, so hat sich gezeigt, dass das elastische Kissen des Rostellums aus dem ganzen von der Cuticula überzogenen Vorderende der Knospe hervorgeht. Seine abgeschlossene Lage im Innern des Scolex ist das Resultat einer Einstülpung. Die elastische Membran, die den Bulbus umschliesst, entsteht aus zwei gänzlich heterogenen Theilen, nämlich in ihrer vordern Hälfte aus der allgemeinen Körpercuticula, in der hintern Hälfte aus einem Derivat der subcuticularen Längsmusculatur. Die Anlage des Bulbus ist, so lange sie noch nicht von der Oberfläche abgeschlossen ist, vollständig mit rudimentären Haken bedeckt.

3. Die Entwicklung des Rostellums und seine Morphologie.

Seit LEUCKART wird wohl allgemein das Rostellum der bewaffneten Taenien als ein Homologon des sogenannten Stirnsaugnapfes betrachtet, der sich z. B. bei *Taenia saginata* Zeit Lebens auf dem Scheitel des Scolex findet. Begründet wird dieser Vergleich durch die ähnliche Lage der beiden Organe und vor allem durch die Entwicklungsgeschichte, wie in der Einleitung des vorigen Abschnitts dargethan wurde. Betrachten wir darauf hin nun auch die Entwicklung des Rostellums der *T. echinococcus*, so können wir in der That gewisse Stadien in solchem Sinne deuten, wenn auch hier das Organ nicht in der Form eines Saugnapfes erscheint. Die Homologie ist aber sofort hergestellt, wenn wir uns die rüsselartige Bulbusanlage so stark zurückgezogen denken, dass ihre Oberfläche concav erschiene. Der Ringwall, der den Rüssel umscheidet, entspricht dann dem Diaphragma des Stirnnapfes. [Die rüsselförmige Anlage des Bulbus dürfte übrigens

verbreitet sein; es spricht dafür eine Abbildung LEUCKART's den Cysticercus *pisiformis* betreffend[1]), und auch die Angaben von MONIEZ weisen darauf hin.] Die Homologie mit dem Stirnnapf zeigt sich auch in einem weitern Punkte. Bei *T. saginata* finden sich nach LEUCKART in der Jugend auf dem Rand des Diaphragmas dieselben Hakenanlagen, wie sie bei den bewaffneten Formen auftreten. Aber nicht nur dies, sondern „hier und da waren eben solche Spitzen auch in der Tiefe der Scheitelhöhle . . . vorhanden". Diese letztern Haken sind aber nichts anderes als die Spitzen, die wir auf der Oberfläche der noch nicht eingeschlossenen Bulbusanlage getroffen haben. Da ihre Homologa auch in der Entwicklung der *T. cucumerina* auftreten, so scheint dies auf ursprünglichere Verhältnisse zu deuten, die in der Entwicklungsgeschichte wiederkehren.

Man hat vielfach versucht, das Rostellum der bewaffneten Taenien von der allgemeinen Scolexmusculatur herzuleiten und es so als Anpassung derselben an die Hakenbewegung zu deuten. Für die postbulbaren Abschnitte desselben, also die sogenannten Schalenmuskeln, ist dies ebenso wie für den axialen Muskelzapfen der Anoplocephalinen besonders von LÜHE (11) durchgeführt worden. Für den Bulbus selbst war dies jedoch nicht möglich, zumal hier nur die Entwicklungsgeschichte die Entscheidung bringen konnte. Was man aber von der Entwicklung kannte, wies darauf hin, das Rostellum von einem stirnnapfartigen Organ herzuleiten. Nun sind es gerade der Bulbus und der präbulbare Theil, die in dem Muskelkissen und dem Diaphragma des Stirnnapfes ihre Homologa haben. Wenn man also das Rostellum von einem scheitelständigen Saugnapf ableitet, so kann der Bulbus mit seiner Musculatur nur dann eine Differenzirung der Muscularis des Scolex in Anpassung an die Hakenbewegung sein, wenn die Musculatur des Stirnnapfes auch diese Bedeutung hat. Und das kann man doch wohl nicht annehmen! Ebenso wenig kann man den Stirnnapf als eine Rückbildung des Rostellums ansehen — mit Ausnahme von *T. saginata* —, da in der Entwicklungsgeschichte des Rostellarapparats ein Stirnnapfstadium auftritt und der Stirnnapf auch bei Formen sich findet (s. o.), die sicher nicht von hakentragenden Vorfahren abstammen. Schliesslich können wir jetzt hier die oben beschriebenen Entwicklungsvorgänge in demselben Sinne verwerthen. Vergegenwärtigen wir uns, dass der Bulbus aus dem ganzen, vor den spätern Haken gelegenen Vorderende des Wurmes hervorgeht und ursprüng-

1) 9, fig. 196.

lich ein äusseres Organ ist, so können wir seine Entstehung nicht wohl einer Anpassung an die Hakenbewegung zuschreiben. Der Bulbus muss vielmehr das ältere Organ sein, das bei dem Auftreten der Haken unnütz wurde und in den Dienst ihrer Bewegung trat. Da aber auch der ein äusseres Organ darstellende Bulbus mit Haken bedeckt war, so ist nicht einzusehen, warum nicht diese die bedeutende Ausbildung erlangt haben, die den Bulbus in den Dienst ihrer Bewegung treten lässt. Da diese Haken sich jedoch hinter dem Bulbus ausbilden und zwar auf einer Art von Scheide, die erst später den Bulbus in das Innere verlagert, und da ferner die Homologa dieser Scheide auch da anzutreffen sind, wo die Haupthaken nicht bestehen, so sind wir gezwungen, auch diese Scheide als ein älteres Organ als die Haken anzusehen. Es ist also der Bulbus mit seiner Scheide ein, zunächst in der Reihe der Cestoden, altes Organ, das sich erst später einer neuen Function, der Hakenbewegung, angepasst hat.

Es knüpft sich daran nun die Frage, ob das Organ, von dem Bulbus des Rostellums und Stirnnapf herzuleiten sind, eine Neuerwerbung der Bandwürmer war, oder ob wir nicht in ihm ein Erbstück von den Vorfahren der Cestoden unter den Plattwürmern erblicken müssen. Erstere Ansicht betreffend ist nicht recht zu ersehen, welcher Function das Organ gedient haben solle; man müsste es denn als einen wirklichen Saugnapf auffassen wollen, was aber weder die vergleichend-anatomische Betrachtung noch die Entwicklungsgeschichte gestattet. Für die Verwandtschaft mit einem Organ anderer Plattwürmer sind aber mancherlei Gründe vorhanden, wie von Zschokke (19), Monticelli (13) u. A. eingehend erörtert worden ist. Ich möchte nur noch betonen, dass das Vorkommen gleicher Organe bei so weit aus einander stehenden Formen, wie es die Echineïbothrien, Taenien, Calliobothrien und Tetrarhynchiden sind, sehr für die Abstammung von einem musculösen Organ am Vorderende anderer Plattwürmer spricht.

Dem Vergleich bietet sich da zunächst der Pharynx der Trematoden dar, und es ist denn auch vielfach versucht worden, das Rostellum und den Stirnnapf der Bandwürmer von diesem herzuleiten. Aber gegen die dafür angeführten Gründe, besonders das Verhalten der Musculatur und des Nervensystems, sind vielfach Bedenken geäussert worden (11), und entscheidende Beweise fehlen noch vollständig. Auch auf entwicklungsgeschichtlichem Wege ist dieser Nachweis versucht worden und zwar von Grassi u. Rovelli (6, 7). Wir

müssen darauf näher eingehen, um durch einen Vergleich mit unsern Resultaten ihre Schlüsse prüfen zu können.

In dem ersten Auftreten des Bulbus, wie es Grassi u. Rovelli von *T. cucumerina* schildern, sehen wir schon gleich einen Unterschied gegen unser Object, indem die Anlage des Bulbus hier von vorn herein als ein scharf begrenztes Gebilde mit eigener Musculatur beschrieben wird. Wie dies zu Stande kommt, ist nicht klar. Wir dürften wohl nicht fehlgehen, wenn wir die Begrenzung hier auch auf die subcuticularen Längsmuskeln (die hier während der ganzen Entwicklung nicht erwähnt werden) und die circulären Fasern auf die subcuticularen Ringmuskeln zurückführen. Letzteres setzen die Autoren auch voraus, geben aber nicht an, wie die Fasern in diese Lage gelangen. Der Unterschied zwischen den beiden Anlagen ist also der, dass bei *T. cucumerina* die Bulbusanlage nur einen sehr kleinen Theil der Körperoberfläche — nur die äusserste Spitze — in sich begreift und dass ferner hier die subcuticulare Ringmusculatur bestehen bleibt, die bei den Echinococcusknospen auf diesem Theil frühzeitig rückgebildet wird. Die geringe Oberfläche der Bulbusanlage bei ersterer Form bringt es denn auch mit sich, dass wir in der weitern Entwicklung keinen grossen Rüssel sehen. Dessen Oberfläche wird hier durch die Wandung der „hintern Erweiterung" repräsentirt. Die Homologie zeigt sich in der apicalen Lage, in dem gleich zu besprechenden Verhältniss zu den den Ringwall darstellenden Fortsätzen und in der schon erwähnten Bewaffnung mit vergänglichen Häkchen. Ihrer Form nach tritt die Bulbusanlage hier also mehr stirnnapfartig auf. Weitere Vergleichspunkte ergeben sich, wenn wir die Fortsätze betrachten, die die „hintere Erweiterung" von der vordern trennen. Sie tragen auf ihrer Oberfläche Haken, die zu den definitiven werden, gerade wie der Ringwall in unserem Falle. Denken wir uns die „vordere Erweiterung" ausgestülpt, was ja in Wirklichkeit auch periodisch eintritt, so erhalten wir ein dem von *T. echinococcus* beschriebenen ganz entsprechendes Bild, zumal sich dann die die hintere Erweiterung begrenzende Bulbusoberfläche ein wenig vorwölbt und so als ein sehr kurzer Rüssel in seiner Scheide — den hakentragenden Fortsätzen — erscheint. Auch die Anordnung der Hakenanlagen ist bei beiden Formen die gleiche, indem bei *T. cucumerina* die erwähnten Fortsätze, die ja dem Diaphragma in unserm Falle homolog sind, auf ihrer hintern, resp. medialen Seite von Haken frei bleiben. Diese Seite entspricht also der von Haken freien Innenfläche unseres Ringwalls. Es ist dies aber auch nach anderer Seite hin von Werth.

Man könnte ja die Anwesenheit von Haken auf der Oberfläche des Rüssels resp. in der hintern Erweiterung einer ursprünglich gleichmässigen Fähigkeit des Vorderendes, Haken zu bilden, zuschreiben. Aber gerade das Fehlen von Hakenrudimenten an homologen Stellen, wie es in der Entwicklung des Rostellums bei beiden Formen vorliegt, ein Fehlen, das bei den gänzlich verschiedenen Lagebeziehungen der einander entsprechenden Theile nicht auf gleiche Ursachen im speciellen Entwicklungsgang zurückgeführt werden kann, weist darauf hin, diese Localisation aus der Stammesgeschichte des Organs zu begründen, wie später noch ausgeführt werden soll. Im weitern Verlauf der Entwicklung flacht sich nun nach Grassi u. Rovelli die „hintere Erweiterung" ab, und es finden sich dann Parenchymzellen an der betreffenden Stelle über dem Bulbus. Berücksichtigt man aber die Beschreibung, die Diamare (3) von dem ausgebildeten Rostellum der *T. cucumerina* giebt, so scheint es eher, als ob die beiden Fortsätze sich einander näherten, aber nicht mit einander verschmelzen. Dadurch kommt die kleine Oeffnung auf der Spitze des Rostellums zu Stande, die in den von Steudener (16) beschriebenen Spaltraum führt. Dieser ist aber nichts anderes als die „hintere Erweiterung" der italienischen Autoren und ein Homologon des zwischen Rüsselscheide und Rüssel bei den Echinococcusknospen eine Zeit lang bestehenden Spaltraums. (So findet auch die oben erwähnte Angabe von Moniez über eine Oeffnung auf der Spitze des Rostellums des Cysticercus *T. crassiceps* ihre Erklärung.)

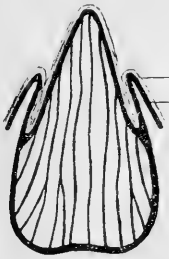
Betrachten wir nunmehr die Schlüsse, die Grassi u. Rovelli aus der Entwicklung des Rostellums für dessen Phylogenie ziehen, so müssen sie mehr als problematisch erscheinen. Die „hintere Erweiterung" soll ja dem Pharynx der Trematoden entsprechen, d. h. dessen Lumen, während der Bulbus dessen Musculatur darstellt. Ist dies richtig, so haben wir an unserm Object das Homologon der „hintern Erweiterung", nämlich den Spaltraum zwischen dem rüsselartigen Bulbus und seiner Scheide, auch als Pharynxlumen zu betrachten, und das ist natürlich unmöglich. Was ferner die „vordere Erweiterung" anbetrifft, die der Mundhöhle der Trematoden entsprechen soll, so finden wir weder bei unserm Object noch bei andern Formen, von deren Rostellarentwicklung wir etwas wissen, ein Gebilde, das damit zu vergleichen wäre. Nach Grassi u. Rovelli geht nun aus der vordern Erweiterung die Einsenkung des Vorderendes hervor, in die man bei der erwachsenen Taenie das Rostellum gewöhnlich zurückgezogen findet. Nach der Auffassung der italienischen Autoren müsste

dann diese Einsenkung des Rostellums auch ein ursprünglicher Charakter sein! Schliesslich wird auch die regelmässige Vorstülpung des Rostellums in die „vordere Erweiterung", die bei den Cysticercoiden beobachtet wurde, mit der Vorstülpung des Pharynx in die Mundhöhle junger Trematoden verglichen und zur phylogenetischen Ableitung verwandt, ein Punkt, in dem man Grassi u. Rovelli wohl nicht ohne weiteres folgen kann. Es kann also weder der hintern noch der vordern Erweiterung die stammesgeschichtliche Bedeutung zukommen, die ihnen hier beigelegt wird. Die „hintere Erweiterung" stellt eben nichts anderes dar als die freie Oberfläche des Bulbus, die durch die mächtige Entwicklung der Musculatur und die bedeutende Einsenkung des Organs in das Innere des Scolex, wodurch das Rostellum der *Dipylidium*-Arten ausgezeichnet ist, sehr reducirt erscheint. Die „vordere Erweiterung" dagegen ist — die Darstellung von Grassi u. Rovelli als richtig vorausgesetzt — die frühzeitige Anlage der secundär entstandenen Einziehung des Vorderendes.

Wir sehen also, dass uns auch die Entwicklungsgeschichte keinerlei Anhaltspunkte für die Auffassung des Rostellums als Rudiment des Trematodenpharynx gewährt. Da wir aber doch, wie oben besprochen wurde, in dem Rostellum der Cestoden ein Erbstück ihrer Vorfahren erblicken zu müssen glauben, so fragt es sich, ob wir es nicht leichter und ungezwungener auf ein anderes Organsystem niederer Plattwürmer zurückführen können. Und da glaube ich, dass sich manche und wichtige Gründe anführen lassen, die es rechtfertigen, wieder auf die Anschauung der ältern Helminthologen zurückzugehen, die, allerdings nur auf Grund äusserer Aehnlichkeiten, das Rostellum der Bandwürmer als Proboscis dem Rüssel der Turbellarien gleichsetzten. Wenn wir es nun versuchen, diese Anschauung hier zu begründen, so sind wir uns wohl bewusst, dass die damit ausgesprochene Abstammung der Cestoden von rhabdocölen Turbellarien nur auf Grund eingehender Vergleichung sämmtlicher Organsysteme behauptet werden kann. Ein Versuch in dieser Richtung ist auch von Lönnberg (10) gemacht worden, woraus uns jeden Falls die Berechtigung erwächst, eine solche phylogenetische Annahme nicht a priori von der Hand zu weisen.

In der Entwicklung des Rostellums treten Stadien auf (Fig. 9), die eine auffallende Aehnlichkeit mit einem *Macrorhynchus*-Rüssel aufweisen. Die Uebereinstimmung zeigt sich sowohl in den Lagebeziehungen der Theile und ihrer Entstehung, als auch in den Einzelheiten des feinern Baues, speciell der Anordnung der Musculatur. Es

liegt auf der Hand, dort die Bulbusanlage mit einem Rüssel und den sie später überwachsenden Ringwall mit einer Rüsselscheide zu vergleichen. Auch die Entstehung des Bulbus durch Einstülpung des gesammten Vorderendes entspricht dem Auftreten des Rüssels in der Reihe der proboscíden Turbellarien. Denn nach von Graff (5) ist auch „der Proboscidenrüssel nichts weiter als eine bleibend gewordene Einstülpung des Vorderendes". Auch die Lage des Centralnervensystems unmittelbar hinter dem Bulbus, die z. B. in der Entwicklung der *T. cucumerina* so deutlich hervortritt, stimmt genau mit den Verhältnissen bei den betreffenden Turbellarien überein. Und die Muscularis des Bulbus, die immer seine Zurückführung auf die allgemeine Scolexmusculatur oder den Trematodenpharynx erschwerte, lässt sich ganz ungezwungen mit der Musculatur des Rhabdocölenrüssels in Uebereinstimmung bringen. Dieser besteht [s. das nebenstehende Schema von Graff's (5)], abgesehen von dem epithelialen Ueberzug seiner freien Oberfläche, aus einem Muskelsack, dessen Wandung ein Derivat des allgemeinen Hautmuskelschlauches ist. Letzterer theilt sich nämlich an der Grenze von Rüssel und Scheide, und die eine Hälfte überzieht den freien Theil des Organs, während die andere die Hinterwand des mächtigen Muskelsackes bildet. Von der Musculatur sind die Längsmuskeln bedeutend schwächer ausgebildet als die Ringmuskeln. Zwischen den Wänden des Muskelsackes sind zahlreiche Verticalmuskelbündel ausgespannt, und an seinem Hinterende setzen sich die den ganzen Körper durchziehenden Retractoren an. Vergleichen wir damit nun den Bulbus und seine Entwicklung. Wir haben gesehen, dass die hintere Begrenzung des Organs ein Derivat der subcuticularen Längsmusculatur ist. Dem freien Theil der Bulbusanlage käme als dem gesammten Vorderende der Knospe auch deren subcuticulare Musculatur zu. Bei unserm Object bildet diese sich schon frühzeitig zurück im Anschluss an den sehr rudimentären Charakter des spätern „elastischen Kissens". Wir können aber doch sagen, dass hier dieselbe Spaltung des Hautmuskelschlauches in zwei Lamellen vorliegt. Die vordere, die freie Oberfläche überziehende wird schon frühzeitig rückgebildet, während die hintere sich in einen Theil der elastischen Membran umwandelt. Besser können wir freilich den Vergleich noch durchführen, wenn wir uns an Formen halten, deren Bulbus nicht durch die Ausbildung einer complicirten Schalen-



musculatur seine Bedeutung als musculöses Hauptorgan verloren hat. Betrachten wir also z. B. die *Dipylidium*-Arten, deren Bulbus besonders mächtig entwickelt ist. Hier haben wir einen Muskelsack, dessen Wandungen von einer Ring- und Längsmusculatur gebildet werden. Der Sack ist zumeist von vertical verlaufenden Fasern durchzogen, die bei *T. cucumerina* als Mm. retractores obliqui proprii sogar als breite Bänder verlaufen. Bei diesen Formen würde das Schema des Turbellarienrüssels ohne Veränderung auch für den Bau des Bulbus passen. Das Gleiche liesse sich auch für den rudimentären Bulbus der *T. relicta* (19) wie für den innern Muskelsack der *T. undulata* ausführen. Hinweisen möchte ich nur noch auf das sehr primitive Rostellum der *Davainea contorta* (20), das nur aus einem Bulbus besteht. Auch auf dieses passt genau das Rüsselschema, wenn wir uns die Rüsselscheide vollständig verschwunden denken. Den Vergleich zwischen der Musculatur der beiden Organe können wir schliesslich noch vervollständigen, wenn wir die übereinstimmende Ausbildung der langen Retractoren ins Auge fassen, die in beiden Fällen als die mächtigsten Muskelcomplexe den ganzen Körper durchziehen.

Jetzt können wir auch noch einmal kurz auf die oben besprochenen Verhältnisse der Hakenentwicklung zurückkommen, die mit unserer Auffassung des Bulbus sehr gut übereinstimmen. Denken wir uns, dass mit der Anpassung an die parasitische Lebensweise der Turbellarienrüssel zu einem Haftorgan wurde, so konnten sich Haken einmal auf dem beweglichen Rüssel, dann aber auch auf dessen Scheide bilden. Niemals aber konnten sie auf der Innenfläche der Scheide auftreten, wo sie ja gar keine Bedeutung gehabt hätten. Es erklären sich dadurch auf das einfachste die oben besprochenen Verhältnisse, die übereinstimmend in der Entwicklung von *T. echinococcus* und *T. cucumerina* auftreten. Dass bei einer grossen Gruppe von Formen der Rüssel von seiner Scheide überwachsen wurde, hat darin seinen Grund, dass die auf der unbeweglichen Scheide stehenden Haken der Befestigung besser dienen konnten als die des Rüssels. Letzterer wurde also als contractiles Organ überflüssig und trat mit seiner Musculatur in den Dienst der Bewegung der auf der Scheide stehenden Haken.

Es sei noch erwähnt, dass eines der wesentlichsten Argumente für die Pharynxnatur des Rostellums, nämlich das Vorkommen von sogenannten Speicheldrüsen (Tetrarhynchen, Tetrabothrium, *Amphilina*) nicht gegen unsere Auffassung ins Feld geführt werden kann, wenn man überhaupt diese Organe als Rudimente auffassen will. Wir kennen solche Drüsen nämlich auch an dem Rüssel von Turbellarien, so bei

Macrorhynchus lemanus, dessen Proboscis von einem Canal durchbohrt ist, in den zahlreiche einzellige Drüsen münden (4).

Der Versuch, den Bulbus des Cestodenrostellums auf den Rüssel proboscider Turbellarien zurückzuführen, scheint mir nach allem dem mindestens ebenso viel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben wie andere Erklärungsversuche. Es werden sogar manche sonst unverständliche Punkte der Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie auf diese Art einer Erklärung zugänglich. Jeden Falls erscheint es auch hierfür besonders wünschenswerth, die Entwicklung des Organs bei solchen Formen genau kennen zu lernen, bei denen der Bulbus mit seiner Musculatur den wesentlichsten Theil des Rostellums bildet, ferner aber auch die Entwicklung der in ihrer Morphologie noch nicht genügend erkannten Organe am Vorderende der Cestodarien aufzuklären.

Verzeichniss der citirten Literatur.

1. Van Beneden, Recherches sur les vers cestoïdes, in: Nouv. Mém. Acad. de Belge, V. 25, 1850.
2. Braun, Cestoden, in: Bronn's Class. Ordn. Thierreich., V. 4, Lfg. 31—58.
3. Diamare, Il genere Dipylidium, in: Atti Accad. Sc. fis. e mat. Napoli, (2) V. 2, 1893.
4. Du Plessis, Notice sur un représentant lacustre du genre Macrorhynchus Graff, in: Zool. Anz., Jahrg. 18, 1895.
5. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
6. Grassi u. Rovelli, Embryologische Forschungen an Cestoden. Vorl. Mitth., in: Ctrbl. Bakter., V. 5, 1889.
7. — Ricerche embriologiche sui Cestodi, in: Atti Accad. Gioenia Catania, V. 4, 1892.
8. Leuckart, Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung. Giessen 1856.
9. — Die Parasiten des Menschen, 1. Aufl. 1863, 2. Aufl. 1879—86.
10. Lönnberg, Beitrag zur Phylogenie der parasitischen Plathelminthen, in: Ctrbl. Bakter., V. 21, Abth. 1, 1897.
11. Lühe, Zur Morphologie des Tänienscolex. Inaug.-Diss. Königsberg 1894.
12. Moniez, Essai monographique sur les Cysticerques. Paris 1880.
13. Monticelli, Ricerche sullo Scolex polymorphus, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 8, 1888.
14. Naunyn, Entwicklung des Echinococcus, in: Arch. Anat. Physiol., 1862.
15. Rasmussen, Bidrag til Kundskab om Echinococcernes Udvikling, in: Vidensk. Meddel. naturhist. Foren. Kjöbenhavn 1865.
16. Steudener, Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Abh. naturf. Ges. Halle, V. 13, 1877.
17. Vuillemin, Développement des Echinococces, in: Bull. Soc. sc. Nancy, V. 7, fasc. 17.
18. Wagener, Die Entwicklung der Cestoden, in: Verh. Leop.-Carol. Acad., V. 24, Suppl. 1854.
19. Zschokke, Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, in: Mém. Inst. nat. Genevois, 1886—89.
20. — Davainea contorta n. sp. aus Manis pentadactyla L., in: Ctrbl. Bakter., V. 17, 1895.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 33.

Sämmtliche Figuren der Tafel sind so orientirt, dass der Innenraum der einzelnen Brutkapseln oben, der Hohlraum der Echinococcusblase unten liegen würde.

Fig. 1. Erste Anlage des Echinococcusköpfchens. Vergr. 440.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine ganz junge Hohlknospe. Vergr. 440.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine ältere Hohlknospe. Vergr. 440. *H* Hohlknospenwand, *l* Retractoren, *R* Rostellarerhebung, *s* Schalenmuskeln.

Fig. 4. Längsschnitt durch dieselbe Knospe in fast ausgestülptem Zustand. Vergr. 440.

Fig. 5. Beginn der Umwachsung der Knospe; Umriss nach einem Totalpräparat. Vergr. 270.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein ausgebildetes Köpfchen. Vergr. 440.

Fig. 7—11. Auf einander folgende Stadien der Entwicklung des Rostellums. Vergr. 525. *B* Boden.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2050

Notes on the Morphology of the Tunicata.

By

Maynard M. Metcalf, Baltimore, Md.

With plates 34—40 and 10 figures in text.

Contents.

Introduction.
Section I. The Intersiphonal Organs in the Tunicata.
Section II. The Histology of the Brain and Ciliated Funnel in *Iasis cordiformis zonaria.*
Section III. Protandry in *Salpa cylindrica.*
Section IV. The Ingestion of Follicle Cells in *Leptoclinum*, *Salpa* and the Rat.
Section V. The Anatomy of *Octacnemus patagoniensis.*
Section VI. Pharyngeal and Cloacal Glands in *Styela aggregata* var. *americana* (?).
Section VII. On certain Ectodermal Evaginations and Invaginations in *Molgula manhattensis.*
Section VIII. *Herdmania bostrichobranchus* new Genus.
Section IX. Brief Mention of certain Points of Minor Interest.
1) "Cell size and body size" in the Tunicata.
2) The lens of the eye in the tadpole of *Ecteinascidia turbinata.*
3) Abbreviated development in *Molgula pellucida* (?).
4) The formation of the periganglionic membrane in *Cyclosalpa.*

Introduction.

The studies, the results of which are here described, were undertaken with the desire of comparing the neural gland of other groups of Tunicata with the peculiar gland I had found in connection with the brain of *Salpa.* As such a comparative study, to be valuable, must be comprehensive, I have endeavored to obtain representatives of as many families as possible and have succeeded

in obtaining species from all but two of the families of the whole group, these two families being among the compound Ascidians.

In the course of the work many points of some interest, not immediately connected with the study of the neural gland, have presented themselves. To some of these reference is made in the later sections of this paper. It has been my endeavor to condense the descriptions as much as possible without sacrificing clearness. Many details have been omitted, yet I fear the descriptive portions of the paper will necessarily prove somewhat tedious.

It is a pleasure to acknowledge my indebtedness to Professor Whitman, Director of the Marine Biological Laboratory at Wood's Holl, for the facilities there offered me for the prosecution of my work, and to the American Association for the Advancement of Science, whose room at Wood's Holl I occupied for one summer. Professor Bumpus, Director of the Wood's Holl Laboratory of the United States Fish Commission, gave me a much desired opportunity to collect living Salpas. Dr. H. S. Jennings, Dr. C. P. Sigerfoos and Dr. Reid Hunt have sent me valuable material. To Professor Brooks, under whose direction I began my study of the Tunicates, I am especially indebted for all my specimens of *Doliolum, Appendicularia* and *Octacnemus* and most of the *Salpa* material. Professor Verrill very kindly identified for me several forms from the New England coast. To all of these who have assisted me, I beg to offer my most sincere thanks.

Advance notices of some of the results here detailed have been published from time to time in the Zoologischer Anzeiger, the Anatomischer Anzeiger and the Zoological Bulletin, to which occasional reference will be made in the text.

Section I.

The Intersiphonal Organs.

The term intersiphonal organs is used to refer to the ganglion and neural gland and to the organs connected with them, i. e. the ciliated funnel and the nervous and glandular structures in the dorsal raphe [1]). The ganglion is, of course, present in all Tunicates. A neural gland of some sort is also present in every species. One or

1) The term dorsal raphe is used, as Roule has used it, to mean the median portion of the partition between pharynx and cloaca. Roule, 1886.

more ciliated funnels, likewise, are found in every Tunicate, though in some forms, e. g. the Salpas, the funnel has no connection with the gland. In the raphe, in addition to a large blood sinus running its whole length, and a strong muscle attached below near the oesophagus and above united to the muscles around the ganglion, there is found a nerve which is gangliated, and, in many genera, in addition a tube is seen which is continuous above with the duct of the gland. In some species functional gland cells are associated with this tube. In this section of this paper, I invite attention to the comparative anatomy of these organs in 54 species representing all but two of the families and all but two of the sub-families[1]) of the whole group Tunicata. These families are the *Polystyelidae* and the *Coelocormidae*, the latter containing only one species described by HERDMAN from the South Atlantic ocean. The sub-families not represented are the *Corellinae* and the *Hypobythiinae*, both being sub-divisions of the *Ascidiidae*. The last sub-family contains but two species found at great depth in the Atlantic and Pacific oceans. I hope some one having the necessary material may be sufficiently interested to study the conditions of the gland in these forms and compare with my results.

It is natural to begin the description with the Simple Ascidians. *Ciona intestinalis* will serve well as a type form with which other species may be compared.

Ciona intestinalis L.[2]).

Plate 34, Figs. 1, 2 and 3.

The ganglion and gland seen in dorsal view present the appearance sketched in Fig. 1. The ganglion (*gg*) is oval, twice as long as broad, and bifurcated at either end where the great siphonal nerves arise. The right posterior nerve is much larger than its fellow of the other side, and from its base is given off a branch, not shown in the figure, which runs ventrally into the raphe. (Cf. Fig. 3 *r.n*, a parasagittal section slightly on the right side of the median plane.) This is the rapheal nerve. It follows the course of the large rapheal muscle nearly to the oesophageal opening, its fibrils apparently being distributed, at least in part, to the fibres of the muscle[3]). A few

1) HERDMAN's classification is followed in the main. Cf. HERDMAN, 1891.

2) The best description yet published of the ganglion and neural gland in this species is that of ROULE. Cf. ROULE, 1886.

3) This muscle is not shown in the figure.

ganglion cells are associated with the nerve at its upper end. The ganglion in section shows the usual cellular cortex and fibrous central area.

The ciliated funnel is immediately in front of the ganglion and a little on the right side (Fig. 1 *cif*). In ventral view (Fig. 2) one sees that it has a form very usual for the Ascidian funnel, that of a horse-shoe with its ends incurved and somewhat coiled. As is frequently the case in other species, the coils are not symmetrical.

The funnel (Fig. 3 *c.f*) leads back into the duct of the neural gland, which is a rather narrow tube running along the ventral side of the ganglion almost to its posterior end. Here it bends to the right and upward, passing to the right of the base of the great right posterior nerve (Fig. 1 and Fig. 3 *r. d*). It now bends across above this nerve to reach the median plane where it turns sharply downward into the raphe, following the rapheal nerve. The rapheal duct ends blindly not far above the opening of the oesophagus. Throughout its length it presents an even contour with no glandular swellings. Its lumen is distinct. Its lining epithelium consists of cubical cells similar to those lining the duct between the gland and the ciliated funnel [1]). Fig. 3 shows that the rapheal organs described lie between the cloacal epithelium and the great median blood sinus of the raphe, which is continuous above with the sinus in which lie the brain and neural gland.

The neural gland is an evagination from the ventral wall of the duct opposite the ganglion; the gland being ventral, the ganglion dorsal (Fig. 3). To be strictly accurate the gland should be called an outgrowth from the duct rather than an evagination, for, as WILLEY has so clearly shown for this species and for *Clavelina*, it is formed as a thickening of the ventral wall of the duct at a time when the duct is still the tube of the central nervous system [2]). The gland is considerably branched, the lumina of the branches all uniting to open into the ventral side of the duct by a great opening opposite the middle of the ganglion (Fig. 3). All

---

1) NASSONOFF in 1876 gave a very clear figure and description of the rapheal duct in *Molgula tubulosa,* and more recently (1892) JULIN has described the same structure in *Styelopsis grossularia.* I had not seen these papers previous to the publication of my description of the neural gland in *Cynthia papillosa,* or I should have acknowledged the priority of the descriptions of NASSONOFF and JULIN.

2) Cf. WILLEY, 1893. I can confirm this description for *Ecteinascidia turbinata* and *Molgula manhattensis.*

the branches of the gland are lined by cubical epithelium similar to the endothelium of the duct. These cells are in active proliferation [1]). The products of their division, dropping into the lumen of the gland, completely fill it with a mass of lightly staining degenerating cells. The secretion of the gland is the product of the degeneration of these cells [2]). This is much more easily seen in other species where the mass of cells is not so great, and crowding does not obscure the true relations. (Cf. *Boltenia reniformis,* page 512, Plate 35, Fig. 20, and *Cynthia papillosa*, page 599, Plate 35, Fig. 16.) I have already called attention to the great blood sinus surrounding the brain and neural gland. The rich blood supply is probably of importance to the gland.

In connection with the study of other species evidence will be presented that the ciliated funnel is not merely the aperture of the neural gland, but is associated with a sensory function [3]). The relations are not so clear in *Ciona*, but it is worth mentioning that a small mass of medium-sized ganglion cells, connected by nerve fibres with the brain, lies upon the dorsal wall of the duct, between the brain and ciliated funnel. The basement membrane of the duct is somewhat interrupted here, and the outer ends of its endothelial cells are irregular. For a much clearer demonstration of similar relations, see the description of *Boltenia reniformis* (page 514 and Text-Fig. F, also Plate 35, Figs. 19 and 21).

The conditions in *Ciona tenella* (Stimpson) and *Ciona fascicularis* (Hanc.) are so similar as to need no separate description. I have not sectioned *Ciona flemingi* (Herdm.), but dissected specimens show relations practically identical with the other Cionas studied.

Summary.

Important facts mentioned in the foregoing description.

---

1) Apparently by amitotic division, for I have never been able to demonstrate mitosis in these cells in any species studied.

2) The degeneration of these cells is not very rapid, the majority of them being still intact as seen in sections of the gland of this and other species.

3) Hunter, at my suggestion, undertook a study of this and other points of innervation, by means of methyl blue and gold chloride. In a preliminary paper already published he records the demonstration of sensory cells in the funnel. Cf. Hunter, 1898 [2].

The secretion of the neural gland is formed by the disintegration of cells proliferated from the endothelium of the gland.

The duct of the gland is prolonged into the dorsal raphe.

There is some indication of the innervation of the duct of the gland near its point of connection with the ciliated funnel.

It is well to call attention to the asymmetry of the rapheal nerve (its origin), of the posterior siphonal nerves, of the rapheal duct (its proximal end), and of the ciliated funnel (its position and form). This will be referred to later. See page 523.

The Cionas belong to the *Cioninae*, a sub-family of the *Ascidiidae.* Of another sub-family, the *Ascidiinae*, I have three representatives — *Ascidia mentula, Ascidia atra*, and *Phallusia mammillata.*

Ascidia mentula O. F. M.

Plate 34, Fig. 4.

In this species, as is the case in most members of the sub-family *Ascidiinae,* the ganglion and gland lie far back of the ciliated funnel, the duct of the gland being very long. The funnel has the usual horse-shoe form, with its ends asymmetrically coiled. The simple duct connects, below the ganglion, with the gland, which is nearly as large as the ganglion, and presents but one feature of special interest, that is the asymmetrical position of its posterior portion. The anterior part of the gland lies ventral to the ganglion, but its posterior end pushes up on the right side. From the upper posterior corner of the gland, the duct (*r. d*) continues upward and backward and inward until it reaches the median plane of the body, here to bend down into the dorsal raphe. From the upper posterior region of the ganglion, not far from the base of this rapheal duct, there arises a cord of ganglion cells (*g. c*) that pushes out to join the rapheal duct. More ventrally, the cord and duct become indistinguishable owing to the fact that the lumen of the latter becomes obliterated and its cells disassociated, as if drawn apart. I have been unable to tell whether the cells further down in the raphe are derived from the cord of ganglion cells or from the duct or from both, apparently the latter.

In addition to this cellular cord in the raphe, there is a well defined nerve (*r. n*) which arises as a branch from the inner (ad-median) side of the larger right posterior nerve and follows the course shown in the figure. The rapheal nerve follows the rapheal muscle almost to its ventral end near the oesophagus. The cells of the cellular cord, after it enters the raphe, become loosely arranged and

associate themselves with the fibres of the rapheal nerve and are the ganglion cells of this nerve.

The point of chief interest in this species is the presence in the raphe (at its base only) of three distinct structures; one the duct, derived from the duct of the gland, and two distinct nervous cords, one composed of fibres derived from one of the atrial siphonal nerves, the other composed of ganglion cells derived directly from the brain.

Fig. A.

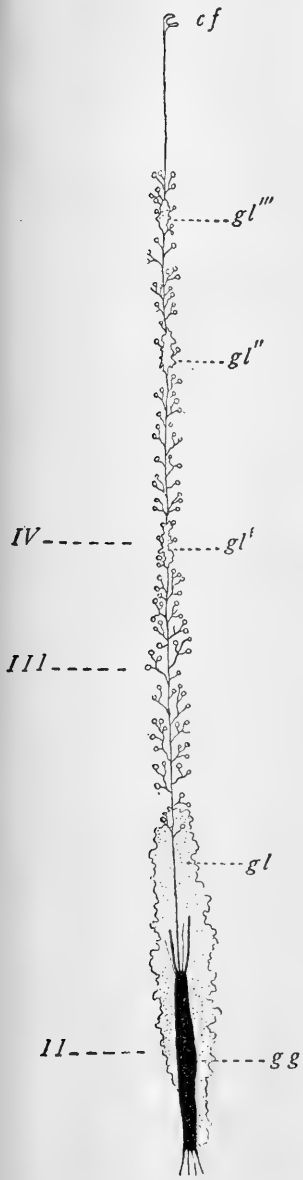


Fig. B.

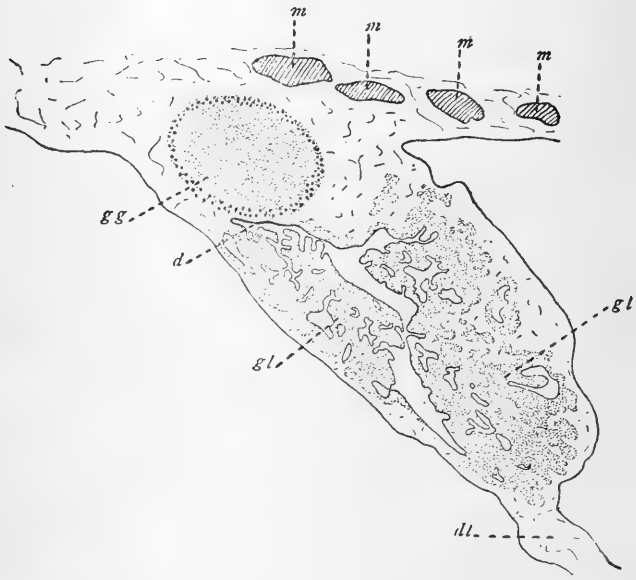


Fig. A. A dorsal view of the intersiphonal organs of *Ascidia atra* Les. This drawing is a reconstruction from serial cross sections. *c.f* ciliated funnel, *c.f'* accessory ciliated funnel, *d* duct of neural gland, *d'* branch of duct of neural gland, *d.l* dorsal lamina, which is continuous behind with the upper end of the dorsal raphe, *gg* ganglion (brain), *gl* neural gland, *gl'*, *gl''*, *gl'''* accessory glands, *m* longitudinal muscle of the intersiphonal region, *n* nerve.

Fig. B. A cross section through the ganglion and neural gland of *Ascidia atra* Les., at the point marked *II* in Text-Fig. A. × 100 diameters. Reference letters as in Text-Fig. A.

Ascidia atra Les.

Text-Figs. A, B, C and D.

Ascidia atra differs from *Ascidia mentula* in several important structural points. The ganglion is more elongated and slender. The gland is very large, twice as long as the ganglion and about three times as deep as the ganglion dorso-ventrally (Text-Figs. A and B). I have found no other species in which the gland is so large in proportion to the body. The upper end of the dorsal raphe is greatly enlarged to accommodate the large gland (cf. Text-Fig. B). The duct which leads forward into the ciliated funnel shows certain peculiar features. At three distinct points (in each of the two specimens I have had for study) the duct is associated with considerable masses of glandular tissue (Text-Fig. A *gl'*, *gl''*, *gl'''*). In these accessory glands, as in the main gland, the secretion is formed by the disintegration of cells proliferated from the endothelium of the duct or its branches.

Fig. C. A cross section through the duct of the neural gland of *Ascidia atra* Les., at a point marked *III* in Text-Fig. A. × 100 diameters. Reference letters as in Text-Fig. A.

Between the anterior end of the large gland and the more anterior of the accessory glands, the duct gives off numerous branches, which usually rebranch from one to five times, each twig ending in a little ciliated funnel that opens into the peribranchial chamber (cf. Text-Figs. A, C and D). There are one hundred and sixteen of these accessory funnels in one specimen, and nearly the same number in the other specimen. Each funnel has a round aperture with flaring lips.

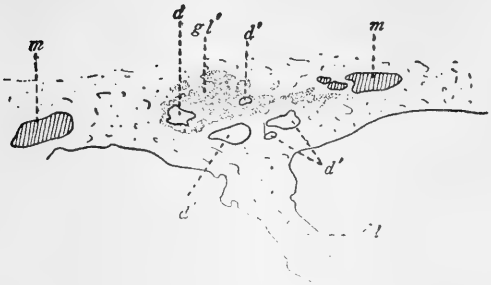


Fig. D. A cross section through one of the accessory glands of *Ascidia atra* Les., at a point marked *IV* in Text-Fig. A. × 100 diameters. Reference letters as in Text-Fig. A.

The chief ciliated funnel in this species is well developed and has the characteristic horse-shoe form (Text-Fig. A). It lies to the right of the median line with the horns of the horse-shoe turned to the right.

It is noteworthy that one of the great nerves arising from the back of the brain is richly gangliated while the other is only slightly so.

The posterior end of the neural gland pushes up along the right side of the ganglion, much as it does in *A. mentula*, and from its upper posterior point a delicate duct continues backward along the less gangliated nerve. A large, richly gangliated branch from the gangliated nerve comes to lie in the median line not far from this posterior prolongation of the duct. Further back the duct associates itself with this median gangliated nerve, and, from the resemblance to the arrangement in *A. mentula*, I do not doubt that the two run down into the dorsal raphe, although I have had insufficient material to determine this point.

The chief interest in this species attaches to the peculiar condition of the duct of the neural gland with its accessory glands, lateral branches and accessory funnels.

Phallusia mammillata Cuv.

Plate 34, Fig. 5.

Julin has well described the neural gland of *Phallusia mammillata*[1]). I fully confirm his description, and desire here only to call attention to certain comparisons with *Ascidia atra*. Both species

1) Cf. Julin, 1881.

have many branches from the duct, ending in accessory funnels. In *Ph. mammillata* these funnels are somewhat smaller than in *A. atra* and are surrounded by a mass of cells containing red pigment.

The chief ciliated funnel, the dorsal tubercle, is very small and cannot always be distinguished, except by its position, from the accessory funnels. Its aperture is always irregular. HERDMAN[1]) describes specimens in which the dorsal tubercle is wholly absent. In no other species of Tunicata, so far as I know, is the tubercle ever wanting.

In *Phallusia* there are large accessory glands along the course of the duct, much larger than in *Ascidia atra*, forming almost a continuous glandular mass along the whole of the branched portion of the duct. The glandular tissue is formed by outgrowths from the main duct and from its many branches. The presence of the great amount of accessory glandular tissue may account for the fact that the neural gland proper is much smaller than in *Ascidia atra*. The great blood sinus of the dorsal lamina follows the course of the duct and furnishes a rich blood supply for these accessory glands.

In the posterior region of the ganglion and gland the relations are about as described for *Ascidia atra*. A posterior prolongation of the duct of the gland (*r. d*) runs up on the right side of the ganglion and extends backward along the right posterior nerve. This duct soon disintegrates, its cells no longer enclosing a lumen. These irregularly arranged cells associate themselves with the fibres of the rapheal nerve, becoming its ganglion cells.

In *Ascidia mentula* I described a cord of ganglion cells arising from the postero-dorsal region of the brain and running back to join the rapheal duct. In the same region in *Phallusia mammillata* there arises from the brain a hollow, tubular cord of cells (*g. c*) which bends dorsally and forward, ending blindly above the brain. It has no connection with any of the other structures described. It seems to be homologous with the gangliated cord of *Ascidia mentula*[2]).

Observe that the ganglion cells of the rapheal nerve in *Phallusia* are derived from a prolongation of the gland, not from the ganglion. Reference will be made again to this point.

---

1) Cf. HERDMAN, 1883.

2) JULIN does not mention the structures described in this and the preceding paragraph.

Especial attention should be called to the degeneration and even occasionally the complete loss of the ciliated funnel in *Phallusia mammillata.*

ROULE has described [1]) a very similar condition of the duct and its accessory branches and funnels in *Ascidia marioni.* Also in *Polycarpa sulcata* VON DRASCHE has described [2]) similar structures. I have had no specimens of these species for examination.

The *Ascidiinae*, Summary, and General Considerations.

Ascidia atra, Ascidia marioni, Phallusia mammillata and *Polycarpa sulcata* (?) are peculiar (so far as known) among the Tunicata in the presence of branches upon the duct of the neural gland and of accessory funnels. There are several species in which the dorsal tubercle has its aperture divided into several openings by the fusion of its lips at one or more points, but, aside from the four species mentioned above there are no forms which have more than one true funnel. Probably the peculiar condition of the dorsal tubercle in a large *Ascidia* from Kerguelen Island, described by HERDMAN, is related to the accessory ducts and funnels in the four species.

Of the three species, *Ascidia atra*, *Ascidia marioni* and *Phallusia mammillata*, observe that *Ascidia atra* diverges least from the other Ascidias in the character of its dorsal tubercle which is large and horse-shoe shaped. *Ascidia marioni* has the tubercle always present, so far as known, but it is reduced in size and has a circular aperture. In *Phallusia mammillata* the tubercle is still more reduced, or may even often be absent. When present it is scarcely distinguishable from the accessory funnels.

All of these three forms have an unusual amount of glandular tissue, *Ascidia atra* and *Phallusia mammillata* at least having accessory glands along the duct.

In none of the *Ascidiinae* which I have studied, is there a well defined rapheal duct. A duct starts from the posterior part of the gland, but it soon loses its lumen, and its cells becoming associated with the fibres of the rapheal nerve, serve as the ganglion cells of that nerve. In *Ascidia mentula* additional ganglion cells from the brain enter the raphe and join the cells of the rapheal duct to form the ganglion cells of the rapheal nerve.

---

1) ROULE, 1886.
2) VON DRASCHE, 1884.

The *Ascidiinae* I have studied differ from the *Cioninae* described in the degenerate condition of the rapheal duct and its peculiar connection with the rapheal nerve. The two sub-families agree in the dextral asymmetry of the intersiphonal organs.

The *Clavelinidae.*

Of this family I have five representatives belonging to five of the ten genera: *Clavelina rissoana* M. Edw., *Ecteinascidia turbinata* Herd., *Perophora viridis* Verr., *Rhopalaea neapolitana* Phil., and *Diazona violacea* Sav.

Rhopalaea neapolitana Phil.

Plate 34, Figs. 6 and 7.

Rhopalaea neapolitana agrees in general with *Ciona intestinalis* in the condition of the intersiphonal organs. The gland (*gl*) lies ventral to the ovoid ganglion (*gg*). The duct is short opening immediately into the large ciliated funnel (*c.f*). In the dorsal raphe we find a well developed nerve (*r.n*), which is a branch of the right posterior siphonal nerve, and a duct (*r.d*) continuous above at the back of the gland with the main duct of the gland. The proximal end of this rapheal duct does not, as in *Ciona*, rise to the level of the dorsal surface of the ganglion before descending into the raphe (Fig. 7) but the whole gland and its appendages are ventral to the ganglion. Though not so shown in the small figure (Fig. 7), the rapheal duct has a central lumen throughout its course.

Large ganglion cells accompany the fibres of the right posterior siphonal nerve, but very few of them follow its rapheal branch into the dorsal raphe. Smaller cells, probably mesodermal, lie in the neighborhood of the rapheal nerve as elsewhere among the tissues of the raphe, but apparently these have no special connection with the nerve.

Clavelina rissoana M. Edw.

Plate 34, Figs. 8, 9 and 10.

This species agrees closely with *Rhopalaea*, the chief differences being the larger size of the ciliated funnel and the greater development of the gland which pushes out far on each side of the ganglion (Fig. 9). The rapheal nerve and duct have the same character as in the latter species.

On the dorsal wall of the gland, just in front of the point of

origin of the rapheal duct, is a region where the basement membrane of the glandular epithelium is absent and the cells of the gland and ganglion merge into one another, being indistinguishable (Fig. 10). This I believe to be a reminiscence of the mode of origin of the ganglion by the proliferation of cells from the dorsal wall of the tube in the larva, which is at first the neural tube, but which becomes later the definitive duct of the neural gland (cf. WILLEY, 1893, II). Similar relations are found in *Rhopalaea neapolitana*, in *Perophora viridis* and in many other forms to some of which reference will be made later.

In addition to this fusion of gland and ganglion, we observe (Fig. 10) on each side of the duct of the gland that the periganglionic membrane is wanting and that certain of the large cells of the ganglion push down on each side of the duct. Further forward these ventral outgrowths from the ganglion are much larger and push down around the duct completely surrounding it, and are so closely united to the gland as to present no line of demarcation from the latter.. As seen in Fig. 10 these downgrowths are partially separated from the ganglion by an intervening membrane.

Similar ganglion cells lying outside the contour of the brain and often separated by a membrane from the brain, are found in most Ascidians and in *Salpa* above the gland. I have not found sufficient indication that these ganglionic outgrowths innervate the gland.

Diazona violacea SAV.

Plate 34, Fig. 11.

Diazona violacea shows conditions so similar to *Clavelina rissoana* that no description is needed. I should, however, say that in this species I have been unable to find any fusion of gland and ganglion, and also that there is no such great development of the ganglionic downgrowths from the brain. There are merely the usual few large ganglion cells on each side between the gland and the brain.

Ecteinascidia turbinata HERDM.

The general relations in this species are so similar to those in *Clavelina* that they need little description. One noteworthy difference is the fact that there is no rapheal prolongation of the duct of the neural gland. The rapheal nerve is present and is richly gangliated. It arises from the posterior end of the ganglion just above the blind posterior end of the duct of the gland.

The cells of the gland in *Ecteinascidia* show clearly a remarkable histological character that in most other species is not so plainly seen. The gland cells are large and easily studied. Fig. 12 of Plate 34 shows a single cell. Its nucleus is pushed to one side by a large vacuole which almost completely fills the cell body. Within the vacuole is seen an irregular coagulated mass [1]), which stains with DELAFIELD's haematoxylin less deeply than does the cell protoplasm. In many cases the nucleus is distorted by the pressure of the vacuole into a slender semi-lunar disc. Both the cells of the endothelium and their derivatives, the cells filling the lumen of the gland, show this peculiar character. The latter are found in different stages of degeneration. One naturally regards the vacuole contained in each of these cells as a vacuole of secretion, but instead of this being poured out from the cell, and the cell then proceeding to form another similar vacuole, the whole cell disintegrates. Important for comparison with these conditions is the state of the gland in *Polycyclus renieri* to which reference will be made later (cf. p. 523 and p. 528 to).

Perophora viridis VERR.

Plate 34, Fig. 13.

Perophora viridis shows the same sort of vesicular cells as have just been described for *Ecteinascidia*, and in other regards the anatomy of the gland and ganglion and their outgrowths is similar in the two species.

Clavelinidae, Summary and Comparisons.

So far as the anatomy of the intersiphonal organs is concerned the five species of this family described fall into two groups. The first group, containing *Rhopalaea neapolitana*, *Clavellina rissoana* and *Diazona violacea*, closely resembles the *Cioninae* among the *Ascidiidae* in the presence and manner of arrangement of the rapheal nerve. The other group including *Ecteinascidia turbinata* and *Perophora viridis*, differs markedly from the other three forms in the total absence of any rapheal duct. In this regard they more nearly approach the sub-family *Ascidiinae* in which the rapheal duct, though present, is but imperfectly developed. *Perophora* and *Ecteinascidia* also agree in the vesicular character of their gland cells, a feature which, if present at all in the other three species, is much less marked.

---

1) The material was killed in PERENYI's fluid and preserved in alcohol.

The *Cynthiidae.*

I have studied nine species of *Cynthiidae* including representatives of each of the three sub-families, the *Styelinae*, the *Cynthiinae* and the *Bolteniinae.*

The *Cynthiinae.*

Of this sub-family I have studied four forms — *Cynthia papillosa* L., *Cynthia pyriformis* RATHKE, *Cynthia echinata* L., and *Cynthia carnea* VERRILL.

Cynthia papillosa L.[1]).

Plate 35, Figs. 14, 15 and 16.

In *Cynthia papillosa*, as in all the *Cynthiidae* studied, the neural gland lies dorsal to the ganglion. The ganglion is very much elongated (Figs. 14 and 15) stretching from the upper end of the dorsal raphe forward to the ciliated funnel. The funnel shows no features of special interest, except that the horns of the horse-shoe are very greatly coiled, the apices of the coils being pulled out ventrally, giving it the form of a double spiral not coiled in one plane (Fig. 14).

The neural gland is very long and slender and lies close to the ganglion along its whole dorsal surface (Fig. 15). It is in the form of a tube with but slight irregularities and outgrowths. As in all other species, both those in which the gland is ventral and those in which it is dorsal, the epithelium of the gland on the side next to the ganglion is composed of a single layer of cubical cells bounding the lumen of the gland and continuous with the epithelium of the duct (Fig. 16). The other wall of the gland, opposite to the ganglion, is made up of a similar cubical epithelium, but its cells are in active proliferation, giving rise to a mass of cells so numerous in places as to completely fill the lumen of the gland. These cells frequently drop down and lie in masses against the lower epithelium and the careless observer might therefore think that they had arisen from the lower epithelium. Careful examination, however, shows that the inner contour of the cells of the epithelium of the ventral side of the gland is as definite as their outer contour which abuts upon the basement membrane, and one finds no evidence of the division or migration of any of these cells. Here, then, as in all other cases, we find that the glandular tissue arises from that wall of the duct which is most

1) Cf. METCALF, 1898.

distant from the surface of the ganglion. Close observation of the cells filling the central spaces shows them to be in all stages of disintegration, either the nucleus or cell body or both being irregular.

In the raphe we find a large, richly gangliated nerve (Fig. 15 *r.n*) which follows the rapheal muscle nearly to its insertion at the edge of the oesophageal aperture. We also see the rapheal duct (*r.d*). This arises from near the posterior end of the neural gland and turns down around the right side of the ganglion to enter the raphe. The rapheal duct is larger than the gland itself and in the whole upper half of the raphe it is greatly swollen, containing great masses of cells degenerating to form the secretion. These degenerating cells are formed from the posterior wall of the duct, while the anterior wall, corresponding to and continuous with the ventral wall of the neural gland proper, is composed of a single layer of cubical cells. The mass of glandular tissue contained in the raphe is several times greater than that in the whole epineural portion (the gland proper).

Corresponding to the dextral asymmetry in the upper end of the rapheal duct we find a similar asymmetry in the anterior part of the duct of the gland. That is, the connection between the gland and the ciliated funnel is established by means of a duct which runs around the right side of the ganglion just behind the point of origin of the anterior siphonal nerves.

There is one further point of interest. The ganglion and gland are partially fused in this species as in many others. At about the the middle of the epineural gland there is an elongated area where the basement membrane of its ventral wall is wanting, and the cells of the ganglion so grade off into those of the gland that the two cannot be distinguished (Fig. 15 *f*). If we regard all the cells in this region as belonging to the ganglion we may say that the latter at this point is in direct contact with the lumen of the gland.

Cynthia pyriformis Rathke.

Cynthia pyriformis corresponds to *Cynthia papillosa* in the features mentioned in the description of the latter species. The ganglion is, however, a little less slender and elongated. The gland also is shorter and stockier. The rapheal duct and nerve are as in *Cynthia papillosa.* Since the gland is shorter than the ganglion, both its anterior duct to the ciliated funnel, and its posterior connection with the rapheal duct, are about one-third of the way from the anterior and

posterior ends of the ganglion respectively. Both of these communicating ducts pass to the right of the ganglion.

Cynthia carnea Verrill.
Plate 35, Figs. 17 and 18.

We have here the same essential relations with, however, considerable modifications. The duct from the simple, circular funnel runs up around the right side of the ganglion to the slightly developed gland, which, of course, lies dorsal to the ganglion (Fig. 17). The lumen of the gland contains many disintegrating cells. Posteriorly the ventral or tubular portion of the epineural gland is continued ventrally around the right side of the ganglion. While this is evidently the homolog of the rapheal duct, it can only by courtesy be called by this name, for, instead of running down into the raphe, it curls forward under the ganglion and ends blindly at the upper end of the raphe. The posterior end of the gland fuses with the ganglion as shown in Fig. 18 *f*. It is just at the right of this point of fusion that the rapheal duct arises.

About one-third of the way in front of the posterior end of the ganglion a large gangliated nerve arises from its ventral surface, somewhat to the right of the median line, and runs down into the dorsal raphe, having the usual relation to the rapheal nerve.

Cynthia echinata L.

This species, like the first two *Cynthiae* described has a very long and slender ganglion which stretches forward beyond the ciliated funnel, and backward beyond the upper end of the raphe.

The funnel lies at the right of the ganglion, about one-fifth of the length of the ganglion behind its anterior end. Its duct runs up on the right of the brain to reach its dorsal surface, where it enlarges into a good sized spindle-shaped chamber, more or less filled with disintegrating cells which have been proliferated from the cubical epithelium of its dorsal wall. This swelling is all there is to the epineural gland proper.

On the right side of the ganglion, one-fifth of its length from its posterior end, the duct bends ventralward, having lost its glandular character, and runs a short distance into the raphe, ending blindly. It extends into the raphe only for a distance equal to the thickness of five sections.

The rapheal muscle, in this as in other species, is bifurcated above, half of its strands going to each side of the ganglion. The rapheal nerve[1]) and the rudimentary rapheal duct lie along the right hand one of the two muscle bundles. The nerve in its further course becomes completely invested by the fibres of the muscle. (Cf. Text-Fig. E, page 513, which shows the same relations in *Boltenia reniformis.*)

Summary.

These four Cynthias agree in the dorsal position and slight development of the neural gland proper. On the other hand, the large *Cynthia papillosa* and *Cynthia pyriformis* differ surprisingly from the small *Cynthia echinata* and *Cynthia carnea* as regards the rapheal duct. In the former this is very large and highly glandular, while in the latter it is very short and gives no evidence of glandular activity.

A gangliated rapheal nerve is present in all four species.

The ganglion and neural gland are fused at one point.

The *Cynthiinae* like the *Ascidiidae* and *Clavelinidae* show marked dextral asymmetry in the intersiphonal organs.

The *Bolteniinae.*

Of this sub-family which includes the genera *Boltenia, Cystingia, Fungulus* and *Culeolus*, I have but one representative, a species of *Boltenia*, probably *Boltenia reniformis* MacL.

Boltenia reniformis MacL.[2]).

Plate 35, Figs. 19—23, and Text-Figs. E and F.

Boltenia like the Cynthias has a long slender ganglion stretching forward beyond the ciliated funnel (Fig. 19). The funnel lies at some distance to the right of the ganglion. From the funnel the duct runs a short distance toward the median plane of the body, then bends obliquely backward and upward to the dorsal surface of the brain, where it enlarges into a spacious chamber (cf. Figs. 19 and 20). This chamber, which is the neural gland, is partially filled with degenerating cells derived from its dorsal and lateral walls (Fig. 20).

Throughout the whole length of the gland, on the side next to the brain, its epithelial cells are cubical and are arranged in a single layer (Fig. 20). On each side of this area, between the bases of the

1) This is gangliated as in other Cynthias.

2) Cf. Metcalf, 1895[2], III.

epithelial cells and their loose fibrous basement membrane, one observes a considerable number of cells slightly larger than the gland cells, whose cell body is filled with numerous yellow granules. (These are not shown in the figures.) Their appearance suggests that they may be leucocytes [1]). A few granular cells of a similar size, but with the granules less yellow, are found among the loose cells in the lumen of the gland. They are especially numerous in and around the enlarged portion of the duct near its point of innervation. The arrangement of the cells of the outer wall of the gland is so loose that wandering cells might easily pass between them, and probably these granular cells do so, either to devour the disintegrating cells in the lumen of the gland, or else themselves to degenerate with the latter to form the secretion of the gland. I do not find evidence in this species or in any other, that the neural gland is occupied in the formation of blood corpuscles.

There is a very slight fusion between the ganglion and the gland at several points near the middle of their extent.

There is no prolongation of the gland into the dorsal raphe.

A rapheal nerve is present (Fig. 19 *r.n*). A cord of ganglion cells and nerve fibres arising from the posterior end of the ganglion

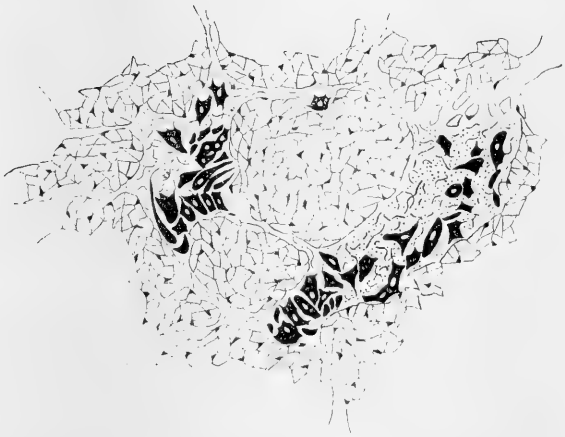


Fig. E. A section through the rapheal nerve of *Boltenia reniformis*, showing how it is surrounded by the fibres of the rapheal muscle. Only a part of the rapheal muscle is shown. The nerve cells are in black with white nuclei. The nuclei of the muscle fibres are indicated by small angular black dots. × 360 diameters.

1) They also closely resemble the phosphorescent cells of other Tunicates, which in all cases lie in blood sinuses, and are apparently modified leucocytes.

extends into the raphe where it becomes intimately associated with the great rapheal muscle (cf. Text-Fig. E). The nerve extends three-fourths of the way to the ventral end of the raphe, gradually diminishing in size until it disappears.

Boltenia is the easiest form I have yet found in which to demonstrate by dissection the disposition of the great rapheal muscle. It is attached below to the upper edge of the oesophageal opening. Above, it connects with the muscles above the ganglion, its fibres being distributed to the siphons, becoming the doral strands of the siphon retractors.

The point of chief interest, which is demonstrated with great clearness in *Boltenia*, is the innervation of the ciliated funnel. A large, very richly gangliated nerve pushes out from the right side of the ganglion, near its anterior end, and is distributed to the columnar epithelium of the duct of the neural gland, just above the point where the latter passes over into the ciliated epithelium of the funnel (*n* Fig. 19 and Text-Fig. F). Fig. 21 shows that at this point the basement membrane of the duct is absent, and the outer ends of the cells are drawn out into long processes. I have not had living material for study, so I have been unable to demonstrate by either methyl blue or gold chloride, or by maceration, the shape of the individual cells, or their actual continuation into the fibres of the nerve. There is, however, no room for doubt that this large nerve, which runs to the epithelium at this point, and whose fibres cannot be traced farther, really innervates the epithelium of the duct where it joins the ciliated funnel [1]). Figs. 22 and 23 show three of the ganglion cells from this nerve. They have the same character as the larger cells in the cortex of the brain itself. I shall call attention later (p. 552) to this innervation of the funnel in *Boltenia* as one of the several things indicating that the ciliated funnel of the Tunicata has a sensory function.

Boltenia in comparison with the Cynthias shows the same general relations except for 1) the symmetrical arrangement of the rapheal nerve, which arises from the posterior mid-point of the ganglion, 2) the absence of any sign of a rapheal duct and 3) the great clearness with which the innervation of the ciliated funnel can be demonstrated.

---

1) In material preserved in formalin and stained with Mayer's haemalum or Delafield's haematoxylin, the nerve cells and nerve fibres are almost black, giving a sharp contrast to the blood corpuscles and connective tissue.

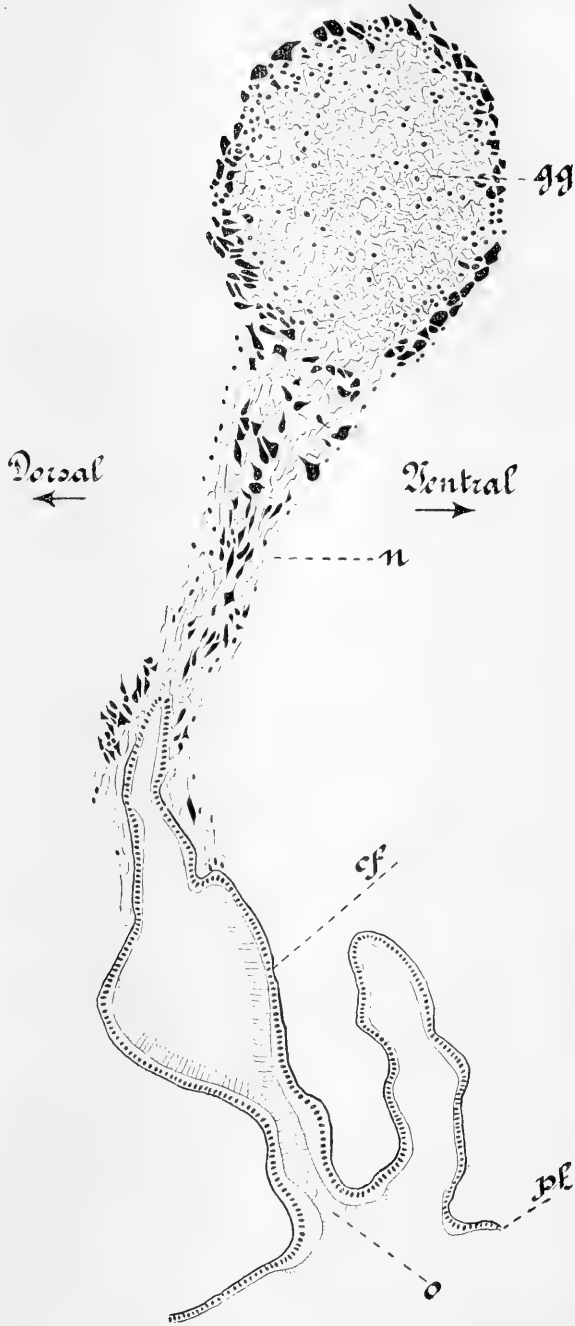


Fig. F. A transverse section through the ganglion and ciliated funnel of *Boltenia reniformis*, showing the large nerve connecting the two. $\times$ 260 diameters. *c.f* ciliated funnel, *gg* ganglion, *n* nerve to the ciliated funnel, *o* opening of the ciliated funnel into the pharynx, *ph* epithelium of pharynx.

Observe the dextral asymmetry shown in the position of the ciliated funnel and its duct and nerve (Fig. 19).

The *Styelinae.*

I have studied four species in this sub-family — *Polycarpa glomerata* ALD., *Polycarpa varians* HELLER, *Styela plicata* LES. and a species which STIMPSON has named *Cynthia partita*, but which seems to be an American variety of *Styela aggregata* O. F. M., distinguished from the European form chiefly by its duller color. Of the other six genera of this sub-family I have had no representatives.

Styela plicata LES.

Plate 36, Figs. 24 and 25.

From the very large, coiled, ciliated funnel the duct leads up to the right of the anterior siphonal nerves into the gland which lies on the dorsal surface of the ganglion. The gland is large and presents the usual appearance. Posteriorly its cells grade off into those of the ganglion (Fig. 25 *f*). Just in front of this point of fusion the rapheal duct arises from the gland and running down to the right of the ganglion passes into the dorsal raphe, stretching down about one-third of the way to the oesophageal opening, there to end blindly. It is a simple tube with no swellings and no collections of glandular cells in its lumen (Fig. 25 *r. d*).

A gangliated nerve cord is also present in the raphe, having the usual relations (Figs. 24 and 25 *r. n*).

Styela aggregata var. americana (?)

This is the species which on the New England coast is commonly called by STIMPSON's name *Cynthia partita.* It is clearly a *Styela* and except for its duller color seems to agree with the description of the European *Styela aggregata* O. F. M.

In the character of its intersiphonal organs it so exactly resembles *Styela plicata* LES. that there is no need of any description. I will call attention only to the great size of the gland.

Polycarpa glomerata ALD.

Plate 36, Figs. 26—28.

The ciliated funnel in this species is in the form of a trumpet with its posterior part bent sharply to the right (Fig. 26). Where it touches the base of the right anterior siphonal nerve the latter

gives off numerous fibres which run directly to the ciliated epithelium of the funnel. In this region of the funnel the basement membrane of the ciliated epithelium is interrupted and the outer ends of the cells show the same irregular character observed in *Boltenia reniformis* (cf. Plate 35, Fig. 21). Numerous ganglion cells are associated with the fibres of this nerve which innervates the funnel. From the funnel the duct leads back along the median line of the dorsal surface of the ganglion, ending posteriorly in a bilobed tube which bends down around the end of the ganglion (*r. d* of Figs. 26—28). This is evidently the rudimentary rapheal duct.

The duct which runs over the dorsal surface of the ganglion branches at but one point, above the center of the ganglion (Fig. 26). Here it sends off a great duct right and left, forming a cross. Each arm of the cross is greatly branched, the branches forming the neural gland. In the figure I have omitted those branches which extend dorsally, indicating them as if cut off at their origin from the transverse duct.

In drawing Fig. 28, I distorted the true relation bringing into the median plane portions of the funnel that in reality lie to the right and do not appear in this section. The drawing would be accurate for a sagittal section of an individual in which the funnel had been straightened out.

A rapheal nerve is present and is gangliated. Its origin is shown in Fig. 28.

Polycarpa varians Heller.

In this species the condition of the intersiphonal organs is the same as in *Polycarpa glomerata* Ald., except that the branches of the gland are longer and more slender (the ducts have the same cruciform arrangement) and the rudimentary rapheal duct extends a little farther ventralward and has its furcæ slightly longer than in the last species.

In both species of *Polycarpa* I find a nerve assosiated with numerous ganglion cells which pushes out from the antero-ventral part of the ganglion on the median line. Its fibres seem to be distributed in part a least to the wall of the pharynx along side of the dorsal lamina. This gangliated nerve has the same position as that which, in the Cionas and in *Herdmania* comes into such intimate contact with and seems to innervate the duct of the gland near its union with the funnel (cf. page 521 and Plate 36, Fig. 37). But in the Polycarpas the duct and upper end of the funnel lie dorsal to the

ganglion, and the funnel receives its innervating fibres from the base of the right anterior siphonal nerve, while the antero-ventral nerve just described has no connection with either funnel or duct. I can suggest only that the antero-ventral nerve in the Cionas innervates both the ciliated funnel and the sides of the dorsal lamina, while in the Polycarpas the two sets of fibres leave the brain at different points and run in two separate bundles to their respective destinations. Such a difference should not surprise us, for even closely related forms differ greatly in the number of nerve trunks by which homologous fibres arise from the brain. For example, the siphonal nerves may arise from the brain by a single pair of large cords in front and behind, or the fibres having the same ultimate distribution may leave the brain in numerous nerve trunks.

The *Styelinae* in general.

The *Styelinae* agree with the *Bolteniinae* and the *Cynthiinae* in the dorsal position of the neural gland, the gangliated character of the rapheal nerve, the fusion of ganglion and gland, and the dextral asymmetry of the ciliated funnel and of the duct of the neural gland.

The Polycarpas differ from the Styelas in having merely a rudimentary rapheal duct. This contrast between the two genera is similar to that between different species of *Cynthia*, some of which have the rapheal duct well developed, while in others it is present only as a rudiment.

In the Polycarpas the rudimentary rapheal duct is in the median plane, or nearly so, showing no sign of dextral asymmetry. The cruciform arrangement of the ducts of the neural gland in the Polycarpas is in marked contrast to the condition in the Styelas.

The secretion of the gland in the *Styelinae* is formed as in the other groups by the disintegration of cells proliferated from its endothelium.

The *Molgulidae*.

Under this family I shall include descriptions of *Molgula manhattensis* VERRILL, *Molgula arenicola* (?), *Eugyra pilularis* VERRILL and *Herdmania bostrichobranchus*[1]).

---

1) In Section VIII of this paper I will refer to the confusion that has arisen between *Molgula manhattensis* and "*Bostrichobranchus manhattensis*" and will describe as *Herdmania bostrichobranchus* a form which seems to be a new species.

Molgula manhattensis Verrill.

Plate 36, Figs. 29 and 30.

In this species the very large gland is dorsal to the slender ganglion (Fig. 29). The ciliated funnel which has the characteristic form, a horse-shoe with incoiled ends, shows one interesting peculiarity, the ends of the horse-shoe point backward. A comparison of Figs. 24, 29 and 31 of Plate 36 suggests what I believe is the true explanation of this peculiarity, that is, that the funnel has revolved in a horizontal plane, through an angle of 180°. In *Styela plicata* (Fig. 24) the ends of the horse point forward or only very slightly to the right. In *Molgula arenosa* (?) (Fig. 31) they point exactly to the right. In *Molgula manhattensis* they have apparently shifted still further, pointing directly backward. The duct leads from the funnel up along the right side of the gland to reach the dorsal surface where it connects with the great gland.

A rapheal nerve of large size accompanied by many ganglion cells is present in the usual position. It arises from near the median line of the ventral surface of the brain, a little in front of its posterior end. The fibres of this nerve lie in its axis and the ganglion cells form a sheath about the fibres. At irregular intervals there appear swellings upon the rapheal nerve, caused by a great thickening of its ganglionic sheath on the side toward the cloaca. These ganglionic swellings are in contact with the cloacal epithelium which at these points is irregularly invaginated, the pits thus formed sinking into the ganglia (Fig. 30)[1]. In one individual I find three of these ganglionic swellings; in another specimen, two. These are both young.

It would be of great interest to determine if these rapheal ganglia have any metameric significance. This could best be determined by a study of the development, especially of the metamorphosis.

The appearance of innervation of the ciliated funnel, and certain upgrowths of ganglion cells from the brain on each side of the posterior part of the duct of the gland suggests comparison with *Ciona* (see page 499).

Above about the middle point of the ganglion, or a little further back, a small duct separates itself from the gland and pushes back along

---

1) The relation of these rapheal ganglia to the cloacal and pharyngeal epithelia is now being investigated by another student.

the dorsal surface of the ganglion. It soon bends down on the right side to reach the ventral surface (Fig. 29 *r.d*). It can be traced as far as the origin of the rapheal nerve, where its cells merge into the ganglion cells of the nerve.

In the interior of the gland are found great masses of cells many of which are disintegrating. In the funnel of some of my specimens I find some of these cells. In many other species I have found a slight amount of granular secretion in which the cilia of the funnel are caught. Usually, however, the funnel is empty.

Molgula arenosa (?).

Plate 36, Figs. 31 and 32.

My specimens of this species were obtained from the Naples Zoological Station, labelled with this specific name. HERDMAN does not recognize the species, nor have I found any description of it. The specimens I have agree well with VERRILL's figure and description of *Molgula arenata* STIMPSON, and I presume it is this species. I describe it, however, under the name by which I received it from Naples[1]). The gland of this *Molgula* is much smaller than that of *Molgula manhattensis*. It lies to the right of the ganglion rather than on its dorsal surface. The ganglion is somewhat flattened dorso-ventrally (cf. Figs. 31 and 32).

The condition of the rapheal organs is the same as in *Molgula manhattensis*, except for the huge size of the rapheal nerve cord due to the immense number of ganglion cells which accompany its fibres (cf. Fig. 32 *r.n*). The rapheal nerve cord is larger than either of the posterior siphonal nerves (cf. Fig. 31).

Eugyra pilularis VERRILL.

Plate 36, Figs. 33—35.

Here, as in the Molgulas, we find a richly gangliated rapheal nerve with irregular slight enlargements hardly worthy of the name of ganglia. No rapheal duct is seen, though there is a barely discernable backward prolongation of the duct of the gland just below the point of origin of the rapheal nerve (Fig. 32). This is probably a rudiment of the rapheal duct. The gland is neither dorsal to the ganglion, as

1) Most of the European specimens I have studied were obtained through the Naples Station whose assistance in this regard has been of the greatest value.

in *Molgula manhattensis,* nor on the right side, as in *Molgula arenosa* (?); nor is it ventral. It lies partly below and partly to the right of the ganglion, i. e. it is dextro-ventral in position (cf. Fig. 34).

The ciliated funnel is trumpet-shaped (Fig. 35), its upper end being bent toward the right side of the ganglion. Numerous, deeply staining [1]) gland cells lie among the ciliated epithelial cells of its flaring lips.

Herdmania bostrichobranchus n. g.

Plate 36, Figs. 36 and 37.

In this species the gland lies nearly ventral to the ganglion, in the swollen upper end of the dorsal raphe. It is very large, about eight times the size of the brain. The large coiled funnel connects with the duct which leads back along the ventral surface of the ganglion somewhat to the right of the median line. The gland shows no features of special interest. Posteriorly the duct of the gland is continued as the rudimentary rapheal duct which, as in the Molgulas, leads only to the upper end of the raphe.

The rapheal nerve has very many ganglion cells along its course. There is a great collection of these at the upper end of the raphe near the ganglion, and another very large elongated ganglionic mass at the lower end of the raphe, lying along the wall of the stomach. This great ganglion lies along one whole side of the stomach, stretching through the whole of the lower third of the raphe. Between this ganglion and the one at the upper end of the raphe, the rapheal nerve is composed chiefly of fibres with but few cells.

The innervation of the duct of the gland at a point just above its union with the ciliated funnel is shown in Fig. 36 at the point marked *x*, and more clearly in Fig. 37, which is an enlarged drawing of part of the same section. There seems in this case little doubt that this nerve, which evidently corresponds to the antero-ventral nerve of *Ciona*, distributes its fibres to the epithelium of the duct and funnel. At one point the section was very slightly torn (*y* of Fig. 37), and the fibres of the nerve were pulled away from the ciliated epithelium. It is here very clearly seen that parts of many of the fibres are left clinging to the epithelium, proving the actual union of the nerve fibres with the epithelium. I believe it highly prob-

1) With haematoxylin.

able that staining with methyl blue or gold chloride would show end organs among these epithelial cells.

The *Molgulidae* in general and Comparisons of the simple Ascidians.

This family shows three points of special interest. The presence of rapheal ganglia in the Molgulas and in *Herdmania* is suggestive of metamerism, but in the absence of a knowledge of their development, the suggestion is of very doubtful value.

In the representatives of this family I have studied, the rapheal duct is rudimentary.

The four species of this family I have described show an interesting diversity in the relative positions of gland and ganglion. *Molgula manhattensis* has the gland almost dorsal to the ganglion; in *Molgula arenosa* (?) it is exactly on the right side; in *Eugyra pilularis* it is dextro-ventral; while in *Herdmania* it is very nearly ventral. Thus within the limits of a single family we have greater diversity in the position of the gland than we have in all the rest of the simple Ascidians. In the *Cynthiidae* the gland is dorsal; in the *Ascidiidae* it is ventral; in the *Molgulidae* it may be either dorsal, ventral, lateral, or ventro-lateral. In no Tunicate with which I am familiar is the gland, or any of its appendages, on the left side of the ganglion.

Before discussing further the anatomy of the intersiphonal organs, it is best to see their conditions in the compound Ascidians.

The compound Ascidians.

The *Botryllidae*.

It will be sufficient to describe, as representatives of this family, *Botryllus gouldi* Verrill, *Botrylloides gascoi* Della Valle and *Polycyclus renieri* Lamk. I have studied also *Botryllus aurolineatus* Giard, but it agrees so exactly with *Botryllus gouldi* that I shall make no further reference to it.

Botryllus gouldi Verrill.

Plate 37, Figs. 38—40.

The neural gland of *Botryllus* suggests comparison with that of the *Cynthiidae*. (Cf. Plate 35, Fig. 19, a drawing of the gland of *Boltenia*.) The gland is directly dorsal to the ganglion and consists merely of a spindle-shaped enlargement of the duct, which in adult

animals is more or less filled with disintegrating cells derived from the endothelium of the gland. Posteriorly the duct narrows again and pushes back and to the right side soon bending sharply to return and fuse with the ganglion a little to the right of its posterior end. The recurved portion of the duct is a solid mass of cells continuous with the cells of the ganglion (Fig. 40 *f*; cf. Plate 35, Fig. 18 *f*, which shows a very similar condition in *Cynthia carnea*).

A small rapheal nerve arises from the ventral surface of the ganglion, near the posterior end and a little to the right of the median line (Fig. 39). At its upper end it contains a few ganglion cells; further ventralward I cannot distinguish any cells connected with its fibres.

Botrylloides gascoi Della Valle.
Plate 37, Fig. 41.

The conditions here so closely resemble those in *Botryllus gouldi*, that reference to Fig. 41 is sufficient without any further description.

Polycyclus renieri Lamk.
Plate 37, Fig. 42—44.

In *Polycyclus* as in *Botryllus* and *Botrylloides* the simple funnel-shaped dorsal tubercle leads directly into a spindle-shaped chamber whose lumen contains cells which are disintegrating to form the secretion of the gland (Fig. 43). The duct which leads back from this chamber, over the ganglion, is very delicate and so slender as to show no lumen. It connects behind with a solid mass of peculiar cells (*gl''* in Fig. 43) in each of which there is an irregular darkly staining[1]) body lying beside the nucleus (Fig. 44). At one point (not shown in the figures) the membrane that invests this group of cells is wanting, and they are in contact with the cells of the ganglion. I have been unable to determine what is the nature of these cells. I shall soon refer to them again in connection with a comparison of all the compound Ascidians described. Nothing of the sort was seen in *Botryllus* or *Botrylloides*.

A rapheal nerve with occasional gland cells can be seen in the usual position, the only peculiarity being that its point of origin is slightly in front of the mid-ventral point of the ganglion instead of far back as is usual (Fig. 43).

---

1) With Delafield's haematoxylin.

In Fig. 42 are shown the chief organs of the anterior end of the pharynx as seen from the inside. Although not strictly connected with the subject in hand, I wish to call attention to two blood sinuses, one on each side of the base of the branchial siphon, right and left (x of Fig. 42). These spaces are filled with a great mass of large granular cells exactly resembling in their histological character the cells of the phosphorescent organs of *Salpa* and *Pyrosoma.* As the phosphorescent organs in *Pyrosoma* have the same position and are likewise blood sinuses filled with large granular cells (probably modified leucocytes) I believe we have, in *Polycyclus*, organs homologous with the phosphorescent organs of *Pyrosoma.* Their appearance indicates that they are probably functional as light-producing organs, but I know of no observations upon the living *Polycyclus* to indicate that this is so[1]). Similar cells in a very different position have been described in *Boltenia reniformis* (see page 512).

The *Botryllidae* in general.

The three genera I have studied agree very closely with one another in the character of their intersiphonal organs. They are similar in the simple funnel shape of the dorsal tubercle; in the dorsal position of the gland; in the divison of the gland into two portions, one a spindle-shaped anterior chamber, more or less filled with cells in process of degeneration to form the secretion, the other a posterior solid mass of cells united to the back of the ganglion; in the presence of a slightly gangliated rapheal nerve; and in the absence of any rapheal duct.

Polycyclus differs from *Botryllus* and *Botrylloides* in the peculiar character of the cells of the solid posterior part of its neural gland.

---

1) Herdman figures and describes two evidently homologous masses of cells in *Polycyclus jeffreysi* Herdm., saying of them in one place: ". . . . there are two opaque white spots placed one in the middle of each side between the "oral" sphincter and the peripharyngeal band". (Report upon the Challenger Tunicata, Part 2, p. 67.) Again he says (p. 68): "Two rounded masses of yellowish green pigment cells are found at the sides of the peribranchial zone, one immediately posterior to each median lateral tentacle (tab. 4, fig. 10 *pig*). These are the two opaque spots seen in the surface view of the colony. Similar cellular masses are found in the same position in *Pyrosoma.*" In Part 3 (p. 22) of the same work Herdman recognizes the phosphorescent nature of these cell masses in *Pyrosoma.*

The *Distomidae.*

Of this family, I have but one representative. —

Distaplia magnilarva Della Valle.

Plate 37, Figs. 45 and 46.

Here, as in all of the compound Ascidians I have studied, with the exception of the *Botryllidae*, the neural gland is ventral to the ganglion. In Fig. 45, which is a sagittal section of a young *Distaplia* developed from a bud, one sees that the cylindrical funnel opens into the duct which leads below the ganglion to the gland which in this young individual is indicated only by the slight enlargement of its lumen and the vesicular character of the cells of the endothelium of its ventral wall. In the adult (Fig. 46) these vesicular cells have greatly increased in number and nearly fill the lumen of the gland. One does not see shrunken cells in the endothelium, such as one would expect to find if these cells pour out into the lumen of the gland the globule of secretion which they each contain. On the other hand, the lumen of the gland is filled with a mass of degenerating vesicular cells evidently derived from those of the endothelium (Fig. 46). In this case then, as in all other species studied, the secretion of the neural gland is formed by the actual breaking down of cells proliferated from its walls.

A rapheal nerve of moderate size associated with scattered ganglion cells arises from the back of the ganglion, slightly to the right of the median line (Fig. 46 *r.n*).

Just below the origin of this nerve the gland and ganglion are so united that their cells are indistinguishable.

The *Polyclinidae.*

I have studied five representatives of this family: *Circinalium concrescens* Giard, *Fragaroides aurantiacum* Maurice, *Amaroecium constellatum* Verrill, *Amaroecium stellatum* Verrill and *Amaroecium pellucidum* Verrill.

Amaroecium constellatum Verrill.

Plate 37, Fig. 47.

Amaroecium resembles *Distaplia* in the character of its intersiphonal organs. The conical funnel, the short duct, the enlarged gland with vesicular cells in its ventral wall are all shown in Fig. 47.

Beyond the gland, the duct leads back a short distance and then becomes fused with an outgrowth from the ganglion, until the two are indistinguishable. The cells of this common mass extend still further back and then bend sharply downward to run into the raphe. The cellular cord is evidently ganglionic in its nature and is accompanied by a small bundle of nerve fibres which branch off from the right posterior siphonal nerve.

This prolongation of the common mass of cells produced by the fusion of ganglion and gland was seen also in *Distaplia* (Fig. 46) and was very plainly seen in *Ascidia mentula* (Plate 34, Fig. 4). Reference will be made later to the great variety of relations between the rapheal duct, the rapheal nerve, and the gland and ganglion (cf. page 513).

Amaroecium stellatum VERRILL and *Amaroecium pellucidum* VERRILL agree with *Amaroecium constellatum* in the character of their intersiphonal organs. One could not tell, without knowing the history of its preparation, from which of the three forms the section figured was taken.

Fragaroides aurantiacum MAURICE.

This species which has been so fully described by MAURICE[1]) shows almost exactly similar relations. With one modification, Fig. 47 would serve for this species also. In *Fragaroides*, the lumen in the backward prolongation of the duct of the neural gland extends a little further into the rod of cells which accompanies the fibres of the rapheal nerve. MAURICE's figure and description are very slightly inaccurate in one particular. He describes the rapheal nerve (his "cordon ganglionnaire viscéral") as arising from the cortex of the ganglion alone, instead of from a common mass of cells formed by the union of an outgrowth from the ganglion with the backward prolongation of the duct of the gland.

The gland cells of *Fragaroides* are either vesicular, like those of *Amaroecium*, or they may show one or more paranuclear bodies similar to those of *Polycyclus* (Plate 37, Fig. 48). I have found as many as seven of these bodies in a single cell. The presence of both vesicular cells and those with paranuclear bodies in the same gland

1) MAURICE, 1888.

may indicate that these two conditions are but different stages in the process of secretion. It is not, however, sufficient proof[1]).

Circinalium concrescens Giard.

This species needs no description beyond saying that here, even more clearly than in *Amaroecium* and *Fragaroides*, the rapheal cellular cord is seen to be a prolongation of a mass of cells derived from both ganglion and gland, but chiefly from the gland.

The lumen of the gland is usually completely filled with a mass of cells such as the one shown in Fig. 49 of Plate 37. Here, as in the gland cells of *Ecteinascidia* (cf. Plate 34, Fig. 12), the vacuole contains a central coagulum, probably due to reagents. This stains much less deeply with haematoxylin than does the peripheral protoplasm of the cell. In a few cells of the gland, instead of a large vacuole with a single central coagulum, we find one, two or three paranuclear bodies in the cytoplasm of the unvacuolated cell.

The *Didemnidae.*

Leptoctinum albidum Verrill, is my only representative of this family (Plate 37, Fig. 50).

Leptoclinum has large vesicular cells in the gland (Fig. 50). The gland, which is large compared with the minute size of the animal, lies well back of the ganglion above the upper end of the dorsal raphe. From the ganglion above it, a slightly gangliated nerve (not shown in the figure) pushes back around the posterior end of the gland to reach the raphe into which it passes.

The rapheal nerve is not large and its ganglion cells are few in number. The rapheal muscle on the other hand is phenomenally large in this species compared to the minute size of the individuals. This discrepancy in size between the nerve and muscle apparently indicates that the innervation of this muscle is not the sole function of the nerve. If this be true of one species it is probably true of all.

---

1) Maurice figures the gland cells as stellate and forming a network. This is somewhat misleading. Inasmuch as the central portions of the vesicular cells stain less deeply than their peripheral cytoplasm, a mass of these cells does at first glance seem like a mass of stellate cells (cf. Fig. 47).

The *Diplosomidae.*

Of this family also I have but a single representative species — ***Diplosoma listerianum*** Della Valle (Plate 37, Fig. 51).

This species has a small gland whose ventral wall is composed of lightly staining cells like the vesicular cells of *Amaroecium.* Its rapheal nerve is evident. It has but few ganglion cells.

I have not studied the *Coelocormidae* or *Polystyelidae.*

The compound Ascidians in general, and Comparisons of the compound and simple Ascidians.

It must be evident to one who has read thus far, that, so far as the character of the neural gland is concerned, the compound Ascidians fall into two natural groups. In the first group are the *Botryllidae*, with the gland dorsal to the ganglion and divided into two portions, an anterior spindle-shaped chamber filled with disintegrating cells, and a posterior solid portion fused with the ganglion. In one genus of this group, *Polycyclus,* the solid portion of the gland contains peculiar cells with paranuclear bodies. In the second group of compound Ascidians, consisting of the *Distomidae*, *Polyclinidae*, *Didemnidae* and *Diplosomidae*, the gland is ventral to the ganglion and shows no division into two parts. The gland of these forms, as indicated by the histological character of its cells, evidently corresponds to the posterior part of the gland of *Polycyclus.* The anterior chamber of the gland in the *Botryllidae* is not present in the species of the second group. Of course it is represented by the unmodified portion of the duct next to the ciliated funnel.

The histological difference between the two portions of the gland in *Polycyclus* suggests a difference in function. As the function of the neural gland is wholly unknown, it seems hardly worth while to discuss this further.

The cells of the gland of the second group of compound Ascidians, as I have divided them, show an interesting variety of histological conditions. In *Fragaroides, Amaroecium* and *Diplosoma* we have found vesicular gland cells containing a single vacuole. In *Circinalium* either the vacuole has a central coagulum, or else the cells are unvacuolated, and contain from one to three lightly staining paranuclear bodies. The gland of *Fragaroides* in addition to its clear vesicular cells may have also cells with one to seven similar paranuclear bodies. In *Polycyclus,* one of the other group of compound Ascidians, I have found paranuclear bodies in the gland cells, and, among the simple Ascidians,

Perophora has vesicular gland cells with a coagulum in the center of the vacuole.

Now it is hardly conceivable that each of these different histological appearances indicates a cell of a peculiar kind or function. I rather believe that the differences are due to slight differences in preservation, or to the cells being in different stages of secretory activity at the time of their fixation.

This much is true: the glands (in the simple Ascidians, except the *Clavelinidae*) or portions of glands (anterior chamber in *Botryllidae*) which show no vesicular cells with paranuclear bodies, probably differ either in the character of their secretion, or at least in the details of the manner of its formation, from those glands (in the second group of compound Ascidians and some of the *Clavelinidae*) or parts of glands (posterior part in *Polycyclus*) which do show vesicular cells, or cells with paranuclear bodies.

In *Polycyclus* the cells of the posterior part of the gland, which show paranuclear bodies, grade off into the cells of the ganglion, for it is in this region that the gland and ganglion are fused. This suggests that the paranuclear bodies may be related to the "centrosomes" and surrounding "archoplasm" which Hunter[1]) has described in the ganglion cells of *Styela aggregata* ("*Cynthia partita*"). With this thought in mind, I examined ganglion cells of the ventral cord of earthworms (*Allolobophora foetida*) which had been treated in the same way, i. e. killed in Perenyi's fluid and stained in Delafield's haematoxylin. It is, of course, well known that paranuclear bodies have been described in the ganglion cells of the nerve cords of Annelids, and have been called centrosomes. I found cells presenting almost exactly the same appearance. In fact Fig. 44, Plate 37, which is a drawing of one of the cells of *Polycyclus* with its paranuclear body, could pass for a drawing of a ganglion cell from the ventral cord of the earthworm.

Does this destroy my interpretation of these paranuclear bodies as probably connected with secretion? Not necessarily, for the centrosomic nature of the paranuclear bodies found in the ganglion cells of so many animals [frog spinal ganglia[2]), ganglion cells of *Molgula*[3]), of *Allolobophora*, of *Nereis*[4]) etc.] is doubtful (cf. Rohde, 1898), and even if the bodies in the ganglion cells are true centrosomes the structures of similar appearance in the gland cells may be connected with secretion.

However great the differences in histological condition between the two parts of the gland in *Polycyclus*, or between the glands as a whole in different species, e. g. in *Cynthia* and in *Amaroecium*, in

1) Hunter, 1898[1].
2) Rohde, 1898.
3) Hunter, 1898[1].
4) Hamaker, 1898.

all cases the secretion is formed by the degeneration of cells proliferated from the endothelium of the gland.

HERDMAN in his report upon the Tunicata of the Challenger Expedition [1]) argues in favor of a diphyletic origin of the compound Ascidians. The results of my study upon the intersiphonal organs would agree with this hypothesis. The neural gland is dorsal to the ganglion in the *Botryllidae* as in the *Cynthiidae.* In the other compound Ascidians studied (i. e. in the *Distomidae*, the *Polyclinidae*, the *Didemnidae*, and the *Diplosomidae*) the gland is ventral, as in the *Ascidiidae* and *Clavelinidae.* In the gland of some species of the latter family (e. g. *Ecteinascidia turbinata* and *Perophora viridis*) we find the same sort of vacuolated cells that are so characteristic of the four families of compound Ascidians last mentioned.

The neural gland of the *Botryllidae* differs from that of any of the other compound or simple Ascidians in having two somewhat distinct portions, an anterior chamber and a posterior more nearly solid portion.

It is somewhat puzzling to find in the posterior portion of the gland of *Polycyclus* (one of the *Botryllidae*) gland cells similar to those in those families of the compound Ascidians which HERDMAN believes have had an origin distinct from that of the *Botryllidae.* HERDMAN derives both groups of compound Ascidians from the *Clavelinidae* as their remote ancestors. He might therefore say that one (or more?) species of the *Botryllidae* and all species of the other great group of compound Ascidians have retained the vesicular gland cells characteristic of their remote ancestors, the *Clavelinidae.*

In all the Ascidians I have studied, both simple and compound, a more or less gangliated nerve cord is present in the raphe in close contact with the rapheal muscle. This has been described for many Ascidians, but has not been regarded as universally present. The ganglionic swellings upon this nerve in some of the *Molgulidae* do not, I believe, indicate metamerism.

Very great diversity is shown among the Ascidians as to the condition of the rapheal duct. It is present and well developed in some of the *Clavelinidae* (*Clavelina*, *Rhopalaea*, *Diazona*) while absent in other species (*Ecteinascidia* and *Perophora*). Among the *Ascidiidae* it is present and fully developed in the *Cioninae*, and a rudiment is present in the *Ascidiinae.* Turning to the *Cynthiidae*

---

1) HERDMAN, 1886, p. 387—399.

we find among the *Styelinae, Styela* with a normal duct, *Polycarpa* with a mere rudiment; among the *Cynthiinae* some species of *Cynthia* show an immense and highly glandular duct (e. g. *Cynthia papillosa*) while in others the duct is very short (e. g. *Cynthia carnea*); in my only example of the *Bolteniinae* no trace of a rapheal duct is found. None of the *Molgulidae* show a normal rapheal duct, though in *Herdmania* and *Molgula,* we do find a rudiment. In *Amaroecium* and *Fragaroides* alone, among the compound Ascidians, have I found a trace of this organ and in these it is but a short process from the gland soon losing its lumen.

But the matter needs a little closer scrutiny. There is, I believe, evidence of a somewhat closer relation between the rapheal duct and the rapheal nerve than would be indicated merely by their position side by side in the raphe. In many species of both simple and compound Ascidians we find the ganglion and neural gland are fused together. This point of fusion usually lies near the posterior ends of the gland and ganglion and it is from this area of fusion, in many species, that the gangliated rapheal nerve arises. Now the rapheal duct is often in intimate association with this same region. Observe the relations in *Amaroecium* (Plate 37, Fig. 47). The rapheal duct runs out a short distance, loses its lumen, and becomes united to a mass of cells that push out from the ganglion. This union is so intimate that one cannot say whether it is the ganglion or the rudimentary duct which is continued into the raphe as the cord of cells which in this species we find associated with the fibres of the rapheal nerve.

Again in *Ascidia atra* (Plate 34, Fig. 4) we find a fusion of the rapheal duct with a definite cord of cells arising from the back of the ganglion. The common cord thus formed soon loses its definite contour and becomes transformed into a loose mass of cells, evidently ganglionic, which become associated with the fibres of the rapheal nerve. In *Phallusia mammillata* (Plate 34, Fig. 5) we have almost identical conditions, except that there is in this species no cord of cells arising from the brain, or at least only a mere rudiment that has no connection with the rapheal duct. The rapheal duct pushes back alone, then bends downward into the raphe where it loses its lumen and its cells become loosely arranged and soon unite in such a way with the fibres of the rapheal nerve that we must call them ganglionic in their nature.

We can, therefore, say that in some species the ganglion cells

of the rapheal nerve cord are derived directly from the cortical cells of the brain; that in others they are derived from the rapheal duct; while in still other species they are derived from a common mass of cells formed by the fusion of gland and brain. Of course in those species which have no rapheal duct the cells of the rapheal nerve cord can have no connection with the rapheal duct. Nor in these cases do we usually find the rapheal nerve cord arising from the area of fusion between ganglion and gland, if such be present. (It is by no means present in the adults of all species.)

A first sight such diversity seems very puzzling, yet the explanation is, I believe, very simple. The nerve tissue and that of the neural gland are not wholly independent in the Tunicata. It is well known that the Ascidian ganglion and neural gland arise from a common source, from that portion of the nervous system of the tadpole which lies just behind the sensory vesicle. The gland arises on one side of the nerve tube by the great proliferation of the cells of its wall, while the cells of the opposite wall proliferate in the same way to form the neural gland. The fusion between the brain and the neural gland, found in the adults of so many species, is, I believe, a reminiscence of their origin from a common source. In the same way we may account for the intimacy of relation between the rapheal duct and rapheal nerve cord, pointed out above.

The ganglion cells of the rapheal nerve have had a very complicated history in a form like *Phallusia* in which they are derived from the rapheal duct. Certain cells of the larval nerve tube were pushed out to form the neural gland, a portion of these cells extended backward [1]) until they came in contact with the fibres of the rapheal nerve. Here they loose their regular arrangement and become the ganglion cells of the nerve. There is no evidence that these particular cells, even though a part of the gland, were ever functional as glandular cells. The corresponding cells, however, in many other species are functional gland cells (compare *Cynthia papillosa*).

In this connection an interesting query presents itself. The dorsal raphe corresponds to that region along the back of the tadpole in which the elongated tubular central nervous system lies (cf. Fig. 65, Plate 38). The cloaca arises later at the sides of and dorsal to this region, but the original tissue along the course of the nerve

---

1) I assume here that rapheal duct arises in the ontogeny as an outgrowth of the gland. This is probable, but not proven.

tube persists as the tissue of the dorsal raphe, between pharynx and cloaca. All descriptions of the metamorphosis of the Ascidian tadpole say that the whole of its elongated nerve tube degenerates except a little region in front, from which the definitive ganglion and gland arise. It would be well to reinvestigate this matter and see whether the rapheal nerve cord is a remnant of the larval nerve tube which lay in the same region, or if it be a downgrowth from the definitive brain after the metamorphosis. If it be the latter, of course, the ganglia upon the rapheal nerve in some of the *Molgulidae* can have no metameric significance. I hope to test this point in *Molgula manhattensis.* The presence of a rapheal nerve in *Salpa* (cf. page 540) which never has an elongated nervous system in the embryo, would seem to indicate that the rapheal nerve in this and probably also in other Tunicates develops as an outgrowth from the definitive ganglion.

It would also be of interest to discover if the rapheal duct, in those species where it is found, arises by the metamorphosis of the larval nerve tube in situ, or if it is a downgrowth from the definitive gland. Metamorphosing larvae of *Cynthia pyriformis* or of *Cynthia papillosa* would probably furnish the best material for this study. I have no favorable material for any species.

In the descriptive part of this paper I have frequently emphasized the dextral asymmetry of the intersiphonal organs. The ciliated funnel is generally on the right side of the ganglion (cf. Figs. 1, 19, 24, 29 and 31), and its horns, when it is horse-shoe-shaped, generally point more or less to the right (cf. Figs. 19, 24 and 31). In those species which have a dorsal gland the duct usually leads up to the right of the ganglion (cf. Figs. 19 and 29). In the posterior region it is usual to find both the rapheal duct and the rapheal nerve, in their origin and the first part of their course, lying to the right of the median plane (cf. Figs. 1, 4, 5, 29 and 39). The cause of this asymmetry may lie in the asymmetry of the nervous system of the tadpole. At an early stage in development the central nervous system of the Ascidian is a simple straight tube opening in front to the pharynx. At this time it is perfectly bilateral. A little later the sensory vesicle arises as an outgrowth from near the anterior end of the tube. This pushes out to the right side, becoming very large and crowding that portion of the nerve tube which lies behind it. When the ganglion develops from this region behind the sensory vesicle it naturally lies somewhat on the left side of the lumen of the tube owing

to the crowding occasioned by the vesicle. According to this suggestion, then, the duct of the neural gland (which is the same thing as the nerve tube of the tadpole) lies in the morphological median plane, and the brain lies to the left of this plane, because at the time of its first origin, it was crowded to the left by the presence of the sensory vesicle on the right side. In the later stages of metamorphosis the large and solid ganglion shifts back toward the median plane, crowding the gland and its duct over to the right. Such an interpretation is at least plausible and it is difficult to conceive of any other factor to which the asymmetry may be due. Of course the reason for the asymmetrical position of the sensory vesicle in the tadpole is still to be sought. This may be a much more difficult problem.

The *Pyrosomidae.*

I have had but one species of *Pyrosoma* for study. This is, I think, *P. giganteum* Les.

Pyrosoma giganteum Les.

Plate 38, Figs. 52—54.

The intersiphonal organs of *Pyrosoma* conform in general to the type found in the second group of compound Ascidians, including all the families studied except the *Botryllidae.* The conical funnel leads by a short duct into the small gland below the ganglion. The cells of the gland are vesicular and take haematoxylin stain but lightly, resembling the gland cells of the second group of compound Ascidians. The rapheal duct leads back from the gland for a short distance, soon losing its lumen and then dwindling to a minute cord and disappearing (Figs. 53 and 54 *r.d*).

Above the rudimentary rapheal duct a small cord of cells pushes out from the posterior end of the ganglion (*r.n* in Figs. 53 and 54). In my rather poorly preserved material I can trace this cord only about two-thirds of the way to the upper end of the dorsal raphe. I believe that it stops here, not entering the raphe. There are a few nerve fibres accompanying this cord of cells. I find also a nerve arising from the ventral surface of the ganglion not far from the posterior end and somewhat to the right of the median line. This nerve runs past the upper end of the raphe, but I cannot see that it gives any fibres to the raphe. Its course is parallel to the cellular cord just mentioned, but the two are not in contact. My material,

which was fixed and preserved in alcohol, does not take the stain so well as material fixed in PERENYI's fluid or even in formalin, so that I do not feel perfect confidence that there is no nerve cord in the raphe. I have, however, failed to demonstrate one. I believe the small gangliated cord that arises from the ganglion above the rapheal duct is the rapheal nerve in a rudimentary condition.

In both cross and sagittal sections through the intersiphonal organs, one sees a great mass of nerve fibres (x in Fig. 54) which arise from the anterior part of the ganglion and run down to the duct of the gland, stopping at the point where the duct opens into the ciliated funnel. In this region the basement membrane of the epithelium of the duct is absent. I think it highly probable that these fibres innervate the gland near the funnel. This recalls the similar conditions in many Ascidians, e. g. *Ciona* and *Herdmania*.

HERDMAN says in the third part of his report upon the Challenger Tunicata, p. 22: "The nerve ganglion is placed at the anterior end of the branchial sac on the dorsal edge. It has a small pigmented sense-organ placed upon it"[1]. I have carefully studied both dissections and sections of many individuals of all sizes, but have failed to find a trace of any such organ. My material was fixed and preserved in alcohol, so that any pigment, if present, would not have been dissolved. This sense-organ of *Pyrosoma* has been mentioned but never sufficiently described. Some one having the proper material should study and describe it, that we may know what, if any, relation it bears to the eye of *Salpa*.

The condition of the intersiphonal organs in *Pyrosoma* supports HERDMAN's opinion that *Pyrosoma* is derived from that group of the compound Ascidians to which belong the families *Diplosomidae* and *Didemnidae*.

The *Doliolidae*.

Doliolum affine HERDM.

Plate 38, Figs. 55—57.

ULJANIN[2]) figures and clearly describes a structure which he calls the "Gehirnzapfen". It is evidently the neural gland. I copy his figure (Plate 38, Fig. 55) and quote his description of the organ in the sexual form of *D. mülleri* (p. 28): "Dieser Gehirnzapfen, von

1) The emphasis is my own.
2) ULJANIN, 1884. See also GROBBEN, 1882.

dem kein einziger Nerv abgeht, besteht ausschliesslich aus Zellen, die den Ganglienzellen ziemlich ähnlich sind. An Querschnitten sieht man, dass dieser Zapfen vom Ganglion durch eine Furche scharf getrennt ist und dass im Innern des Zapfens, hart an der Ganglienwand, eine sehr kleine und unregelmässig begrenzte Höhle ist. Diese Höhle ist bei jungen Doliolen viel geräumiger, bei denen, wie das schon KEFERSTEIN u. EHLERS wussten, dieser Zapfen viel stärker entwickelt ist und erst mit dem Wachsthum des Thieres allmählich reducirt wird. Von dem so gebauten Ganglionzapfen geht — — nach vorn eine ziemlich lange blasse Röhre ab, die zu der im zweiten Intermuscularraum liegenden Flimmergrube führt."

This is clearly the neural gland with its lumen next the brain and its duct leading forward to open into the ciliated funnel. The young gland has a large lumen, which in the adult becomes filled with cells. Compare *Distaplia*, Plate 37, Figs. 45 and 46.

ULJANIN's description of the nervous system of the larval *Doliolum* and its relation to the definitive ganglion and gland of the "nurse" generation shows still more conclusively that he is right when he regards this "Gehirnzapfen" as the homolog of the neural gland of Ascidians. I have copied his figure of the larval nervous system (Plate 38, Fig. 56) and will quote his description (p. 54): "An der Nervensystemanlage sind zu dieser Zeit drei scharf von einander abgegrenzte Theile zu unterscheiden: der dicke mittlere Theil, aus dem der Nervenknoten und der subganglionäre Körper sich ausbildet, ein vorderer, etwas verjüngter und hohler Theil, der zur Flimmergrube und zu dem in den subganglionären Körper führenden Canal sich umwandelt und endlich ein hinterer, sehr stark verjüngter Theil, der später zum Nervus branchialis wird" (emphased mine).

From ULJANIN's description alone we can say that the sexual *Doliolum* has a neural gland resembling that of the Ascidians. ULJANIN implies that the same organ is found in the "nurse" form of *Doliolum*. When speaking of the nervous system of the tadpole larva he refers to its middle portion as the part "aus dem der Nervenknoten und der subganglionäre Körper sich ausbildet". Of course this means the "subganglionic body" of the "nurse" for the tadpole metamorphoses into the "nurse". Yet on p. 77 of the same monograph when describing the nervous system of the "nurse" he makes no reference to the "Gehirnzapfen". He says: "Im vierten Intermuscularraume der *Doliolum*-Amme, auf der Rückenseite, liegt

der Nervenknoten, der dem Ganglion des Geschlechtsthieres vollkommen gleicht; die Wimpergrube, die ganz ebenso ist, mündet in die Pharyngealhöhle im dritten Intermuscularraum" — and then passes on to another subject. He does not mention the neural gland; still his previous reference to the metamorphosis of the tadpole, as well as his figures (fig. 4, tab. 4; figs. 1 and 3, tab. 5; fig. 6, tab. 9 and fig. 8, tab. 12) show that he has seen the neural gland in the nurse form of *Doliolum mülleri* and *D. ehrenbergi*, and that, in both, it has the same external appearance as in the sexual *D. mülleri*.

I have had for study fourteen individuals of *D. affine*. They have eight muscle bands and show no ventral stolon or dorsal process and so cannot be "nurses". They have no trace of reproductive organs. Thirteen of them show a slight projection arising on the mid-ventral line, far back, near the lower edge of the atrial aperture. This small process projects backward. It is evidently the remnant of the stalk by which the individual was attached to the "nurse", for in five of the specimens there are buds upon the stalk, evidently the sexual buds. The presence of this miniature stalk and the absence of reproductive organs show my specimens to be Phorozoids ("second nurses" of Grobben). In none of the fourteen individuals examined have I found a trace of any neural gland.

It is possible that the Phorozooid possesses a neural gland when younger and loses it later by a process of degeneration such as affects the viscera of the "nurse" in its later life and has been called by Uljanin the metamorphosis of the "nurse". However, as all the other organs of my specimens are normal and in good histological condition, I think it much more probably true that the neural gland is wholly wanting in the Phorozooids of *Doliolum*.

The ciliated funnel (dorsal tubercle) is present in the usual place, and a long, very slender duct leads back from it to the ganglion (Fig. 57).

One of my fourteen specimens has no postero-ventral stalk. It is fully twice as long as the other specimens and is eight times their bulk. It may be a sexual individual which has discharged its reproductive products and in which the gonad has atrophied. This individual shows no neural gland, but, as in the other specimens, the funnel is present and is joined to the brain by a very delicate duct.

A rapheal nerve is present in *Doliolum*, but its fibres are not associated with ganglion cells. The nerve arises from the posterior end of the ganglion.

Of course, in the absence of any neural gland, no rapheal duct is present in my specimens. ULJANIN describes nothing that could be the rapheal duct in either the sexual form or the "nurse".

There can be no doubt of the homology of the neural gland of *Doliolum* with that of Ascidians and *Pyrosoma*. I much regret that I have had no material for the study of its histology and, especially, the nature of the ventro-lateral outgrowths from the gland figured by ULJANIN. These may bear some relation to the ventro-lateral chambers of the neural gland in *Salpa*, soon to be described.

The *Salpidae*.

In previous papers [1]) I have described the neural gland in several species of *Salpidae*. In the present paper, I shall include a description of this organ in *Salpa cylindrica* CUV., *Salpa runcinata-fusiformis* CHAM.-CUV., *Salpa africana-maxima* FORSK., *Cyclosalpa pinnata* FORSK., *Cyclosalpa chammissonis* BROOKS, *Thalia democratica-mucronata* FORSK., *Pegea scutigera-confederata* CURV.-FORSK. and the variety *bicaudata* of this species, *Iasis cordiformis-zonaria* Q. et G.-PALL., *Iasis costata-tilesii* Q. et G.-CUV. and *Iasis hexagona* Q. et G.

Cyclosalpa pinnata FORSK.

Plate 39, Figs. 67—76.

The complicated ciliated funnel of this species lies far in front of the brain, as in *Doliolum*. It has no duct of any sort leading back toward the brain. Here, as in all the other Salpas (with the exception of the solitary *Salpa africana-maxima*), the ciliated funnel is an independent structure having no connection in the adult with either the ganglion or neural gland. No neural gland having anything

1) METCALF, 1892, 1893[1] and 1893[2]. My paper on the eyes and sub-neural gland of *Salpa* contained the first description of the neural gland in the *Salpidae*. HERDMAN, in his report upon the Challenger Tunicata, says (Part III, p. 56): "An otocyst (?) and a pigment spot are found in connection with the ganglion", and again (p. 57): "There is a subneural gland underlying the ganglion. Its duct leads forward, and opens into the front of the branchial sac just anterior to the peri-pharyngeal bands. The opening widens out to form a richly ciliated groove" — (the dorsal tubercle). In his diagram illustrating the anatomy of *Salpa* (p. 55) he figures the gland as corresponding to the description I have quoted. No such neural gland is present. The ciliated funnel does not connect with any duct. Instead of "an otocyst" there are two vesicles ventral to the ganglion which are really the neural gland. Cf. METCALF, 1893, p. 346—361.

of the appearance of the gland in Ascidians, *Pyrosoma* or *Doliolum* is to be seen. There are present, however, two structures beneath the ganglion, which are glandular in their nature and which, in spite of their peculiar form, there is some reason to believe may be related to parts of the neural gland in other Tunicata. These are the structures which, though never described except in my papers, have sometimes been referred to as otocysts[1]). They show no structure in any way suggestive of an otocystic nature, but are clearly glandular.

On each side, on the ventral surface of the ganglion of the chain form of *Cyclosalpa pinnata,* there is a discoidal chamber whose walls consist of a single layer of cubical epithelium supported by a basement membrane of unusual thickness (Fig. 67). I have called these chambers the ventro-lateral chambers of the neural gland. Each connects with the pharynx or cloaca[2]) by means of a greatly coiled tube whose wall, like that of the lateral chamber, consists of an endothelium of cubical cells supported by a thick basement membrane (Figs. 67—69). The distal opening of these ducts is a mere pore showing no enlargement and no cilia. The evidence of the glandular nature of the ventro-lateral chambers will be given later in connection with the description of *Salpa africana-maxima.*

Near the ventro-lateral chamber of the gland lie two pairs of ventro-lateral cellular outgrowths from the ganglion (Figs. 67, 68 and 71). Of these, one pair contains small cells like the usual small cells of the ganglion, while the other pair are composed of larger cells like those that lie in the ganglion, in the zone of origin of the nerves. All four of these masses of cells arise in the ontogeny as outgrowths from the ganglion. In the adult they are connected with the brain by nerve fibres. They may be called the large-celled and small-celled ventro-lateral ganglia. The small-celled ventro-lateral ganglia lie upon the basement membrane of the ventro-lateral chambers of the gland (Figs. 67—69 and 71), the large-celled ganglia lying above and in front of the small-celled ganglia and not touching the ventro-lateral chambers. Careful study has shown no interruption of the basement membrane of the chambers, either where the small-celled ganglia lie upon it, or at any other point. This, of course, renders doubtful,

1) Cf. Herdman, 1888, and Göppert, 1893.

2) In the Salpas the whole of the wall separating pharynx and cloaca, except the dorsal raphe, has degenerated, so that it is not possible to tell into which region these ducts open.

thought it does not disprove, any innervation of the chambers by these ganglia.

The cells of the large-celled ventro-lateral ganglia show paranuclear bodies which resemble the so-called centrosomes of the ganglion cells of other Tunicata.

These ventro-lateral ganglia in *Salpa* recall the masses of large ganglion cells, which, in the Ascidians, are found between the brain and the neural gland, and I believe they are probably homologous structures. The function of these cell masses is doubtful, but that they are in some way associated with the neural gland is rendered probable by their constant position in proximity to the gland.

In the solitary form of *Cyclosalpa pinnata* we have the same condition of the neural gland and the ventro-lateral ganglia.

The neural gland in *Salpa*, in both solitary and chain forms, develops from the pharyngeal (or cloacal?) epithelium (cf. Figs. 72—74). In a young bud or embryo the pharyngeal (or cloacal?) epithelium on each side of the dorsal lamina lies close pressed to the ventral surface of the ganglion (Fig. 72, a cross section). In an individual a little older, one finds that most of this epithelium has separated itself from the surface of the ganglion, but one small circular area on each side remains in contact with the ganglion (Fig. 73, a parasagittal section). These become the ventro-lateral chambers of the gland. As the wall of the branchial chamber separates more and more from the surface of the ganglion, those portions of this wall which are adjacent to the two areas of adhesion are gradually drawn out into two tubes connecting the ventro-lateral chambers with the branchial chamber (Fig. 74). These are the ducts of the gland. The adult condition is reached by the considerable growth of these tubes, which become greatly coiled, and by the enlargement of the chambers. The figures referred to in this paragraph are drawn from developing buds, but they represent equally well the origin of the gland in the embryo.

No rapheal duct is present in the Cyclosalpas.

A very small rapheal nerve wholly devoid of ganglion cells can be traced into the raphe, running down behind the great rapheal blood sinus.

There is no rapheal muscle in *Cyclosalpa*.

The relation of these organs to the intersiphonal organs of Ascidians, *Pyrosoma* and *Doliolum* will be discussed later, after a review of the conditions in other species of *Salpa*.

Cyclosalpa chamissonis Brooks, chain form.
Plate 39, Fig. 77.

This species so closely resembles *Cyclosalpa pinnata* that I need refer to but a single point. In the ventro-lateral chambers of the neural gland, one sees that the epithelium of their dorsal walls, the side toward the ganglion, is very much thicker than that of their ventral walls and of the duct (Fig. 77). The small-celled ventro-lateral ganglia lie just above these areas of thickened epithelium close pressed to the basement membrane of the epithelium.

Salpa africana-maxima, chain form.
Plate 39, Fig. 78.

In this species again we have a similar condition of the gland. The ventro-lateral chambers and their ducts are, however, very large. On the dorsal wall of the chambers the epithelium is a greatly thickened, the cells forming an irregular mass, filling most of the lumen of the chambers. These cells are many of them degenerating. We see, then, here a clear indication that the ventro-lateral chambers are glands which form their secretion by the degeneration of cells proliferated from part of their lining epithelium. No comment is needed upon the similarity to the neural gland of Ascidians and *Pyrosoma.*

Salpa runcinata-fusiformis Cham.-Cuv.
Plate 38, Fig. 58, and Plate 39, Fig. 79.

The anatomy of the neural gland in this species is almost identical with that in *Salpa africana-maxima.* In ventral view (Plate 38, Fig. 58) one sees the large chambers of the gland and the coiled ducts which connect them with the pharynx (or cloaca?). Observe that the right chamber is much larger than the left. The ventro-lateral ganglia do not appear in the figure, being hidden by the chambers of the gland. They are small in the chain form of this species, though of normal size in the solitary form. With this exception, the relations are the same in both the chain and solitary forms.

Salpa cylindrica Cuv.

In the solitary form of *Salpa cylindrica* the neural gland is as it is in the other two Salpas described. But one feature deserves

special mention. A nerve of considerable size arising from the anterior end of the ganglion, on the right side, bends down around the great blood sinus which encloses the brain, and seems to be distributed to a part of the epithelium of the ciliated funnel The fibres run to the non-ciliated cells of the upper part of the funnel and here the basement membrane of the epithelium is interrupted and the outer ends of the cells are irregular. (Compare with *Herdmania*, Plate 36, Fig. 37.)

In an earlier paper [1]) I stated that there are no ventro-lateral outgrowths from the brain in the solitary *Salpa cylindrica.* This is not strictly accurate. There are no small-celled ventro-lateral ganglia, but the large-celled ganglia are present as a number of large cells, not gathered into two groups, but stretching across the whole ventral surface of the brain, between it and the chambers of the gland. This is more nearly their arrangement in most of the Ascidians.

The chain form of this species shows decidedly different features. The neural gland has no chambers. The ducts of the gland, however, are present, though the one on the left is very much shorter than the one on the right. Even the right one is shorter than in any other species, not reaching to the ganglion. It is interesting to note that in this species, which has no enlarged chambers in the gland, the whole of the rudimentary ducts are lined by cubical epithelium instead of the usual squamous epithelium. This causes the somewhat enlarged apertures of the ducts to appear at first sight like accessory ciliated funnels. Careful study of well preserved material shows, however, that no cilia are present. I have traced the development of the neural gland in the chain individuals of *Salpa cylindrica* and find it agrees in the early stages with that in *Cyclosalpa pinnata.* At first the pharynx wall is pressed against the ventral surface of the brain. (Cf. Plate 39, Fig. 72, a drawing of *C. pinnata.*) Later, when it begins to withdraw from the brain, there are, for a time, two circular areas where it still adheres to the brain. (Cf. Plate 39, Fig. 73, a drawing of *C. pinnata.*) Soon, however, these also pull away from the brain, but not until the adjacent regions of the pharynx wall have become pulled out into tubes. These tubes persist in the adult, but have no discoidal enlargements at their inner ends. In the young buds the pharyngeal epithelium is composed of cubical cells. As the pharynx enlarges the cells over the greater portion of its surface become flattened into pavement cells. In the developing ducts of the

1) Metcalf, 1893[2].

rudimentary neural gland no such flattening occurs, the cells becoming slightly columnar and persisting so in the adult.

It is important to note that in the chain individuals of this species, in which the neural gland is rudimentary, there are no large-celled ventro-lateral ganglia, while the small-celled ganglia are represented merely by two slight processes from the brain. This is another indication, though not conclusive, of some relation in function between the ventro-lateral chambers of the gland and at least the large-celled ventro-lateral ganglia. The fact that the small-celled ganglia are absent in the solitary *Salpa cylindrica,* in which the neural gland is normal, should be recalled in this connection.

Thalia democratica-mucronata Forsk.

The solitary form of this species agrees with that of *Salpa cylindrica* in the character of the neural gland and ventro-lateral ganglia, the small-celled ganglia being absent, and the larger cells not being divided into two groups.

In the chain form of *Thalia* there is no trace of neural gland or ventro-lateral ganglia. In a previous paper [1]), I showed that the whole ganglion of this species has revolved in the median plane through an angle of more than 90°. It is possible the absence of any neural gland is associated with this shifting of the ganglion, though the gland is sometimes absent in species whose brain has not shifted, e. g. *Iasis cordiformis-zonaria.* The absence of ventro-lateral ganglia is probably connected with the absence of the gland.

Iasis hexagona Q. et G.
Plate 38, Fig. 59.

The chain form of *Iasis hexagona*, instead of a pair of lateral chambers in the gland, has a single very large chamber opening to the pharynx by a wide slit-like aperture mostly on the right side, but extending transversely across the median line. The single chamber lies along most of the ventral surface of the ganglion, but is more on the right than on the left of the median plane. The epithelium of this chamber is a delicate pavement epithelium, except on the side next to the brain, where it is high columnar. I have not found in my specimens evidence of proliferation of cells from this area. There

1) Metcalf, 1893², p. 333 and p. 353.

are no cells in the lumen of the gland. The epithelium of the duct is composed of pavement cells.

I have been unable to tell whether the single large chamber in this species is homologous with both of the ventro-lateral chambers of other species, or with only the right one; more probably the latter.

I have had no opportunity to section the solitary form of this species.

Iasis cordiformis-zonaria Q. et G.-Pall.

The solitary form of this species has the ventro-lateral chambers of the gland and their ducts normally developed, except that the chambers are small. No ventro-lateral ganglia are present, unless, as is quite possible, the larger-celled ganglia are represented by the great lateral appendages of the ganglion, which I have described in another paper[1]) as containing cells which resemble the irregular rod cells found in the larger and smaller eyes of many species of *Salpidae*.

The chain form shows no traces of any neural gland or ventro-lateral ganglia.

Iasis costata-tilesii Q. et G.-Cuv.

Plate 38, Fig. 60.

I have not sectioned the solitary form of this species. In the chain form we have a single large chamber in the neural gland, as in *Iasis hexagona*. This underlies the whole brain. Its duct opens to the pharynx as in the latter species, by a great aperture somewhat to the right of the median line[2]). In the chamber of the gland the endothelium of that wall which lies next to the brain, is columnar, as in *Iasis hexagona*. There are no cells in the lumen of the gland.

There are no ventro-lateral ganglia.

Pegea scutigera-confoederata Cuv.-Forsk.

In this species the chain form shows the neural gland typically developed, also a single pair of large-celled ventro-lateral ganglia.

I have not sectioned the solitary form.

---

1) Cf. Metcalf, 1895², IV.

2) My description of this aperture in a former paper (Metcalf, 1893²) was slightly inaccurate.

The variety *bicaudata*[1]) of this species exactly resembles the type in the character of the neural gland and ventro-lateral ganglia.

Summary of the Conditions in the *Salpidae* and general Comparisons.

I have found in the *Salpidae* only a minute rapheal nerve with no ganglion cells. Its presence in the *Salpidae* is of interest, since in none of this family is there an elongated embryonic nerve-tube from which the rapheal nerve might develop directly. It can only arise as a downgrowth from the brain. This makes it probable that in all the Tunicates the rapheal nerve is an outgrowth from the definitive brain. The small size of the rapheal nerve in the *Salpidae* is probably associated with the absence of any rapheal muscle or lateral stigmata for it to innervate.

None of the *Salpidae* studied have a neural gland that corresponds at all in its anatomy, or its development, to the neural gland of Ascidians, *Pyrosoma* and *Doliolum*.

Naturally, therefore, we find no rapheal duct in the *Salpidae*.

In none of the adult *Salpidae* studied, is there any duct opening into the ciliated funnel, though in the embryos and buds, that portion of the neural tube from which the ganglion arises is connected with the neuropore by a duct which is nothing but the anterior end of the nerve tube (cf. Plate 39, Figs. 75 and 76). This duct later disintegrates and disappears. The neuropore becomes the ciliated funnel.

The ciliated funnel is always present.

The unique neural gland of the *Salpidae*, a pair of chambers ventro-lateral to the brain each connected by a duct with the pharynx (or cloaca?), is present and normally developed in the solitary forms of all species studied. In the chain forms great diversity between species is shown. The gland may be normal (the Cyclosalpas, *Salpa africana-maxima*, *Pegea scutigera-confoederata* and its variety *bicaudata*); the right chamber of the gland may be larger than the left (*Salpa runcinata-fusiformis*); there may be but a single very large chamber with a single duct, these lying chiefly on the right side and probably representing the right chamber and duct of other

1) The character of the eye alone would be sufficient to justify making this a distinct variety. There are, however, other differences in general aspect.

species (*Iasis hexagona* and *Iasis costata-tilesii*); the chambers of the gland may be wholly wanting, while the ducts are present, the right one being the larger (*Salpa cylindrica*); or the whole gland may be absent (*Thalia democratica-mucronata* and *Iasis cordiformis-zonaria*).

The presence of the gland in the solitary forms of all species of *Salpidae* and its absence in the chain forms of some species, recalls the conditions in *Doliolum* where the gland is found in the nurse (corresponding to the solitary *Salpa*) and in the sexual individuals (corresponding to the chain Salpas) but is absent in the Phorozoid of at least one species (*Doliolum affine*).

Peculiar ventro-lateral ganglia, outgrowths from the brain, are found in the *Salpidae*. There are two pairs of these, two large-celled ganglia and two small-celled ganglia. These show even greater diversity than the gland. In the solitary forms, the pair of large-celled ganglia is present in all species studied. The small-celled ganglia are present in two species (*Cyclosalpa pinnata* and *Salpa runcinata-fusiformis*) and absent in three species (*Salpa cylindrica, Thalia* and *Iasis cordiformis-zonaria*). In the chain forms both pairs of ganglia may be present (the Cyclosalpas, *Salpa africana-maxima* and *Salpa runcinata-fusiformis*); the small-celled pair may be wanting (*Pegea*); or both pairs of ganglia may be absent (*Salpa cylindrica*, *Thalia*, *Iasis hexagona*, *Iasis costata-tilesii* and perhaps *Iasis cordiformis-zonaria*).

In the character both of the neural gland and of the ventro-lateral ganglia the chain forms of the *Salpidae* show greater diversity between species than do the solitary forms. I have found the same to be true of the eyes (cf. METCALF, 1893[2]). There is nothing in the anatomy of the neural gland of the *Salpidae* to justify the guess made by several authors that it may be a pair of otocysts[1]).

---

1) In so excellent a text book as PARKER & HASWELL's Zoology, it seems strange to find this error repeated. They say (V. 2, p. 26): "In *Salpa* there is an eye of a simple character and an otocyst" (emphasis mine) "placed in close relation to the ganglion, in addition to eye-like bodies devoid of pigment. In *Doliolum* these are absent. A sub-neural gland and duct are present in both these genera." The reference to the accessory eyes of *Salpa* indicates that the authors must have seen my paper on the eyes and neural gland in *Salpa*, for they have not been described elsewhere. I do not see, therefore, how they can call the two neural glands of *Salpa* "an otocyst" as HERDMAN has done. In referring to "a sub-neural gland and duct as present in *Salpa*" they must be quoting HERDMAN's mistaken diagram of *Salpa*

In only two species (*Salpa africana-maxima* and *Salpa runcinata-fusiformis*) have I found the lumen of the gland filled with loose disintegrating cells. In other species, one finds a part of the epithelium of the chambers merely thickened, no cells being set free into the lumen. In these species probably the gland is not functional. This is not surprising in view of the total absence of the gland in some species.

What relations exist between the intersiphonal organs of the *Salpidae* and those of the Ascidians, *Pyrosoma* and *Doliolum*? As the neural gland of the latter three groups is essentially the same, we need consider but two types in the comparison.

In the Ascidians the gland develops from the thickened wall of the neural tube opposite the point of origin of the brain, both brain and gland arising by the proliferation of cells from the central nervous system. Is there anything in *Salpa* corresponding to this gland of neural origin in the Ascidians? A little study of Figs. 75 and 76, Plate 39, will, I believe, convince that the ventral portion of the

---

in the general part of his Challenger report, for, aside from those two bodies they call "an otocyst" the *Salpidae* have no trace of a neural gland.

Though not strictly connected with the subject of this paper I might call attention here to a mistaken interpretation by Delage & Hérouard of my work on the accessory eyes of *Salpidae*. On p. 194 of the eigth volume of their fine Zoologie concrète, they say in a footnote: "En voyant les figures de Metcalf a qui nous empruntons ces descriptions, on ne peut se défendre de l'impression que ces deux paires d'yeux pourraient bien être des otocystes dont l'otolithe aurait été dissoute par les réactifs. Ses cellules à batonnet seraient les cellules sétigères de l'organe." I fear this may mislead and serve to perpetuate the myth that the *Salpidae* have ears. There is nothing in connection with the smaller eyes of *Salpidae* to suggest a possible otocystic nature. The cells of which they are composed are rod cells exactly similar to the rod cells of the larger eye, except for size. They have no resemblance to the setigerous cells of any otocyst with which I am familiar. There is no cavity near them in which an otocyst could lie. Finally, many of my specimens of *Salpa* were fixed and preserved in alcohol and were never brought into contact with acid in any of the manipulation to which I subjected them. I believe no one who has seen the actual objects could for a moment consider their interpretation as otocysts possible. I even suspect that my figures would not have suggested such an interpretation to Professors Delage and Hérouard, had it not been for the mistaken impression general among zoologists, that the *Salpidae* have otocysts.

ganglion in the *Salpidae* is the homolog of the neural gland of Ascidians. At an early stage in the development of the embryos and buds of *Salpa* the nervous system is a compact mass of cells enclosing a slit-like cavity which opens in front into the funnel-shaped neuropore, not yet ciliated (Fig. 75). Below the slit-like cavity the cells of the nerve tissue are very numerous and crowded, making a thick solid mass, homologous to the thickened part of the wall of the nerve tube in Ascidians, from which the neural gland develops. Above the slit-like cavity there is a thin layer of compactly arranged cells that are giving off dorsally cells which, as they increase in number, give rise to the brain. This evidently corresponds to the formation of the brain in the Ascidians from the thin part of the wall of the nerve tube, opposite to the gland. In the Ascidian (or *Pyrosoma* or *Doliolum*) the brain is formed from only one wall of the larval nerve tube, the other wall forming gland tissue. In the *Salpidae* the brain is formed from both walls of the embryonic nerve tube, so that the brain of *Salpa* is homologous with both the brain and the gland in Ascidians [1]). It is remarkable to find at all, as we do in the Tunicates, a gland arising by the transformation of nerve cells. It is still more remarkable to find in some species of Tunicates (the *Salpidae*) the homologous nerve cells not giving rise to gland tissue, but remaining as part of the definitive brain.

The conditions here described and the facts as to the origin of the ganglion cells of the rapheal nerve in Ascidians, in some species from the brain, in others from the neural gland, and in others from both brain and gland, show an intimacy of relation between nerve tissue and glandular tissue, hardly to be paralleled elsewhere in the animal kingdom (cf. page 531).

Salpa, however, does have a neural gland consisting of two chambers ventro-lateral to the brain, each connected by a duct with the pharynx (or cloaca?). These organs arise in the ontogeny from the pharyngeal (or cloacal?) wall. Are there any structures in the Ascidians, *Pyrosoma* or *Doliolum*, to which these may be related? In *Pyrosoma* and in most Ascidians I find nothing. In *Doliolum*, whose neural gland I have been unable to study, it is possible we have in the ventro-lateral processes from the gland (*z* in Fig. 55, Plate 38) something corresponding to the ventro-lateral chambers of the gland in the *Salpidae*.

---

1) Cf. Metcalf, 1895², p. 355—357.

This is purely a surmise with no evidence in its favor[1]). It may possibly be that the lateral chambers in the neural gland of *Molgula ampulloides* are also comparable with the ventro-lateral chambers of the gland in *Salpidae*. This, however, is improbable. The only organs in the Tunicates, which, in the present state of our knowledge, it is reasonable to attempt to compare with the neural gland of *Salpidae*, are the lateral ducts and accessory funnels of the gland in *Ascidia atra*, *Ascidia marioni*, *Phallusia mammillata* and *Polycarpa sulcata* (?)[2]). These are lateral connections between the gland and the cloaca (or pharynx in one species). If a study of their development should show that they arise wholly or in part from the epithelium of the pharynx, or cloaca, it would then be very probable that they correspond to the neural gland of *Salpidae*, or rather that the gland of the *Salpidae* represents a modification of one pair, or a few pairs, in the elongated series of lateral ducts in the four Ascidians mentioned[3]).

The *Octacnemidae*.

Plate 40, Figs. 82—84 and 86—88.

Moseley[4]) and Herdman[5]) have described the neural gland in *Octacnemus bithyus*. Their figures of the gland are copied in Plate 40, Figs. 82 and 83. I have had for study 15 specimens of *Octacnemus patagoniensis* Metcalf. Although these specimens are very poorly preserved, I am able to make out clearly from sections the character of the neural gland and the adjacent organs.

The ciliated funnel is large and shaped as in the *Clavelinidae* (Fig. 88; cf. Plate 34, Fig. 8). It lies underneath the anterior third of the ganglion and extends in front of the ganglion about an equal distance (Fig. 86). Dorsally it narrows into a duct which, though much smaller than the funnel, is still a chamber of considerable size with convoluted walls (Fig. 88). From this chamber a slit on the

---

1) I hope soon to obtain material for studying the neural gland in *Doliolum*. I should be grateful to any one who would send me sexual or "nurse" or Phorozooid forms of any species of *Doliolum*.

2) From v. Drache's description of the gland in this species I do not feel sure that it should be mentioned in this connection.

3) Cf. Metcalf, 1895[2], p. 355—362.

4) Moseley, 1876.

5) Herdman, 1888.

right side connects with the neural gland. The latter is large and lies on the right side of the ganglion, one wall being closely appressed to the surface of the ganglion (Fig. 88). This wall, next to the brain, is composed of a single layer of cubical cells. The opposite wall, distant from the brain, shows a similar cubical epithelium whose cells are in active proliferation. The lumen of the gland contains loose masses of cells derived from this source. These are seen to be large and vesicular, like the cells in the lumen of the gland in *Ecteinascidia* and *Perophora*. Many of them are degenerating. A lobulated mass of glandular cells pushes back from the gland (Fig. 86), and from its connection with a large gangliated nerve (the rapheal nerve) and two muscles (apparently the rapheal muscles) it is easy to identify it as the rapheal duct. This is seen also from the fact that it follows the course of the dorsal lamina. It is of considerable size and contains vesicular cells like those of the main gland. It runs but a short distance into the raphe.

A large richly gangliated nerve runs back from the brain (Figs. 82, 86 and 87 *r.n*). That it is the rapheal nerve is shown by the great number of its ganglion cells, by its median position, and by its association with the rapheal duct and the two rapheal muscles (Fig. 84 *r.m*). It passes back along the median line underneath the peculiar muscles on the dorsal side of the visceral mass (cf. Fig. 87). Its posterior end pushes in between the stomach and the ovary and soon disappears. It is richly gangliated throughout its whole length.

In my specimens, as in MOSELEY's figures which I have copied in Plate 40, Figs. 82 and 87, the pair of large nerves arising from the lateral angles of the triangular brain run forward toward the sides of the oesophageal aperture (Fig. 86). The median angle of the ganglion is posterior and gives rise to the great rapheal nerve[1]). The gland lies chiefly behind the brain, corresponding in position to the so-called "sense-organ" of MOSELEY. This corresponds to MOSELEY's fig. 3 (Fig. 87), showing the whole visceral mass, and also to his fig. 4 (Fig. 82) showing the ganglion and "sense organ" under higher magnification. HERDMAN's fig. 11 (Fig. 83), I am unable to understand. He shows the dorsal tubercle lying far behind the ganglion, and show it as if lying dorsal to the gland; unless, indeed, he intends the figure for a ventral view of the organs, in which case he figures the transverse muscles as lying below the brain and gland,

1) The absence of posterior siphonal nerves is probably due to the absence of the atrial siphon and its muscles.

while in my specimens they lie above. I can only suggests that HERDMAN has failed to find the ciliated funnel, which in my specimens lies under the front part of the brain and well down in the convoluted walls of the "oesophagus", and that he has mistaken some other structure, possibly one of the many folds of the oesophageal wall, for the funnel. He does not show the rapheal nerve, unless, possibly, it be that which he figures as the duct of the gland. The well known accuracy of HERDMAN's observations upon the Tunicata makes me hesitate greatly to suggest that he is mistaken in his description of these organs, yet it seems hardly possible that two species so evidently belonging to the same family and probably to the same genus should differ so greatly as HERDMAN's descriptions and my own would indicate. I know of no other description, besides this of HERDMAN's for *Octactnemus bithyus,* which shows, in any species, the funnel lying behind the ganglion and sending its duct forward over the gland toward the ganglion. Such a condition of affairs would indicate a most profound distortion of the usual space relations.

It needs no discussion to show that the neural gland of *Octacnemus* conforms to the type found in the *Clavelinidae* and the compound Ascidians (exclusive of the *Botryllidae*), rather than to the type seen in the *Salpidae.* In Section V of this paper, I discuss the anatomy of *Octacnemus,* showing reasons for believing that it is to be regarded as a social Ascidian, rather than as a form related to the *Salpidae.*

The *Appendiculariidae.*
Plate 40, Fig. 80.

In most members of this family no neural gland has been described. In my own specimens of an undetermined species I have found the conditions much the same as those described by FOL [1]) for *Fritillaria.* No neural gland is present but a trumpet-shaped, ciliated funnel lies at the right side of the anterior end of the nerve tube and sends its upper end up along the right side of the sensory vesicle to end blindly at a level considerably above the dorsal surface of this vesicle.

CHUN [2]) found in *Megalocercus abyssorum* that the tip of the funnel is prolonged backward into a tube lying dorsal to the nerve tube (Fig. 80). Upon this little prolongation of the funnel were two swellings. The nature of this organ was not determined by study of

1) FOL, 1872.
2) CHUN, 1881.

sections. It suggests, however, comparison with the neural gland of those Ascidians in which the gland lies above the nervous system.

The position of the ciliated funnel at the right of the nerve tube is similar to the relations in the Ascidians.

As the neural gland of Ascidians is not formed until after the beginning of metamorphosis it is of course natural to find in the *Appendiculariidae* little or no trace of such a structure, since the organization of this group is comparable to that of the Ascidian larva.

General Survey of the Intersiphonal Organs and general Conclusions.

The Ciliated Funnel.

The ciliated funnel is present in all species of Tunicates (except rarely in *Phallusia mammillata*).

It, or at least the duct near it, receives innervating fibres from the brain. This has been shown by HUNTER [1]) in *Molgula manhattensis* and by myself in this and other papers [2]) for a number of different species including representatives of the *Clavelinidae, Ascidiidae*, *Cynthiidae* and *Molgulidae* among simple Ascidians; of the *Pyrosomidae* and of the *Salpidae.*

The funnel may or may not receive the duct of the neural gland. It does so in the simple and compound Ascidians, *Pyrosoma*, *Doliolum, Octacnemus* and some of the *Appendiculariidae* (?). It does not in any of the *Salpidae* or in the Phorozooid of *Doliolum affine.* It is not, therefore, to be interpreted, as JULIN and ROULE contend, as merely the ciliated aperture of the neural gland.

When first discovered, the funnel (dorsal tubercle) was regarded as a sense organ, but the failure of JULIN and others to find any innervating fibres seemed to preclude this interpretation. The demonstration of a rich innervation by HUNTER and myself and the discovery by HUNTER of the actual sensory cells seems fairly to reestablish the ciliated funnel as a sense organ.

But though the proof of its sensory character is about as conclusive as merely anatomical evidence can make it, we have no indication of the nature of the sense which it subserves. It has been the usual guess that the organ is olfactory and is employed in testing

1) HUNTER, 1898[2].
2) METCALF, 1893[2] and 1895[2].

the character of the water which passes through the pharynx. This guess may be as good as any other. I would, however, make one suggestion. The fact that in four different Ascidians (*Ascidia atra, Ascidia marioni, Phallusia mammillata* and *Polycarpa sulcata*) the lateral branches of the duct open to the pharynx or cloaca by ciliated funnels similar to that by which the main duct opens, seems to imply that the function of these funnels, whatever it may be, is, in part at least, associated with the gland. No sensory function has been shown for these accessory funnels and their relation to the gland may not be of a sensory nature. On the other hand, the fact that the ciliated funnel in the *Salpidae* and in the Phorozooid of *Doliolum affine* has no connection with the gland shows that the sensory function of the funnel, whatever it may be, is at least not exclusively in relation to the gland[1]).

The Neural Gland[2]).

In endeavoring to learn the present function and ancestral history of the neural gland of Tunicates and its homologies with structures in other groups, there are certain salient features to be remembered. It lies near to and is derived from the central neural tube. Its duct is the anterior portion of the neural tube and this still opens by the (modified) neuropore to the pharynx. Its secretion is formed by the disintegration of cells proliferated from the endothelium of its wall. The gland is very different in different species in its degree of development and in the character of its rapheal prolongation, but there is no great variability within the limits of a single species.

With these salient points in mind, naturally the first question is: "What is the function of the neural gland?" I have obtained no results that enabled us to answer this question. I have not attempted chemical tests of the nature of the secretion[3]). There is, however,

1) An olfactory function has been assigned to the pit in Amphioxus, which, like the ciliated funnel of Tunicates, is but the modified neuropore. I do not know that any such function has been attributed to the "neuropore" of Balanoglossus. It seems hardly fair that in the distribution of honors Balanoglossus should be so slighted.

2) The term "sub-neural gland", which is in frequent use, is, of course, inapplicable to the Tunicates as a whole.

3) It would be a comparatively easy matter to dissect out a sufficient quantity of the glandular tissue from certain species to make chemical tests. *Molgula manhattensis,* whose gland is of large size, would be a good form upon which to work.

a little negative evidence. The reaction of the gland cells to haematoxylin staining indicates that this is not a mucous gland, as ROULE believes[1]). The manner of forming its secretion, like a sebaceous gland, by disintegration of cells proliferated from its endothelium, is not such as to suggest a renal function[2]). The only reasoning I know, which might lead to the usual assumption that the neural gland is renal, is that, as most Tunicata are not known to have any other renal organ, this gland must have this function. This is hardly sufficient proof.

ROULE[3]) believes that the substance secreted by the neural gland is poured out by the funnel into the branchial chamber, serving to catch the particles brought in by the water, in order that they may be carried along the dorsal lamina to the oesophagus. This is the function FOL[4]) has so clearly demonstrated for the endostyle and peripharyngeal bands and it would hardly seem necessary that there should be another large gland for the same purpose. The opening of the accessory ducts into the cloaca in certain simple Ascidians would argue against such a function. One other slight indication can be noticed. The groove in the dorsal lamina is usually filled with particles caught in a slimy fluid similar to that secreted by the endostyle; while, on the other hand, one seldom finds any slime or secretion of any sort in the ciliated funnel.

I have carefully studied through all my sections with the purpose of determining if the neural gland may be a lymph gland or may be a place of formation of leucocytes. The staining reactions of the cells within the gland as compared with those of the blood corpuscles preclude this interpretation. In one case I have found blood corpuscles within the gland, i. e. in *Boltenia*, and in another case, *Salpa cylindrica,* which has no gland connected with the funnel, I found blood corpuscles in the upper, non-ciliated part of the funnel. HERDMAN describes a very peculiar gland of an undetermined species in which the connective tissue sheath of the gland invades its lumen in the form of trabeculae which hold in their meshes the cells proliferated from the endothelium of the gland[5]). Similar trabeculae,

1) ROULE, 1886, p. 102.

2) Cf. JULIN, 1881, second Paper. KOWALEVSKY's studies of the neural gland would indicate that it probably is not renal.

3) ROULE, loc. cit.

4) FOL, 1874.

5) HERDMAN, 1888, the last appendix to Part 3.

very slightly developed, are found in the glands of *Boltenia* and of *Salpa africana-maxima*. The presence, rarely, of blood corpuscles in the gland or funnel and of trabeculae of connective tissue in the gland in a few forms is not enough to bear out an interpretation of the neural gland as a lymph gland, though it did suggest careful examination of this point.

The gland is evidently functional in the Tunicata, but what its function is we cannot at present say.

I have several times referred to the great divergence between species in the character of the neural gland. There is, however, no great amount of variation in the gland of a given species. A high degree of variation in the gland might be regarded as evidence that it was of slight functional importance. The divergence described, of course, should have no such interpretation.

Julin [1]), nearly 20 years ago, suggested that the Tunicate neural gland is the homologue of the hypophysis in Vertebrates. We have some data for judging of the correctness of the suggestion. The Tunicate neural gland arises from the central nerve tube; its duct is the persistent anterior part of this nerve tube; its aperture is the modified neuropore; its secretion is formed by the disintegration of cells proliferated from the endothelium of the gland. In the light of these four characteristics how great is the probability of any homology with the hypophysis? Haller, in a recent fine paper on the hypophysis of the Vertebrata [2]), has shown, more clearly than was ever before demonstrated, that that which has been called the hypophysis consists of two distinct portions, one of which, the hypophysis proper, is derived from the stomodaeal ectoderm, while the other, the saccus vasculosus or infundibular gland, arises from the wall of the infundibulum. The infundibular gland pours its secretion into the cavity of the infundibulum: the hypophysis proper empties its secretion into the space between the two investing membranes of the brain. Speaking in one place of the hypophysis of Selachians Haller says: "Der Hypophysenkopf" (the upper more solid portion of the hypophysis proper) "besteht aus weiten, zum Theil auch doppelten und dreifachen Schläuchen, mit sehr deutlichem Lumen, welcher mit Detritus von abgestossenen Zellen oder mit Secret erfüllt sein kann" [3]) (l. c. p. 75).

1) Julin, 1881.
2) Haller, 1896.
3) The emphasis on the last clause is my own.

This is the only reference he makes to the nature of the secretion of either of the glands, except to describe the staining reactions of the cells of their endothelia.

Of the two glands which compose the so-called hypophysis of Vertebrates, the one derived from the central nervous system, namely the infundibular gland, does not now open to the pharynx, nor is there any evidence that it has ever done so. The anterior part of the central neural tube can hardly be said to function as its duct, nor the neuropore as the aperture of its duct. Such an interpretation would be rather far-fetched. Amphioxus, in which the infundibulum and neuropore are both present, shows no neural gland at all. The only indications of an homology between the infundibular gland of Vertebrates and the neural gland of Tunicates would be the position of both below the anterior end of the central nerve tube and the origin of both from this tube.

The other part of the so-called hypophysis, the true hypophysis, does not arise from the central nervous system, the anterior part of the central nerve tube never functions as its duct, nor the neuropore as the aperture of its duct. The origin of this gland from the ectoderm of the stomodaeum may indicate that formerly it opened into the stomodaeum. I see no sufficient indication that such an opening into the stomodaeum, if ever present, should be regarded as the modified neuropore, or the duct leading to it, as the anterior end of the neural tube. It is possible to conceive that such were the former relations, but I see no indication of the probable correctness of such a surmise. Certainly the present opening of the hypophysis within the skull is secondary. The granular mass of detritus in the lumina of the tubules of the hypophysis, to which Haller makes casual reference, shows that at least a portion of this gland in the Selachians (and, if here, probably in other forms also) forms its secretion in the same way as does the Tunicate neural gland.

The only grounds for homologizing the hypophysis of Vertebrates with the neural gland of the Tunicata, seem, then, to be the position of both near (usually below) the anterior end of the central nerve tube, the similarity in the manner of forming the secretion in the neural gland and in the hypophysis proper, and the fact that the Tunicate neural gland and one of the two glands composing that which has commonly been called the hypophysis in Vertebrates both arise from the neural tube. Yet, though this evidence seems insufficient, I confess to a feeling that this very attractive supposed homology

may be a true one. The neural gland of Tunicates may be a double structure, one part coming from the central nerve tube, the other (represented by the gland of *Salpidae* and the lateral ducts of *Ascidia atra*, *Ascidia marioni*, *Phallusia* and *Polycarpa sulcata*) arising from the pharynx wall. I have demonstrated such an origin for the gland in the *Salpidae*. One might conceive, then, that the gland of neural origin in the Tunicata is represented in the Vertebrata by the infundibular gland, while the gland of pharyngeal origin in the Tunicates would find its homologue in the hypophysis proper in the Vertebrates. It would not be very difficult to imagine the changes necessary to transform the Tunicate gland into the Vertebrate twofold structure. Yet it seems hardly natural that an homology founded on such a basis should be generally accepted by zoologists as established and should be so described in standard text-books. I believe that JULIN's suggestion should stand only as a suggestion a most valuable one, which should be taken into account in all our thinking upon the phylogeny of the Vertebrata, but a suggestion the truth of which, while perhaps probable, is still insufficiently established. Reference to the neural gland of Tunicata as the hypophysis assumes too much.

Section II.

The Histology of the Brain and Ciliated Funnel in *Iasis cordiformis-zonaria.*

Plate 40, Figs. 89—91.

Having been fortunate 3 years ago in obtaining living Salpas of this species, I was able to make a few observations upon the shape of the cells in the brain and the ciliated funnel, studying them by maceration methods. The parts desired were placed in HALLER's mixture of acetic acid, glycerine and water, tinged with methyl green, until they became sufficiently softened, when by pressure and teasing the cells were isolated. The eye of this species is degenerate, so that it does not offer a favorable subject for study by this method.

The cells of the brain are well-known to be of two somewhat distinct sorts in *Salpa*. Most of the periphery of the ganglion consists of thickly crowded small cells with small nuclei, while in the horizontal zone from which the nerves arise we find much larger cells with larger nuclei. In sections one can occasionally see that

some, at least, of these cells, send nerve processes directly into the nerves at whose bases they lie. One of these large cells, isolated by maceration, is shown in Plate 40, Fig. 91 *1*. It is seen to have one chief process arising from the pointed end of the cell, while from the more rounded end several fibres arise. These latter were directed toward the ganglion and ran in among the cells of its peripheral area. The long process from the pointed end of the cell entered a small nerve at whose base the cell lay. Similar cells are found throughout the horizontal zone of the brain, from which the nerves arise.

In frequent instances one can see that not all the fibres of a nerve arise from the cells that lie immediately at its base, for, in successful preparations, one can trace an individual fibre from a nerve trunk for some distance into the core of the ganglion.

The smallest cells of the periphery of the brain have a small cell body almost completely filled by the nucleus. I have not found fibres arising from these smallest cells (cf. Fig. 91 *2*).

Many cells intermediate in size between these two extremes are found. One such is shown in Fig. 91 *3*. These may show several processes. I have never been able to trace any of the processes into a nerve trunk, though I have seen them entering a mass of fibres evidently part of the core of the brain. These cells seem to form an intergrading series between the cells of the smaller sort and the large cells in the zone of origin of the nerves.

The fibres that lie interlaced in the core of the ganglion frequently show varicosities along their course, as indicated in Fig. 91 *4*.

The pigment cells of the eye are irregular cells with small nuclei and large cell bodies full of brownish-red granules. Two such cells with the pigment left out of account are shown in Fig. 90 *1* and *2*.

The ciliated cells of the ciliated funnel are roughly columnar, each having a single long cilium arising from the free end (Fig. 89 *1*). Among these cells are found a few much more slender cells whose basal end is pointed and is prolonged into a slender process which appears to be a nerve process (Fig. 89 *2*). I have found but few of these cells and have not, in any of them, seen anything like a cilium or a bristle on their free end. Probably these cells are sensory.

From the cubical epithelium of the upper, non-ciliated portion of the ciliated funnel there were obtained in several cases cells such as are shown in Fig. 89 *3*. At their free ends the cells figured show a blunt process. I could not, in any case determine that any cilium or bristle had been broken off from this process. The fibres, ap-

parently nerve fibres, running out from the opposite (basal) ends of these cells seem to indicate that they are sensory cells. As mentioned in Section I of this paper, the upper end of the ciliated funnel of *Salpa cylindrica* has an epithelium of cubical, non-ciliated cells and to these cells a nerve can be traced. It is significant to find in another species that the cells occupying a similar position have a structure that suggests a probable sensory nature.

A somewhat puzzling peculiarity is seen in one of the two cells shown in Fig. 89 *3*. Two fibres arise from this cell, one looking as much like a true nerve process as the other. This is the only case in which such a condition was seen. Careful study under high magnification has shown, beyond doubt, that both processes are actually connected with this one cell.

From these observations upon the histology of the ciliated funnel, as well as from my studies of the innervation of the funnel in other species of *Salpa* and other Tunicates, there seems no room for doubt of the sensory nature of the funnel. It is, however, HUNTER's observations upon material treated with methyl blue that clinch this evidence, establishing, so far as anatomical observations can, the sensory nature of this organ. I have previously shown (Section I, page 552) that innervating fibres run to both the ciliated epithelium of the funnel and to the non-ciliated epithelium of the duct of the neural gland, near its point of connection with the funnel. In *Iasis* one finds cells, whose form seems to indicate a sensory nature, both among the ciliated cells of the funnel and among the non-ciliated cells lining the upper part of the funnel. The latter non-ciliated epithelium seems to correspond to the non-ciliated cubical epithelium which in Ascidians lines the distal part of the duct opening into the funnel.

Section III.

Protandry in *Salpa cylindrica* CUV.[1]).

Plate 38, Fig. 61.

The class Tunicata is composed of hermaphrodite animals in which, without exception, so far as heretofore reported, the eggs mature before the spermatozoa. In the *Salpidae* we find this protogyny most clearly shown. The solitary *Salpa* has in the ventral part

1) Cf. METCALF, 1895², V.

of the body a mass of germinal cells many of which, though immature, are clearly seen to be ova, while the remaining, smaller cells show no special character. When the stolon is formed from the ventral surface of the body, near this germinal mass, a cord of germinal cells pushes out into the stolon and supplies the developing buds with their reproductive organs. Each bud receives from one to five eggs and a considerable number of the smaller undifferentiated germinal cells. The latter in part form the follicular envelope for the egg or eggs, and in part form the testes. The eggs, when received by the buds from the parent, are already well along on the road to maturity, while the testes are still wholly undifferentiated. In this group, therefore, we would least expect to find any exception to the usual rule of protogyny. It is, however, here, in one of the common species, that we find the only case of protandry which, so far as I know, has been found among the Tunicates.

In the young *Salpa cylindrica* buds upon a stolon which has a diameter of a little less than one millimeter, we find in each bud a single ovum with its follicle, and a small mass of undifferentiated cells near by, destined to form the testes. In these buds the elaeoblast, which is to be interpretated as a vestigial tail corresponding to the tail of the Ascidian tadpole, is typically developed, having the characteristic vacuolated or spongy appearance.

In older buds which have reached a length of nearly one millimeter, we find the elaeoblast has been replaced by a bilobed mass of cells that has grown down into the posterior end of the bud (Fig. 61 *t*). Study of intermediate stages shows that the invading mass is derived from the Anlage of the testis, and that, as it pushes into the elaeoblast, it enlarges rapidly, soon so crowding the latter as to cause it to disappear. The ovum has still the same size and character as when first received from the parent form.

In buds one and one-quarter to one and one-half millimeters in length we find that the testis when sectioned shows, in the lumina of its tubules, great numbers of adult spermatozoa with fully developed tails. Some of these are attached by their heads to the cells lining the tubules; others are lying free in the lumina. The egg in each bud is still immature.

It is only in much larger buds, three to five millimeters in length, in which the testes have entirely disappeared that we find mature ova of large size and with the characteristic complete double follicle.

The spermatozoa, then, in this species, mature and are discharged

before the ova are ready for fertilization, and long before the buds are set free from the stolon.

In addition to the fact of protogyny we observe one other interesting feature. The precociously developed testis reaches such a large size that it could hardly be accommodated in the body proper of the small bud without seriously crowding and distorting the development of the organs. But by pushing out into the useless elaeoblast the testis finds a place where it can reach the necessary size without in any way crowding or interfering with the vital organs.

Salpa cylindrica is, I believe, peculiar among the *Salpidae* in the precocious development of its testis. The testis is actually no larger than it is in many species in which the sperm ripens late, after the chain individuals have increased in size; but, in proportion to the size of the body, the testis of the young chain *Salpa cylindrica* is much larger than in other species I have studied. This would indicate that the observations of the early ripening of the eggs and the delayed maturity of the spermatozoa in other species are correct, and that *Salpa cylindrica* differs in this regard from most species. Study of stolons of different ages from *Salpa runcinata-fusiformis* shows that in this species the relations are as usually described. In the older stolons of this *Salpa*, nearly ready to detach from the parent, the testis does not yet appear, nor is it shown in younger stolons.

I can see no reason why *Salpa cylindrica* should be protandrous while other species are protogynous.

Section IV.

The Ingestion of Follicle Cells in *Leptoclinum, Salpa* and the Rat,

with a suggestion as to the meaning of the seasonal degeneration of the upper part of the body in *Botrylloides* and *Leptoclinum.*

Plate 38, Figs. 62—64.

In this chapter I wish to describe or discuss several things which naturally group themselves together. I have found that *Leptoclinum albidum* shows phenomena of seasonal degeneration, somewhat similar to those recently described for *Botrylloides* by Pizon [1]). I have also found in the same species interesting differences in the ova and ovaries

1) Pizon, 1898.

in the two periods of normal structure and of degeneration. These may throw some light on the meaning of the seasonal degeneration. I will also include a description of the nature of the paranuclear bodies in the ova of *Salpa* and of the rat, giving reasons for believing that in both cases these bodies are ingested follicle cells or nuclei of such cells.

Pizon in a short paper in the Comptes Rendus Acad. Sc. Paris, last year, described a remarkable series of changes through which colonies of *Botrylloides rubrum* normally pass. The individuals of a whole colony slough off the whole upper part of the body including the pharynx, ganglion, neural gland, endostyle etc. until the spaces of the test become filled with a degenerate mass of cells which are kept in motion by the pulsation of all the hearts of the colony, which remain alive and continue to beat. The individuals of the colony regenerate the lost parts, until they become again of normal form. After about a week the whole process will be repeated, and so on for six or eight cycles of degeneration and regeneration.

I have found many of my colonies of *Leptoclinum albidum* in an imperfect condition, with the upper parts of the bodies of the zoöids absent. The material was carefully preserved, so this cannot be due to improper manipulation. I believe the degeneration is a normal process in the life history and that it is similar to the process described by Pizon for *Botrylloides.*

Some help in interpretating this strange habit may be gained from a knowledge of the peculiar condition of the ovary in the degenerate colonies of *Leptoclinum.* In the fully formed individuals in a perfect colony of *Leptoclinum* the ovaries contain a very few very large yolk-filled ova of the usual sort, having the characteristic double follicle of the Tunicate ovum (Plate 38, Fig. 63). The testes are of moderate size, showing spermatozoa in all stages of development. In those colonies whose zoöids have lost the upper parts of their bodies we find the testes about twice the usual size, with a larger proportion of ripe sperm, and the ovaries, also, are much larger than in the perfect zoöids of other colonies. These large ovaries contain a very large number of small yolkless ova which have no follicular envelope of any sort (Fig. 64). The ovary is in the form of a bag bent around the intestinal mass, the lumen of the bag being, in section, a crescentic slit. The cells of that wall of the ovary which lies next to the intestine are small. Some of those in the outer wall of the ovary are small also, but many of them are much enlarged, as shown in

the figure. These large ova are columnar with truncated inner ends and rounded outer ends containing the germinal vesicle. In the inner ends of these large egg cells we find numerous bodies which, from their general appearance and reaction to stains, are seen to be cells of the smaller sort from the ovarian wall, which have been ingested by their larger sister cells, the ova. These can be found in all stages of digestion, from the intact cell just taken in to mere masses of granular debris, the remains of the nucleus, which digests more slowly than the cell body. It is of some interest that these peculiar ova, which have no investing follicle, still ingest the cells which lie near their inner ends. The cells ingested are, of course, nascent ova, like the follicle cells of the ordinary Tunicate ovum.

The presence of large testes and large ovaries of this peculiar sort, in those colonies whose zoöids have lost their upper parts by degeneration, suggests that this habit of degeneration may in some way be associated with the processes of sexual reproduction. Not having had opportunity to rear colonies of *Leptoclinum* and see all the changes that occur I hesitate to discuss the point further. It seems, however, clear that at the time when partial degeneration of the zoöids occurs the colony is giving an unusual amount of nutriment to the reproductive organs [1]).

The whole matter of the nature and fate of the follicle cells in Tunicata has been much discussed. There is now pretty general agreement that in the Ascidians the outer follicle cells are sister cells to the ovum and that the inner follicle is derived from the outer follicle. The nature of the paranuclear bodies in *Salpa* I discussed some time ago in a brief note in the Zoologischer Anzeiger [2]). I quote this paper here in full, for the sake of comparison with the conditions in the ovary of the Rat.

Through the courtesy of Professor Brooks of the Johns Hopkins University I have been enabled to examine a number of finely preserved embryos of several species of *Salpa*, and I desire after briefly referring to certain points in recent papers upon *Salpa* embryology

---

1) In the few colonies of *Leptoclinum* collected at two different times in Woods Holl, Mass., I find no sign of degeneration. Among the colonies collected later in Casco Bay, Maine, some are perfect and others partially degenerated. All seem to be of the species which Verrill has named *Leptoclinum albidum.*

2) Metcalf, 1897[1].

to describe such of the results of my study as bear upon the nature and role of the follicle cells.

Since the publication, fifteen years ago, of SALENSKY's careful studies [1]), interest in the development of this genus has centered more around the follicle cells and their role than around any other point. SALENSKY showed that the young embryo was composed in part of a few true blastomeres derived from the fertilized egg, but more largely of a great mass of cells derived by proliferation from the follicle. He claimed that the true blastomeres early disappear, serving probably to nourish the inwandering follicle cells from which the adult organism is derived. That is, according to SALENSKY, the fertilized ovum serves merely as food for its unfertilized sisters (the follicle cells), which are the really important elements.

He says p. 362: "Aus den vorgeführten Stadien lässt sich der Schluss ziehen, dass die Blastomeren fortwährend an Zahl abnehmen, bis sie endlich ganz verschwinden. Diese Erscheinung kann auf zweierlei Weise erklärt werden. Entweder gehen die Blastomeren unter allmählicher Verkleinerung zu Grunde — sie könnten als Nährmaterial für die Bildungszellen dienen —, oder sie verändern unter fortwährender Theilung Form und Bau und vermischen sich so mit den Gonoblasten, dass sie endlich von den letztern nicht zu unterscheiden sind. Diese Frage durch directe Beobachtung zu entscheiden, ist sehr schwer, und bei dem Material, das mir zu Gebote stand, war das unmöglich. Ich will deshalb hier nur Thatsachen vorführen, welche für und gegen diese beiden Voraussetzungen sprechen können.

Erstens will ich bemerken, dass Form und Bau der Blastomeren so charakteristisch ist, dass sie mit den Gonoblasten schwer zu verwechseln sind. Selbst bei den kleinen Blastomeren, wie wir in fig. 2 sehen, kann man nach dem Kern jedes Blastomer, wenn es auch nur von Gonoblastengrösse ist, ganz gut von den Gonoblasten unterscheiden. Der Blastomerenkern ist rund, opak, färbt sich mit Carmin besser als der eines Gonoblasten, welch letzterer eine ovale Form besitzt und ein kleines, punktförmiges Kernkörperchen beherbergt.

Zweitens will ich darauf aufmerksam machen, dass man in dem zuletzt betrachteten Stadium Blastomerenkerne antrifft, welche noch ihre Grösse behalten, aber deren Begrenzung nicht so scharf ist, wie es in den Blastomeren der frühern Stadien der Fall ist. Sie verlieren also ihre scharfen Contouren, was schon darauf hinweist, dass diese

1) SALENSKY, 1882.

Kerne in der That solchen Veränderungen unterliegen, welche ihr Absterben sehr wahrscheinlich machen. Endlich gegen die Verwandlung der Blastomeren in gonoblastenähnliche Zellen spricht auch der Umstand, dass man nie Uebergangsformen antrifft, was doch der Fall sein müsste, wenn eine solche Verwandlung in der That existirte. Auf Grund aller dieser Thatsachen bin ich zur Ueberzeugung gelangt, dass Blastomeren in der That allmählich schwinden, um die Hauptrolle bei der Entwicklung den Gonoblasten zu überlassen."

Todaro, in 1881, had described a peculiar fragmentation of the blastomeres by which each broke up into numerous small nucleated cells [1]). Salensky, referring to this point, describes the phenomena as follows, p. 99: "Das Protoplasma derselben (of the blastomeres), welches in allen frühern Stadien feinkörnig, beinahe homogen war, zerfällt jetzt in kleine, mannigfaltig gestaltete Parcellen, die theils um den Kern, theils in der Peripherie der Zellen gelagert sind. Als ich zum ersten Mal diesen eigenthümlichen Zerfall des Protoplasma beobachtete, glaubte ich es mit dem Product der Einwirkung der Conservations- oder Färbeflüssigkeit zu thun zu haben. Derselbe kommt aber so beständig in gewissen Stadien der Entwicklung, namentlich nach dem ersten Furchungsstadium, vor und erscheint von der Art der Conservirung so unabhängig, dass ich bald zur Ueberzeugung gelangte, dass diese Veränderungen des Protoplasma normale Entwicklungsvorgänge darstellen." He speaks in another place, p. 125, of "kleinen polyedrischen Protoplasmastückchen, in welchen ich trotz aller Mühe selbst an sehr schön gefärbten Präparaten keinen Kern zu unterscheiden im Stande war. Ich muss deshalb die Zellennatur dieser Protoplasmastückchen vollständig in Abrede stellen". From these quotations it is seen that he denies the cellular nature of the bodies within the blastomeres, but offers no explanation of their true nature.

More recent papers by Brooks, Heider and Korotneff have dealt with the relation between blastomeres and follicle.

Brooks, in 1893, confirmed Salensky's description of the complex character of the young embryo, pointing out with the greatest clearness that the follicle cells multiply very rapidly by amitotic division, the resulting cells pushing in among the blastomeres which for a long time remain few in number.

He further showed that, as Salensky described, the migrated follicle cells give rise to rudiments of the organs. He, however, took

1) Todaro, 1881.

issue with SALENSKY as to the ultimate fate of blastomeres and follicle, claiming and clearly showing that in the later stages the follicle cells composing the rudiments of the organs are replaced by true blastomeres which give rise to the adult. He says p. 27: "Stated in a word, the most remarkable peculiarity of the *Salpa* embryo is this. It is blocked out in follicle cells which form layers and undergo foldings and other changes which result in an outline or model of all the general features in the organization of the embryo. While this process is going on the development of the blastomeres is retarded, so that they are carried into their final position in the embryo while still in a very rudimentary condition. Finally when they have reached the places they are to occupy, they undergo rapid multiplication and growth, and build up the tissues of the body directly while the scaffolding of follicle cells is torn down and used up as food for the true embryonic cells."

BROOKS' figs. 1 and 2, tab. 62, also fig. 12, tab. 9, as well as his descriptions, demonstrate that the peculiar granular bodies seen within the blastomeres at certain stages of development are not an indication of the fragmentation or degeneration of the blastomeres, but are nuclei of follicle cells that have been ingested and are undergoing digestion. This statement I have fully confirmed, as described a few pages beyond. The amitotic division of the migrating follicle cells confirms the belief that they are on the road to degeneration, and in the centre of the embryo there are found masses of such disintegrating cells.

HEIDER's account of the embryology of *Salpa fusiformis*, published in 1895, differs in certain points from preceding accounts.

He interprets the granular bodies in the protoplasm of the blastomeres as ingested follicle cells and figures them as containing nuclei (tab. 1, figs. 4, 10a, 10b), and largely from this observation argues, as BROOKS had shown, that the follicle cells serve as food for the blastomeres.

HEIDER places emphasis upon the unequal cleavage of the *Salpa* ovum, claiming, contrary to SALENSKY and BROOKS, that, except in the early stages, the micromeres can not be distinguished from the follicle cells, and that organ rudiments which are apparently formed from follicle cells are really composed of small blastomeres.

The insufficient reference in HEIDER's paper to BROOKS' Monograph may perhaps be explained by the fact that HEIDER's paper was practically complete before BROOKS' work was published.

Korotneff's several papers [1]) are the most recent dealing with this subject. This author denies Heider's contention that the smaller blastomeres are difficult to distinguish from follicle cells, figuring and describing them as distinctly different, even in advanced embryos. On this point, then, Salensky, Brooks and Korotneff agree in opposition to Heider.

As to the nature of the granular bodies in the protoplasm of the blastomeres Korotneff says (Korotneff, 1896, p. 342): "In meiner Schrift über die Embryologie von *S. democratica* habe ich mich gegen die Vermuthung von Heider, wonach diese Ablagerungen keine Dotterpartikelchen, sondern von den Blastomeren verzehrte Follikelzellen seien, ausgesprochen. Jetzt kann ich meine Meinung bekräftigen und ganz positiv behaupten, dass in den als Dotterplättchen bezeichneten Gebilden niemals eine Spur von Kernen zu sehen ist", which is certainly true, at least for *S. hexagona* and *S. pinnata*, since these granular bodies are not ingested cells, but ingested follicle nuclei, as Brooks had shown, and as is evident in the material I have worked upon. The needle-like bodies figured by Korotneff in the protoplasm of the blastomeres of *S. cordiformis-zonaria* I have not seen described before. They appear from his figures to be peculiarly arranged chromatin particles within the ingested follicle nuclei. (Compare Korotneff, 1896, tab. B, fig. 14.)

Korotneff fully confirms Brooks' description (without however mentioning Brooks) of the disintegration of the follicle cells in the central region of the embryo, speaking of a retrogressive metamorphosis of the kalymmocytes, "welche ganz blass werden, sich schlecht färben und zuletzt nur noch in Spuren zu erkennen sind. Kurz und gut, die Kalymmocyten gehen ganz zu Grunde, und ihre Bruchstücke dienen gewiss den Histogenen [blastomeres] als Nährmaterial" [by osmosis]. (Korotneff, 1896, p. 335.)

Korotneff denies Brooks' statement that the organs are blocked out in follicle cells which later are replaced by blastomeres, saying that the organ rudiments are from the first composed of blastomeres. If he is not contending over definitions, his statements on this point are difficult to understand, for his figures show with the greatest clearness just the condition of affairs Brooks has described [Compare Korotneff, 1897, tab. 18, fig. 5 (rudiment of cloaca composed of follicle cells alone), fig. 6, 7 and 8 (rudimentary walls of amnionic

1) Korotneff, 1893, 1895, 1896, 1897.

cavity composed wholly of follicle cells), fig. 9 (pharynx rudiments composed chiefly of follicle cells) etc.].

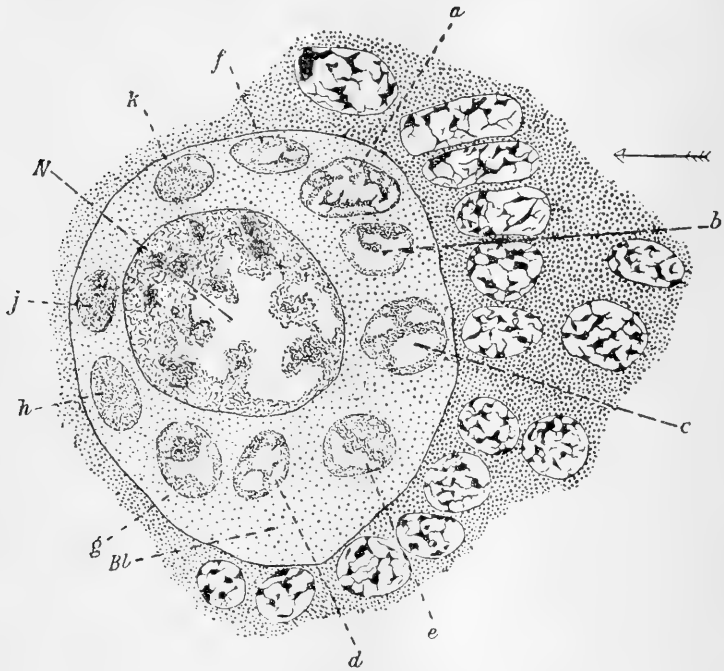


Fig. G. Portion of a section of a young embryo of *Salpa hexagona* showing one blastomere and fifteen migrated follicle cells. *Bl* blastomere, *N* nucleus of blastomere, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *j*, *k* nuclei of follicle cells ingested by the blastomere. × 1300 diameters.

I wish now to call particular attention to my own observations upon the nature of the disputed bodies within the protoplasm of the blastomeres of *Salpa*.

After having examined several hundred blastomeres all showing the intra-protoplasmic bodies under discussion, I have selected a single blastomere to figure and describe, not because there are not many others showing a similar condition, but because this seems sufficient to establish the point. The blastomere figured is one of five appearing in a section of an embryo of *S. hexagona* at that stage of development when the follicular epithelium of one half of the surface of the embryo is most rapidly proliferating, about the stage shown in BROOKS' fig. 2, tab. 11. The arrow indicates the direction of movement of the follicle cells as they wander into the center of the embryo, where, as described by BROOKS, many of them degenerate. The figure is carefully drawn with a LEITZ $^1/_{12}$ immersion objective.

The large blastomere, *Bl,* has a very large nucleus, *N*, and evenly granular protoplasm which does not stain deeply with haematoxylin, borax-carmine, or saffranin. Outside the blastomere is a mass of more coarsely granular and deeply staining protoplasm in which no cell walls can be discerned, but in which appear many nuclei all exactly resembling the nuclei of the follicular epithelium. These have a definite chromatic reticulum with rather large nodal swellings and no nucleolus.

Within the protoplasm of the blastomere as shown in this one section are seven bodies similar in size to the follicle nuclei just described, but quite different in appearance. I believe them to be ingested follicle nuclei. They do not stain so deeply as the nuclei outside, though they are much darker than the protoplasm of the blastomere in which they lie. We do not find in them the clear cut chromatin reticulum with sharp contours such as we see in the follicle nuclei, but in certain of them we do find what appears to be such a chromatic reticulum degenerating, because undergoing digestion. Observe especially the nucleus *a*. The reticulum is evident and I think no one can doubt that the body is really a nucleus. Compared with follicular nuclei the reticulum is seen to stain less deeply and the fibrils and nodal masses do not have sharp contours. The whole appearance indicates the beginning of desintegration. I believe this nucleus to have been ingested but a short time previous to the killing of the embryo [1]). At *b* and *c* are nuclei which have gone further in the process of degeneration, the chromatin threads being more diffuse. At *d, e, f* and *g* we see a further stage in the same process and at *h, j* and *k* we observe within the ingested nuclei an almost evenly granular mass of disintegrating chromosomes. In other blastomeres and in another section of this same blastomere one can observe the last step in the degeneration, a mere mass of debris no longer delimited by a nuclear membrane from the surrounding protoplasm of the blastomere.

Notice that the less degenerated of these ingested nuclei lie on the side nearer the periphery of the embryo. The inwandering follicle

1) It is probable that fresh material killed and fixed promptly by rapidly acting reagents will show newly ingested follicle cells in better condition than would material allowed to stand sometime before being preserved. In the latter case, the intra-cellular digestion of the follicle cells might go one for sometime after the ingestion of follicle cells had ceased, so that no newly ingested cells could be found.

cells, as they push toward the center of the embryo, penetrate the blastomeres that lie in their path. Apparently the most recently ingested nuclei, entering from the peripheral side, crowd the partly digested ones toward the inner side of the blastomere, giving the appearance figured. Not every section of a blastomere shows such diagrammatic arrangement, but this condition is noticeably frequent. The section figured was chosen because of the diagrammatic way in which it shows this point, and because of the clearly nuclear nature of the body *a*.

As before mentioned, BROOKS has given exactly this interpretation of the bodies within the blastomeres and this confirmatory note would be uncalled for except for HEIDER's and KOROTNEFF's more recent papers giving a different interpretation. It is possible that in *S. runcinata-fusiformis* (the species HEIDER studied) not only the follicle nuclei, but also their cytoplasm may be ingested by the blastomeres, but I am more inclined to believe HEIDER was mistaken when he figured these bodies as nucleated cells. His figures are not drawn with careful attention to detail, so it is hard to judge from them. In *S. pinnata* and *S. hexagona* no cell walls can be made out in the mass of migrated follicle cells. It is therefore by no means probable that the cytoplasm of the follicle cells could be seen if it were ingested with the nuclei. This is especially true in view of the digestive action upon these bodies within the blastomeres.

KOROTNEFF's and SALENSKY's statements that these bodies contain no trace of a nucleus within them is, of course, true if they be themselves nuclei.

In the young ovarian eggs of the rat I have found indisputable evidence of a similar ingestion of follicle cells. In the figure drawn (Fig. 62, Plate 38) is shown a single ovum with its whole follicle. The nucleus of the ovum is large and presents the usual appearance. The outer contour of the egg is distinct giving a clear cut boundary between the protoplasm within and the follicle. The follicle cells show no cell walls, their many nuclei seeming to lie in a common mass of protoplasm. The follicle nuclei show clearly a fine chromatic reticulum with many nodal swellings, one or more of which may be so large as to resemble nucleolei. A few of the cells in the outer layer of the follicle have dark nuclei due to the closeness of the reticulum.

Inside the ovum itself we see, in this section, three, perhaps four,

distinct nuclei beside the germinal vesicle, and also a bilobed group of granules on the opposite side of the egg. The small nuclei within the egg almost exactly resemble the nuclei of the follicle cells, except that they do not stain so deeply with haematoxylin. The double group of granules on the other side of the egg seems to be the remnant of two ingested nuclei which have been nearly digested. In the two lower of the four ingested nuclei on the other side we observe that the finer threads of the chromatic reticulum are lost, little except the nodal swellings remaining. The granules in the double group opposite are of the same size as these nodal swellings of the chromatin reticulum. I believe they should be so interpreted and be regarded as the last remnant of two nuclei whose nuclear membrane and the finer threads of whose chromatic reticulum have already been digested. Of the nuclei figured as lying apparently within the contour of the ovum, all but one are shown by careful focussing to be actually within the ovum and on a level with the germinal vesicle. One, however, the darker one, is at a little lower level and probably lies just outside the egg membrane, and should therefore not be counted as one of the ingested cells.

The ovum drawn gives the best demonstration of the ingestion of follicle nuclei that I have seen. In numerous ova of this size, however, I have seen paranuclear bodies which are clearly follicle nuclei. About half of the ova in this stage of their development seemed to be devouring the nuclei of the follicle. In larger ova I have not seen this process [1]).

---

1) I have as yet examined but a single ovary. I hope, however, in the near future, to carry this investigation further and make a comparative study of the ovarian eggs of different Mammals and other Vertebrates, to see, if possible, if the conditions described are normal, and, if so, how general these phenomena are. The ingestion of follicle cells by the ova of Vertebrata has been mentioned a number of times. Balfour (in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 18, p. 394), Mac Lead (in: Arch. Biol., V. 1, tab. 8, figs. 7 and 9) and van Beneden (ibid., V. 1, tab. 21, fig. 14) describe a syncytium of ovarian cells in the shark and the bat and show that only one, or at most a few, of the several cells in each syncytium persist as definitive ova, the others serving as food for the survivors. The phenomena I have described for the rat occur in much older ova with double follicle, but may perhaps be regarded as an interesting variety of the same fundamental process.

Section V.

The Anatomy of *Octacnemus patagoniensis*[1]).

Plate 40, Figs. 81—88.

The family *Octacnemidae* includes the single genus *Octacnemus*, of which but 2 specimens have hitherto been seen. These were collected by the Challenger expedition and were studied by MOSELEY[2]) and by HERDMAN[3]). It is probable that these two specimens belong to the same species. The United States Fish Commission steamer Albatross obtained 15 very imperfect specimens of a probably distinct species of the same genus, in 1050 fathoms of water, off Port Otway, Patagonia. Through the kindness of Professor BROOKS, this material was given to me for study. I have already reported upon such features of the anatomy of this form (*Octacnemus patagoniensis*) as can readily be made out by dissection[4]). Upon examining sections of the animal to determine more minute points of the anatomy, I find, unfortunately, that the material is so poorly preserved that little can be discovered. The character of the ganglion and neural gland is described in Section I of this paper, page 549). The alimentary canal is in a much poorer state of preservation. The gonads are in fair condition. However, as the animal is such an interesting one, the points that can be made out are worthy of description. As a basis for the discussion of relationships I will describe the anatomy of *Octacnemus patagoniensis*, quoting, in part, from my former paper.

Octacnemus patagoniensis is hour-glass-shaped with the upper end drawn out into eight blunt lobes (Fig. 81). The slit-like mouth (*mo*) lies on the upper surface, near one edge, opposite an interval between two of the eight lobes. The atrial aperture lies in the same radius, but below the edge of the lobulated oral disc (Fig. 81 B *cl. a*). The animal bears at the opposite end of the body a great number of hair-like processes from the test (Fig. 81 A) similar to those by which many of the simple Ascidians are attached to soft mud. Among the fine hairy processes, in some of the individuals, are a number of pieces of some calcareous substance, apparently an incrustation. This

1) Cf. METCALF, 1893[2].

2) MOSELEY, 1876.

3) HERDMAN, 1889.

4) The specimens are poorly preserved and are very soft, so that dissection of the visceral mass is very difficult.

would indicate that possibly the animals were attached to some solid object. It is as possible, however, that the animals normally live upon the mud bottom and that the entanglement of solid particles in the fine processes from the test of some individuals was accidental. The individuals are not solitary, but are attached to one another in a linear series by means of a slender stolon (Fig. 81).

A median section reveals most of the internal anatomy. The mouth connects with a large pharynx underlying the oral disc (Fig. 81 C *ph*). Most of the remainder of the body is occupied by the huge atrium (*cl*) which is separated from the pharynx by a delicate, imperforate, horizontal septum. The atrium communicates with the exterior by means of the atrial aperture already described.

The viscera are gathered into a compact mass which lies in the atrium, suspended from the middle of the horizontal septum. In this mass are found the "oesophagus", stomach and intestine, the ovary and the testis, and the whole is covered by a delicate membrane evidently the lining of the atrium (Fig. 81 C, cf. also Fig. 87, a drawing of the visceral mass of *O. bithyus*). On the back of the visceral mass are a number of peculiarly arranged muscles (cf. Fig. 81 B and Fig. 84). Below these muscles, not far from the oesophageal aperture lie the brain and the neural gland with the ciliated funnel (Fig. 86, cf. also Figs. 82 and 87, drawings of *O. bithyus*) as described in Section I of this paper, page 549. The ciliated funnel opens into the "oesophagus" not far behind the point where the latter opens into the pharynx. On the side of the visceral mass opposite to the muscles, are a pair of oval perforations which extend through the investing membrane and into the "oesophagus" (Figs. 81 B and C and 85). The visceral mass sends out two cords of tissue from its lower end, which pass into the stolon that unites the individuals into a linear colony (Fig. 81). These two cords are formed partly from the investing membrane of the visceral mass and in part from the wall of the stomach. I am unable to say whether the endoderm or only the connective tissue of the stomach wall enters into them.

Looking a little more in detail at the different organs, we find, first as to the alimentary canal (Fig. 81 C), that the pharynx has been much modified, the chamber assuming a peculiar shape and the stigmata being wholly lost. Herdman and Moseley find the stigmata in *O. bithyus* represented by numerous imperforate pits in the membrane separating pharynx from cloaca. In *O. patagoniensis* I cannot find even these. The pharynx opens below by a circular aperture

into a thicker-walled portion of the alimentary canal, which (except for some peculiarities soon to be pointed out) it would be natural to call the oesophagus. This soon widens into a large chamber, the stomach, with its internal surface longitudinally plicated, the folds being large and prominent. The intestine shows the loop characteristic of so many Tunicates, the rectum bending to the left of the stomach to open into the large atrial chamber which surrounds the visceral mass. In my very poorly preserved material I am unable to demonstrate any liver or intestinal gland. I do not think that either was present in the living individuals, but they may have been present, though now broken down as a result of the maceration to which the specimens were evidently subjected before preservation. The endothelium of the alimentary canal is destroyed, for the most part, and, as these glands, if present, would have consisted chiefly of epithelial cells, they also may have been destroyed, while the tougher, mesodermal part of the walls of the alimentary tube proper has been preserved. The numerous patches of endothelial cells left on the inner surface of the "oesophagus", stomach and intestine show the cells to be cubical or columnar and arranged in a single layer. The large folds or plications of the inner wall of the stomach, and the smaller and less definitely arranged folds of the inner surface of the "oesophagus" and intestine, are not mere folds in the epithelium, but each fold has an axis of connective tissue, covered by the reflected epithelium.

The structure, which, at first glance, seems to be the oesophagus, deserves a little more careful scrutiny. Its upper end is really a modified part of the pharynx, as is indicated by the presence of several typical pharyngeal organs. On its (morphologically) ventral surface a very short endostyle is present. In *O. bithyus* the endostyle lies, in part at least, on the floor of the enlarged upper portion of the pharynx. In my specimens I find in the latter position no trace of endostyle. The peripharyngeal bands I have not found. The dorsal lamina is present as a fold pushing into the lumen of the tube from the dorsal side. The free edge of the fold bears a groove lined by columnar cells. On the free border of these cells is a line of very fine granules which seem to be the remains of cilia. It is not possible, however, in such poorly preserved material, to be sure of this point. The dorsal lamina is short, soon sinking, posteriorly, to the level of the general inner surface of the digestive tube, and, at the same time, losing the faint indication of cilia. In front of the dorsal lamina, and

separated by a short interval from its anterior end, lies the ciliated funnel (see Section I, page 549 et seq.).

The presence of endostyle, dorsal lamina and ciliated funnel in this part of the digestive tube is enough to show that it is not merely the oesophagus, but is really a modified posterior portion of the pharynx. There is one other feature of even greater interest, which points in the same direction. On the ventral surface of the visceral mass, as seen in exterior view, are two oval perforations (Figs. 81 B and C and 85 *g.s*). In my former brief paper I described these as perforations of the perivisceral membrane. More careful examination shows that they extend not only through this membrane but through the wall of the digestive tube as well. I have found them in three of the least injured of my specimens, in exactly the same position. I cannot say from study of sections whether the edges of these perforations bear cilia or not. These apertures, I believe, function as gill slits. Whether they are modified stigmata, or new structures having a similar function, one cannot say.

Of the mesodermal organs, the muscles and the gonads are of chief interest. The muscles of the horizontal membrane are similar to those of *O. bithyus,* except that at the tips of the lobes the transverse strands lose their definite arrangement like the rungs of a ladder and form, instead, a lattice-like meshwork. The peculiar muscles on the (morphologically) dorsal surface of the visceral mass have an arrangement as shown in Figs. 81 B and 84. These are probably homologous to portions of the intersiphonal muscular system of the Ascidians, though in *Octacnemus* they are modified, in part probably, to aid in keeping up the currents of water through the body. I have just referred to the gill slits. It is easy to see that these muscles, lying close over the dorsal surface of the digestive tube, would, by their contraction, contract the cavity of this tube, and thus aid the passage of water through the gill slits. What further function, if any, they may have, it is difficult to say. The two delicate longitudinal muscle bands on the median line (shown in Fig. 84 *r.m*) are the two rapheal muscles. In the Ascidians, the rapheal muscle is double, at least at its upper end. In *Octacnemus* it is double throughout. The muscles of the mantle are very weakly developed.

The gonads are very difficult to study, for my specimens are too soft for successful dissection. I find a single large ovary and a still larger testis, but am unable to make out their ducts. (Cf.

Fig. 87, a figure of the visceral mass of *O. bithyus,* from HERDMAN after MOSELEY.) The ova are large and, in addition to the outer follicle, show, in the larger eggs, an inner follicle of many cells, lying within the contour of the ovum. The same individuals show ova and spermatazoa, which, so far as one can judge from their form, are mature. It is, of course, probable that the ova are cast first, as in other Ascidians. In no case have I found larvae or cleaving ova in my specimens. This may indicate that this species does not carry its eggs after fertilization, or merely that these individuals were not quite ripe. I have copied MOSELEY's figure of the visceral mass of *O. bithyus*, showing the gonads.

The neural gland and ciliated funnel have already been described in Section I, page 549 (cf. Plate 40, Figs. 86 and 88). It proved wholly impossible to demonstrate by dissection even the presence of the brain and the neural gland. The tissues were all so soft that it was impossible to pick away the overlying membrane and muscles without tearing the ganglion and gland beyond recognition. With great difficulty, because of the grit in the alimentary canal, I succeeded in getting one complete series of sections of one whole visceral mass and a second series of sections of a strip cut from the dorsal surface of the visceral mass. From these sections one can readily see that the ganglion has the character usual in the Tunicates, with a fibrous medulla and a cellular cortex (Fig. 88 *gg*). Two very large nerves protrude anteriorly from the ganglion and a single nerve, the rapheal nerve, pushes back from the brain, along the mid-dorsal line of the visceral mass (Fig. 86). As a number of the sections are torn, I am unable to make an accurate reconstruction of the brain and neural gland, but I give in Fig. 86 the impression of the superficial appearance of these organs, which I have gained from a study of the sections. I do not think it can be far wrong as regards the size, shape or mutual relations of these organs. The slight degree of asymmetry in the position of the rapheal nerve is indicated in the sections by the fact that it lies nearer to the right strand of the rapheal muscle than to the left.

One other feature of special interest in *Octacnemus patagoniensis*, as compared with *O. bithyus,* is the fact that the individuals are bound together into a colony, by a stolon running from near the base of the body of one animal to its neighbors in front and behind, in such a way as to unite them into a linear series of individuals placed belly to back (Fig. 81). In two cases, I find two individuals

united in this way, and each of these with a torn piece of stolon which must have bound it to another individual. The isolated individuals also show the broken stumps of the stolon. It is certain, therefore, that the colonies consist of at least four individuals, and it is highly probable that all fifteen of my specimens were united into a single colony. It is very possible that the colony was still larger and that only a part of it was caught by the collecting apparatus. I have already shown that the stolon consists of an outer tube of tunic with its lining of mantle, perforated by a cord of tissue derived from the wall of the alimentary tube (Fig. 81 C). I am unable to say whether the endodermal cells, or only the mesodermal wall of the alimentary tube, enters into the formation of this cord. This axial cord where it passes across the atrial chamber has a sheath formed by the atrial membrane (Fig. 81 C). This stolon is very similar to the stolon in the *Clavelinidae*, which unites the buds into a single colony. The union of the individuals in *Octacnemus* is not so intimate as to suggest comparison with the compound Ascidian colony. In *Octacnemus*, as in the *Clavelinidae*, the buds on the stolon are placed belly to back[1]).

In my former paper I described a few minor points, such as the thickness of the test etc, to which it is not necessary here to refer, since I desire to describe only such features as have a bearing upon our interpretation of the organization of this very peculiar genus.

Herdman believes *Octacnemus* to be a representative of an aberrant family of the *Hemimyaria* among the Thaliacea. Upon this point he says[2]): "On the whole I regard this form as being allied to *Salpa*. The condition of the visceral mass is very like the 'nucleus' in *Salpa*, and it occupies much the same position in the body. The musculature might readily be derived from a series of transversely running bands by an antero-posterior shortening which would approximate the bands closely, and then by a portion of the muscles being drawn out radially into the eight conical processes. The endostyle and the nervous system are in their proper places, but there seems to be no trace of a dorsal lamina; and the branchial sac is certainly in a remarkable condition. If the obliteration of the side walls of the sac in *Salpa* has been brought about by the locomotory habits of that form, of course no such change would be necessary

1) Lefèvre, 1898.
2) Herdman, 1888, p. 96.

in the case of an ally such as *Octacnemus*, which was attached, or at least not locomotor, but it is difficult to see why the stigmata in the walls of the sac should become closed up, unless perhaps nutrition and aeration were performed sufficiently by the water gaining access to the large cavities of the body through the branchial and atrial apertures, without their being any definite current."

The only special point here mentioned in which *Octacnemus* agrees with *Salpa* in distinction from the other Tunicates is in the aggregation of the viscera into a compact mass. On the other hand *Octacnemus* differs from *Salpa* in the other features which are especially characteristic of the *Salpidae*; namely the absence of lateral walls to the pharynx, the presence of an eye, the nature of the neural gland, and the peculiar relations of the reproductive organs in the solitary individuals and those that reproduce by budding. If the features of resemblance between *Salpa* and *Octacnemus* were of sufficient importance, HERDMAN's explanation of the differences in the pharynx might perhaps be adequate. As it is, however, it hardly seems convincing. Let us refer to the other points.

Octacnemus has no eye. All the *Salpidae* have a highly developed eye, or often several eyes. This difference might also be accounted for, as HERDMAN accounts for the differences in the pharynx, by the locomotor habit of *Salpa*, and the attached condition of *Octacnemus*.

The neural gland of *Salpa* is unique, consisting of two lateral chambers each connected with the pharynx by a tubular duct. In *Octacnemus* we find a neural gland which, in its anatomy and histology, resembles the neural gland of the *Clavelinidae* and the compound Ascidians, exclusive of the *Botryllidae*.

In *Salpa* we have two kinds of individuals, one the solitary form, having only a mass of immature germ cells; the other, the chain form which is produced by budding from the solitary form, and which receives its germ cells from its parent and matures them, serving as a nurse. The Challenger specimens of *Octacnemus bithyus* showed no indication of any stolon. They may have been individuals that had been formed by budding and had separated from the parent. As, however, there is nothing to indicate such an interpretation we must accept *Octacnemus bithyus*, either as a solitary species, or the Challenger specimens as non-budding individuals of a species which sometimes buds. *O. patagoniensis* on the other hand reproduces by budding. But both *O. bithyus* and *O. patagoniensis* have well de-

veloped hermaphrodite gonads, evidently functional. It is, I think, more natural to interpret these conditions by saying that one species of this genus reproduces by budding and by eggs and sperm, while another species reproduces sexually and may or may not sometimes bud; rather than to say that we have in *Octacnemus* one species with distinct solitary and chain individuals which, however, do not alternate in their reproductive cycle, as in *Salpa,* but are both sexual[1]). *Octacnemus* seems to conform to the *Clavelinidae* in the general character of its budding. In *Salpa* the buds on the stolon are arranged belly to back, as in *Octacnemus*, forming a linear series, but this is also true of the buds upon the stolon of the *Clavelinidae*[2]).

In the absence of a knowledge of its life history it is difficult to interpret the organization of *Octacnemus.* It seems, however, to conform much more nearly to those simple Ascidians which reproduce by budding than it does to the *Salpidae.* It is peculiar in its outer form; in the strange modification of the anterior part of the pharynx (absence of stigmata and peculiar form of the chamber); in the aggregation of the viscera into a rather compact mass; in the precence of a single pair of "gill slits" (perhaps modified stigmata); and in the arrangement of the muscles. Such knowledge as we have of its anatomy seems to justify placing *Octacnemus* in a distinct family which might well be included among the simple Ascidians, nearer to the *Clavelinidae* than to either of the other three families.

Section VI.

Pharyngeal and Cloacal Glands in *Styela aggregata var. americana* (?)[3]).

In order to bring together into one paper the description of my recent observations upon the Tunicata, I include here, with but slight modification, a note upon the above subject published a few years ago in the Anatomischer Anzeiger[4]).

Over the whole surface of the pharynx and cloaca of this species there are minute slits, which are the openings of the ducts of well developed glands. The glandular tissue lies in the mantle

1) In my former paper, I followed Herdman's interpretation of *Octacnemus* as a relative of the *Salpidae.*

2) Cf. Lefèvre, 1898.

3) This is the form which Stimpson has called *Cynthia* (*Halocynthia*) *partita.*

4) Metcalf, 1895[2, II].

between the pharyngeal or cloacal epithelium and the muscles, which in this species are abundant. The accompanying figure (Text-Fig. H) shows two pharyngeal glands, which lie at the side of the neural gland. The openings (*o*) connect each with a duct, which apparently is lined by an involution of the pharyngeal epithelium. The duct is branched, as is seen, opposite the points *x* and *y*. The bulk of the gland is not composed of ramifying tubules, but is formed by cells aggregated in loose masses or in strings, which apparently are formed by proliferation from the cells forming the walls of the duct. These masses or strings are not distinct, but fuse with one another, giving the whole gland a spongy appearance. As is seen at the point *z*, the glandular cells connected with one duct may frequently be continuous with those connected with another duct. The glands themselves, then, are not always separate, but may often be fused with ane another.

Fig. H. Section perpendicular to the surface of the pharynx of *Styela aggregata var. americana* (?), in the neighborhood of the ganglion, showing two pharyngeal glands. × 600 diameters. *o* opening of duct, *ph* pharyngeal epithelium, *x* and *y* points where the duct branches, *z* region where the two glands unite.

The glands of the pharynx do not differ in any way from those of the cloaca.

The larger of the glands shown in the figure is the largest I have found. Most are of the size of the smaller gland figured, or intermediate in size between the two. These two glands lay in the intersiphonal area, at the left of the ganglion and neural gland.

I have not determined the nature of these organs, or the character

of their secretion. The fact that they are not present in other species, so far as known, and that they are present in *Cynthia partita* over the whole surface of both pharynx and cloaca, would argue that they are not digestive in function. The pharynx, and of course the cloaca, does not seem to have a digestive function in any of the Tunicata. Possibly their presence may be correlated with the very great development of the muscles of the mantle; these two features being distinctive of this species. If so, should the glands be regarded as excretory? It seems to me there is as much reason for so regarding them, as there is for assigning the same function to the neural gland. I am, however, unable to appreciate the evidence upon which rests belief in the renal nature of the neural gland. The neural gland and the cloacal and pharyngeal glands must, for the present, be regarded as organs of unknown function.

Section VII.

On certain Ectodermal Evaginations and Invaginations in *Molgula manhattensis.*

It is well known that, among the Tunicata, the ectoderm is often slightly invaginated at points where the muscles are inserted upon its basement membrane. This is probably to give greater firmness to the attachment. In *Molgula manhattensis* we see many such slight invaginations at the bases of the siphons, where they furnish places of attachment for the retractor muscles of the siphons (Text-Fig. K *e. in'*).

There is one such invagination of very great size, which pushes in from the lower posterior part of the body and serves to support the intestine, the gonadial ducts of the two sides, and, on the median line, furnishes a very firm point of insertion for the rapheal muscle. The external aperture of this invagination is in the form of a crescentic slit, having the position shown in Text-Fig. J. In sagittal

Fig. J. *Molgula manhattensis* as seen from behind. The dotted line indicates the position of the aperture of the great ectodermal invagination.

section of the body of the Ascidian (Text-Fig. K) the infolded ectoderm (*e. in*) is seen to reach half way to the ganglion, its lower part supporting the viscera, while the upper part projects freely into the

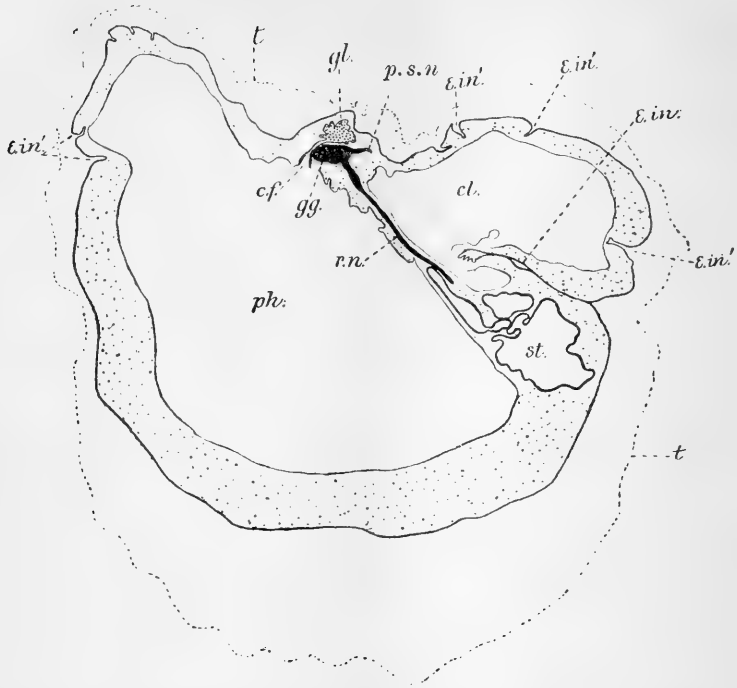


Fig. K. A sagittal section through the body of a young *Molgula manhattensis*. The upper part of the hody was slightly distorted so that the siphons do not show in this section. *c.f* ciliated funnel, *cl* cloaca, *e. in* larger ectodermal invagination, *e. in'* smaller ectodermal invagination, *gg* ganglion, *gl* neural gland, *ph* pharynx, *p. s. n* posterior siphonal nerve, *r. n* rapheal nerve, *st* stomach, *t* outer contour of test.

cloaca. On each side the invagination is not so great, and here the folds serve to support the oviducts, (as shown in Fig. 66, Plate 38). In all of these invaginations there is found some of the test between the two layers of infolded ectoderm. This is somewhat more dense and tough than the ordinary test of the outer surface and doubtless gives a certain degree of firmness to the folds.

In this species of *Molgula*, in addition to the ectodermal invaginations just described, there are certain tubular evaginations of the ectoderm, which are of slightly greater interest. These are found mostly over the upper surface of the body, near the siphons and the ganglion. The ordinary ectodermal epithelium is composed of flattened cells, but the epithelium of the tubular evaginations is columnar. In certain places we find patches of similar thickened epithelium which have not been evaginated into tubes.

These tubular processes are interesting in connection with the root-like processes from the ectoderm seen in those Molgulas which have no tadpole, but have an abbreviated development. Two years ago in Casco Bay, Maine, I obtained material for the study of the development of a small *Molgula*, apparently *M. pellucida*, in which there is no free swimming tadpole. Comparison of the root-like processes in the embryos of this species with the tubular evaginations of the ectoderm of *Molgula manhattensis* indicates that they are probably the same thing. *Molgula manhattensis* has a well developed tadpole in which, at the time of metamorphosis, from five to ten tubular ectodermal processes develop similar to those which develop at a little earlier stage, in those species with abbreviated development. KINGSLEY says[1]: "The processes which grow out from the body are generally considered as the means by which the embryo attaches itself, but in *Molgula manhattensis* this is certainly not the case. At no time can these processes be seen to pass through either of the envelopes of the body, and consequently they cannot serve as the points of attachment. They seem to me to be merely the remnants of the organs which in some ancestor were possibly for fixing the young Tunicates in a manner analogous to that presented by the antennae and cement glands of the cirripedia, but which have lost this capacity, and which have not entirely disappeared through disuse. After becoming attached the processes grow larger and longer and then are finally absorbed." I have not traced their development and have no evidence that any of the tubular processes in the adult are genetically connected with those of the metamorphosing larvae, but their general appearance and histological condition would indicate that they are organs of a similar nature. It seems probable, therefore, that any explanation of these structures based only on their relation to the needs of the period of development must be inadequate, since the adult finds use for similar organs.

Section VIII[2].

Bostrichobranchus molguloides n. sp.

In soft muddy bottom in Buzzards Bay, near Wood's Holl, Mass., VINAL N. EDWARDS, the collector for the United States Fish Commis-

1) KINGSLEY, 1883, p. 446 and 447.

2) It is only since this paper has been in press that I have had access to TRAUSTEDT's original description of *B. manhattensis*. I thought at first my specimens represented a new genus and so named them

sion Station at Wood's Holl, found a number of Ascidians which have proved of considerable interest, and which, I believe, have helped me to clear up a confusion that has existed as to several American forms. In 1843 DE KAY found in New York Harbor an Ascidian which he named *Ascidia manhattensis.* VERRILL redescribed this form in 1871 naming it *Molgula manhattensis*, by which name it is still known to American students. It is probably the best known of our American Ascidians. It is clearly a *Molgula* and is apparently nearly related to *M. impura* of northwestern Europe.

TELLKAMPF in 1872 rediscribes the species (probably he had not seen VERRILL's paper) and criticises DE KAY's description in a number of points especially stating that "the branchial sac is not plicated". In every respect except the non-plication of the branchial sac TELLKAMPF's description would apply to *Molgula manhattensis.* Of the habitat of his form TELLKAMPF says: "I have found it on the north, south, and east shores of Manhattan Island particularly in places protected against the current of the water, attached to brams, boards, or rocks in Sandy Hook Bay, and in the Navesink River to about five feet below the surface of the water." As no other Ascidian of at all this character is now known to occur in such situations either in New York Harbor or on the New England or New Jersey coast, one can not doubt that TELLKAMPF was studying the same species DE KAY had first described. If this is true then TELLKAMPF was mistaken as to the alleged non-plication of the branchial sac, for the branchial sac of *Molgula manhattensis* (DE KYA's and VERRILL's form) is plicated.

TRAUSTEDT [1]) describes a form "from the eastern coast of North-America, Cap Cod", which is very distinct from *Molgula manhattensis* and whose branchial sac is non-plicated. This he names *Bostrichobranchus manhattensis* (DE KAY). It clearly is not DE KAY's form which VERRILL has redescribed as *Molgula manhattensis.* It is a new form whose species name as well as genus name should be ascribed to TRAUSTEDT and not to DE KAY.

Herdmania bostrichobranchus. More careful study has shown that they are probably to be regarded as belonging to a new species of the genus *Bostrichobranchus* and I have therefore rewritten this section. It is however to late to change the references to this species in the earlier pages of this paper and use the proper name. I hope this discrepancy will not lead to confusion.

1) TRAUSTEDT, 1882.

The Wood's Holl specimens which I have, I at first thought belonged to a new genus, but more careful study of TRAUSTEDT's description of *Bostrichobranchus manhattensis* convinces me that my specimens should be classed as a new species of the same genus and I therefore name them *B. molguloides* from their general superficial resemblance to the Molgulas. I give a translation of TRAUSTEDT's description *B. manhattensis* and a description of the Wood's Holl species *B. molguloides.*

"*Bostrichobranchus* (TRAUSTEDT) because of 1) the branchial sac's lack of real folds, 2) the presence of the genital organs on only one side, and 3) the said organs being located within the intestinal loop, is closely connected with the genus *Eugyra* ALDER and HANCOCK. The exceedingly peculiar coiled or cork-screw-like shape of the numerous infundibula in the meshes of the branchialsac — I believe — will explain the justification of a separation from *Eugyra.*"

"*Bostrichobranchus manhattensis* (DE KAY)". "The body is more or less globular in form, somewhat compressed, 18 mm long, 19 mm high, 8—9 mm thick."

"The mantle is quite thick and tough; the surface is wrinkled, most frequently covered with sand, fragments of zostera, small gastropods, and the like. The color of the specimens in alcohol is a light olive green."

„The muscles of the body have a peculiarly characteristic distribution, because the strongly developed muscles around the apertures extend both in front and behind on the animal, on each side of the midline where the muscles are lacking, in a row of transverse fibres; these two rows reach around the ventral surface, so that a large round region on each of the sides of the animal, as well as the intermediate space between the two rows of muscle fibres in front, behind and below, are completely destitute of muscles."

"The mouth aperture and cloacal aperture are upon siphons of medium length situated close to each other."

"The tentacles, 10—12 in number, 6 of which are very long."

"The ciliary organ quite large, shaped like a horse-shoe; the opening between the two incurved horns turns to the left and somewhat forward. The ganglion is rather long and is situated somewhat behind the ciliary organ."

"The branchial sac has on each side 7 very strong longitudinal bars. The compartments are elongated, rectangular, and provided with a multitude of spindle-shaped projections which extend into the

branchial chamber. These projections are surrounded at their basis by irregularly shaped gill-clefts arranged in a spiral manner which, by extending on to the projections, impart to these a peculiar cork-screw like appearance."

"The dorsal lamina is very thick and has a smooth edge."

"The intestinal canal forms a long loop on the left side of the animal; the oesophagus is long and narrow, stomach small and elongated, the intestine spacious, and the anus attached and with a sharp, smooth edge."

"The genital organs are the same as those of *Eugyra*, only they are developed on the left side lying within the loop of the intestine."

"Habitat. Atlantic Ocean, Eastern coast of North-America; Cape Cod."

Bostrichobranchus molguloides n. sp.

Body not attached, globular, 3 cm in diameter.

Test thin and would be transparent, were it not for the cottony fibres that project in abundance over the surface of the whole body, except the siphons and a small area between and around them. Here the outer surface of the test is smooth.

The siphons, which are very near together in the center of the upper surface, were contracted in all specimens studied, but from their appearance one would judge that when fully expanded they would be from $^1/_2$ to 1 cm in length. The branchial aperture is six-lobed, the atrial aperture four-lobed.

The branchial sac is not folded, but the blood vessels running out from the great median vessel in front of the visceral mass form six prominent narrow ridges on each side. These blood vessels are bound to the wall of the branchial sac by thin mesenteries in which are no traces of stigmata. This is very different from the folding of the whole wall of the branchial sac as seen in *Molgula manhattensis.* Transverse vessels arranged in five quite regular lines connect these vessels on each side. The internal bars which carry the great blood vessels are not papillated.

The stigmata are arranged in small spirals, the apices of the spires being drawn out into the branchial sac, forming small papillae (inverted funnels) over the whole inner surface of the pharynx, between the bars. No stigmata are present except upon the papillae.

The tentacles are compound and very much branched forming a

fluffy mass around the base of the branchial siphon, as in *Molgula manhattensis.*

There are no languets upon the dorsal lamina.

The body wall is very thin and delicate with its muscles weakly developed.

There is a single, large, hermaphrodite gonad attached to the mantle, on the left side, within the curve of the large, thin-walled intestine.

The oesophageal aperture leads into a large stomach whose inner wall is much plicated longitudinally. The large, thin-walled intestine lies in a single loop on the left side, attached to the mantle and enclosing the gonad.

The ganglion (brain) is nearly globular and lies just above the upper end of the dorsal raphe (cf. Plate 36, Fig. 36).

The neural gland is ventral to the ganglion, lying in the enlarged upper end of the dorsal raphe (cf. Plate 36, Fig. 36). It is of large size, about eight times as large as the brain.

Collected by Vinal N. Edwards, from soft mud, at a depth of 9 fathoms, in Buzzards Bay, near Wood's Holl, Mass.

Section IX.

Brief Mention of certain Points of minor Interest.

1) Cell Size and Body Size in the Ascidians.

Conklin has called attention to a remarkable agreement in the size of the cells of the body in the large and in the small varieties of *Crepidula plana*, the different size of the two forms being due to a difference in the number of the cells in the body, while corresponding cells have the same size in the two varieties [1]). Any one who has occasion to study sections of a number of species of Ascidians cannot fail to be impressed with the fact that in the smaller species the cells seem disproportionately large; any organ, the ganglion for example containing a much smaller number of cells than are present in the same organ of a larger species, while the size of the cells in the two species is much less different than is their number. I have measured especially the nuclei of the smaller cells in the brain and the cells in the neural gland of a number of species. The size of the nuclei in the smaller ganglion cells is very nearly

1) Conklin, 1896.

proportional to the size of the cells themselves, therefore the measurements of the nuclei give a fair criterion for comparison.

The larger and smaller species of a genus usually have cells of approximately the same size, and the same thing holds true, with few exceptions, even if we compare representatives of different genera or different families.

Measurements of cells and comparisons were made for the following species:

Bostrichobranchus molguloides (30 mm × 25 mm × 22 mm)[1].
Molgula manhattensis (20 mm × 15 mm × 14 mm),
M. arenosa (?) (11 mm × 16 mm × 12 mm),
Cynthia papillosa (64 mm × 32 mm × 35 mm),
C. pyriformis (60 mm × 27 mm × 24 mm),
C. carnea (4 mm × 7 mm × 6 mm),
Styela gyrosa (45 mm × 32 mm × 24 mm),
S. aggregata var. americana (?) (20 mm × 14 mm × 13 mm),
Polycarpa varians (56 mm × 28 mm × 23 mm),
P. glomerata (7,5 mm × 4 mm × 3,75 mm),
Phallusia mammillata (85 mm × 48 mm × 43 mm),
Rhopalaea neapolitana (50 mm × 24 mm × 20 mm),
Clavelina rissoana (27 mm × 7 mm × 5,5 mm),
Ecteinascidia turbinata (19 mm × 8 mm × 6,5 mm).

In all these forms the cells measured are nearly of the same size, except in the two Molgulas and the two large Cynthias (*C. papillosa* and *C. pyriformis*) in which the cells are somewhat smaller than in the other forms measured, and in *Rhopalaea neapolitana* in which the cells are nearly one half larger.

Reference to the figures on Plates 34 to 38 shows the same relations graphically. Of course, the various degrees of magnification of the different figures should be taken into account.

2) The Lens of the Eye in the Tadpole of *Ecteinascidia turbinata* Herdman.

The lens of the eye in the tadpoles of most Ascidians is formed by the metamorphosis of a single cell which migrates from among those of the epithelial cells of the sensory vesicle which are destined to form the rod-cells of the eye. It may be of some interest to re-

---

1) These measurements are the dimensions of the body height length (antero-posterior) and breadth.

cord that in a number of instances I have found tadpoles of *Ecteinascidia turbinata*, in which the lens of the eye is composed of two or three cells instead of one. Usually, of course, the lens is unicellular. In those cases where two or three cells enter into its formation, they are so pressed together as to form a single globular body. (Cf. Plate 38, Fig. 65 a section of a tadpole of this species, in which the lens of the eye is seen to be composed of two cells, as indicated by the line running vertically through the globular lens.) When the lens is composed of two or three cells, the contiguous surfaces of these cells are flattened, while their outer surfaces are rounded.

3) Abreviated Development in *Molgula pellucida* VERRILL (?).

In Casco Bay, Maine, attached to the "roots" of the kelp and to the rocks or shells upon which the kelp grows, one finds many small translucent Molgulas which seem to be *M. pellucida*. If these are removed and are torn open in a watch glass one finds that they contain embryos in different stages of development. The older of these embryos show root-like processes like those which were described by KUPFFER for the embryos of *Molgula macrosiphonica*[1]), and by LACAZE-DUTHIERS[2]) for the embryos of an undetermined species. I hope later to describe somewhat the abbreviated development in this form. I wish here merely to call attention to the fact that we have on the American coast a species of *Molgula* with no tadpole stage in its development, but, instead, an embryo with peculiar root-like ectodermal processes which developes directly into the Ascidian without any free swimming period.

KINGSLEY has already shown that *Molgula manhattensis* has a well developed tadpole in which similar root-like processes occur. A comparison of the development of these two species should be of interest.

4) The Formation of the Periganglionic Membrane in *Cyclosalpa*.

In embryos and buds of *Cyclosalpa pinnata* the periganglionic membrane and the membrane which separates the optic chamber from the periganglionic blood sinus are formed by the apposition of certain connective tissue cells which become very greatly flattened.

---

1) KUPFFER, 1872.
2) LACAZE-DUTHIERS, 1874.

At first they are branched, forming a network, but as the flattening proceeds, the interspaces of the network become smaller, until they are mostly obliterated. In older individuals the nuclei of the cells cannot be found, nor are there any swellings upon the membranes to mark the points where they formerly lay.

The periganglionic membrane is always more or less interrupted. The membrane between the optic chamber and the periganglionic blood sinus is a continuous sheet, except at the point where the large perforation allows the blood in the two spaces to mingle.

The Biological Laboratory
of the Woman's College of Baltimore, Sept. 20, 1899.

In the earlier pages of this paper frequent reference is made to the Ascidian *Herdmania bostrichobranchus.* This is a misnomor. For *Herdmania bostrichobranchus* read everywhere *Bostrichobranchus molguloides.* (For explanation of this error see the footnote 2) on page 583 and 584.)

Literature.

Brooks, W. K., 1893, The genus Salpa, in: Mem. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., V. 2, pp. 1—303.

Conklin, E. G., 1896, Cell size and body size, Abs., in: Science, Jan. 1896.

Chun, Carl, 1887, Die pelagische Thierwelt, in: Biblioth. zool., Heft 1, 1887.

De Kay, 1843, Report of the natural history of New York, Mollusca, p. 259.

von Drasche, R., 1884, Ueber einige Molguliden der Adria, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, V. 34, p. 159.

Fol, H., 1872, Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine, in: Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, V. 21.

— 1874, Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten, in: Morph. Jahrb., V. 1, p. 223.

Göppert, E., 1893, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen, in: Morph. Jahrb., V. 19, Heft 3.

Grobben, K., 1882, Doliolum und sein Generationswechsel, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 4, Heft 2, p. 201.

Haller, B., 1896, Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane, in: Morph. Jahrb., V. 25, Heft 2.

Hamaker, J. I., 1898, The nervous system of Nereis virens Sars, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 32, No. 6.

Hancock, A., 1868, On the anatomy and physiology of the Tunicata, in: Journ. Linn. Soc. London (Zool.), V. 9, p. 309.

Heider, K., 1895, Beiträge zur Embryologie von Salpa fusiformis Cuv., in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, V. 18, pp. 367—455.

Herdman, W. A., 1882, Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873 to 1876, Part I, Ascidiae simplices.

— 1883, The Hypophysis cerebri in Tunicata and Vertebrata, in: Nature, V. 28, p. 284.

— 1886, Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873 to 1876. Part II, Ascidiae compositae.

— 1888, Idem, Part III, The Ascidiae salpiformes; the Thaliacea; the Larvacea.

— 1891, A revised classification of the Tunicata, etc., in: Journ. Linn. Soc. London, V. 23.

Hunter, G. W., 1898 [1], Notes on the finer structure of the nervous system of Cynthia partita Verrill, in: Zool. Bull., V. 2, No. 3.

— 1898 [2], Notes on the peripheral nervous system of Molgula manhattensis, in: Journ. comp. Neurol., V. 8, No. 3.

JULIN, CH., 1881, Recherches sur l'organisation des Ascidies simples — Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent, in: Arch. Biol., V. 2.

— 1892, Les Ascidiens des côtes du Boulonnais. I. Recherches sur l'anatomie et l'embryologie de Styelopsis grossularia, in: Bull. sc. France Belg., V. 24, p. 208.

KINGSLEY, J. S., 1883, Some points in the development of Molgula manhattensis, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., V. 21.

KOROTNEFF, 1893, Tunicatenstudien, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 11, p. 335—367.

— 1895, Embryologie der Salpa democratica (mucronata), in: Z. wiss. Zool., V. 59, p. 29.

— 1896, Zur Embryologie von Salpa runcinata-fusiformis, ibid. V. 62, p. 395—414.

— 1897, Zur Embryologie von Salpa cordiformis-zonaria und musculosa-punctata, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12, p. 331—352.

KUPFFER, C., 1872, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 8.

DE LACAZE-DUTHIERS, H., 1874, Les Ascidies simples des côtes de France, in: Arch. Zool. expér., V. 3, p. 119, 257 et 531.

LEFÈVRE, GEO., 1898, Budding in Perophora, in: Journ. Morph., V. 14, No. 3.

MAURICE, 1888, Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum n. sp.), in: Arch. Biol., V. 8, Fasc. 2.

METCALF, M. M., 1892, The anatomy and development of the eyes and sub-neural gland in Salpa. A preliminary note, in: Johns Hopkins Univ. Circulars, V. 11, No. 97.

— 1893 [1], On the eyes sub-neural gland and central nervous system in Salpa, in: Zool. Anz., No. 409.

— 1893 [2], Notes upon an apparently new species of Octacnemus etc., in: Johns Hopkins Univ. Circ., No. 106, June 1893.

— 1893 [3], The eyes and sub-neural gland of Salpa, in: Mem. biol. Lab. Johns Hopkins Univ., V. 2, Part 4.

— 1895 [1], Notes on Tunicate morphology. I. The "sub-neural" gland in Ascidians, in: Anat. Anz., V. 11, No. 9.

— 1895 [2], Notes on Tunicate morphology, ibid. No. 11.

II. On the presence of pharyngeal and cloacal glands in Cynthia (Halocynthia) partita STIMPSON.

III. On certain points in the anatomy of the nervous system of Boltenia bolteni L.

IV. Upon the nervous nature of certain lateral outgrowths from the ganglion in Salpa cordiformis, chain form; and upon the smaller eyes in the Salpidae (well developed optic organs with no pigment).

V. On the precocious development of the testes and the absence of eleoblast in young chain individuals of Salpa cylindrica.

— 1897 [1], The follicle cells in Salpa, in: Zool. Anz., No. 534.

— 1897 [2], The neural gland in Ascidia atra, in: Zool. Bull., V. 1, No. 3.

Metcalf, M. M., 1898, The neural gland in Cynthia papillosa, in: Anat. Anz., V. 14, No. 17 and 18.

Moseley, H. N., 1876, On two new forms of deep sea Ascidians, obtained during the voyage of H. M. S. "Challenger", in: Trans. Linn. Soc. London (Zool.), ser. 2, V 1, p. 287.

Nassonoff, N. W., 1876, On the anatomy of Ascidians, Molgula and Circinalium. (Russian.)

Parker and Haswell, 1897, A text book of zoology, London.

Pizon, Antoine, 1898, Nouvelles observations biologiques sur la vie coloniale des Tuniciers fixes (Botrylles et Botrylloides), in: C.R. Acad. Sc. Paris, V. 127, pp. 127—130.

Rohde, E., 1898, Die Ganglienzelle, in: Z. wiss. Zool., V. 64, Heft 4.

Roule, L., 1886, Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence, in: Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, Zool., V. 2, 1884—85. (Date of publication 1886.)

Salensky, W., 1882, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 4, pp. 90 to 171 and 327 to 402.

Stimson, W., 1852, New Ascidians from the coast of the United States, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., V. 4, p. 228.

Tellkampf, T., 1871, Notes on the Ascidia manhattensis, in: Ann. Lyc. nat. Hist. New York, V. 10.

Todaro, Fr., 1880, Sui primi fenomeni dello sviluppo delle Salpe, in: Atti R. Accad. Lincei, Trans. V. 4, p. 86.

— 1882, Sur les premières phénomènes du développement des Salpes, in: Arch. Ital. Biol., V. 2, p. 1.

Traustedt, M. P. A., 1882, Vestindiske Ascidiae simplices, 2. Afd., Molgulidae og Cynthiidae, in: Vidensk. Meddel. naturh. Foren. Kjøbenhavn.

Uljanin, B., 1884, Die Arten der Gattung Doliolum im Golf von Neapel, etc., Eine Monographie, Leipzig 1884, in: Fauna Flora Neapel.

Ussow, M., 1876, A contribution to the knowledge of the organization of the Tunicata, in: Proc. Imp. Soc. nat. Hist. Moscow, V. 18. (Russian.)

Willey, A., 1893, Studies on the Protochordata, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Sept. 1893.

II. The development of the neuro-hypophysial system in Ciona intestinalis and Clavellina lepadiformis, with an account of the origin of the sense organs in Ascidia mentula.

III. On the position of the mouth in the larvae of the Ascidians and Amphioxus, and its relation to the neuroporus.

Explanation of the Plates.

Plate 34.

Reference letters.

c.f ciliated funnel (dorsal tubercle)
cg coagulum
cl.ep cloacal epithelium
d duct of neural gland
d.r dorsal raphe
ep epidermis
g.c ganglionic cord
gg ganglion (brain)
gl neural gland
n nerve
nc nucleus
ph.b pharyngeal band
ph.ep pharyngeal epithelium
p.s.n posterior siphonal nerve
r.b.s rapheal blood sinus
r.d rapheal duct
r.n rapheal nerve
vc vacuole

Fig. 1. Dorsal view of the ganglion, neural gland and ciliated funnel of *Ciona intestinalis* L. × 10 diameters.

Fig. 2. A ventral view of the ciliated funnel (dorsal tubercle) of *Ciona intestinalis* L. × about 15 diameters.

Fig. 3. Parasagittal section through the ganglion, neural gland and rapheal organs of *Ciona intestinalis.* The section is taken a little to the right of the median plane. The figure is a composite drawing made from four consecutive sections. × 41 diameters.

Fig. 4. The intersiphonal organs of *Ascidia mentula* O. F. M., viewed from the right side. The drawing is a reconstruction from serial cross and longitudinal sections.

Fig. 5. The ganglion, gland and rapheal organs of *Phallusia mammillata* Cuv., viewed from the right side. The drawing is a reconstruction from serial longitudinal sections.

Fig. 6. A dorsal view of the intersiphonal organs of *Rhopalaea neapolitana* Phil. × 6 diameters.

Fig. 7. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Rhopalaea neapolitana* Phil. × 41 diameters.

Fig. 8. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Clavelina rissoana* M. Edw. The figure is a composite drawing made from two consecutive sections. × 100 diameters.

Fig. 9. A cross section through the ganglion and neural gland of *Clavelina rissoana* M. Edw. × 117 diameters.

Fig. 10. A cross section through the posterior part of the ganglion and through the duct of the neural gland of *Clavelina rissoana* M. Edw. × 600 diameters.

Fig. 11. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Diazona violacea* Sav. × 100 diameters.

Fig. 12. One of the cells of the neural gland of *Ecteinascidia turbinata* Herdm. × 1200 diameters.

Fig. 13. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Perophora viridis* Verrill. × 360 diameters.

Plate 35.

Reference letters.

a.s.n anterior siphonal nerve
b.s blood sinus
c.f ciliated funnel (dorsal tubercle)
d duct of neural gland
d.r dorsal raphe
ep epidermis
f region where the ganglion and neural gland are fused together
gg ganglion (brain)
gl neural gland
n nerve
ph.ep pharyngeal epithelium
p.s.n posterior siphonal nerve
r.d rapheal duct
r.n rapheal nerve
s in Fig 16 dorsal surface of the neural gland
t in Fig. 16 ventral surface of the neural gland
v in Fig. 18 a portion of the partition between pharynx and cloaca
x in Fig. 15 the point at which the neural gland and rapheal duct unite
z in Fig. 21 the epithelium of the duct of the neural gland

Fig. 14. A ventral view of the ganglion and ciliated funnel of *Cynthia papillosa* L. × 6 diameters.

Fig. 15. A nearly sagittal section through the intersiphonal organs of *Cynthia papillosa* L. At the anterior end of the ganglion the section passes to the right of the median plane. × about 30 diameters.

Fig. 16. A small portion of the epineural gland of *Cynthia papillosa* L., in sagittal section. × 500 diameters.

Fig. 17. A parasagittal section through the intersiphonal organs of *Cynthia carnea* Verrill. The section passes to the right of the median plane. × about 150 diameters.

Fig. 18. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Cynthia carnea* Verrill. × about 150 diameters.

Fig. 19. A dorsal view of the intersiphonal organs in *Boltenia reniformis* MacL. The outline of the aperture of the funnel is indicated in this figure. In reality this could be seen by reflected light only in ventral view. × 12 diameters.

Fig. 20. A cross section through the ganglion and neural gland and adjacent parts in *Boltenia reniformis* MacL. × 91 diameters.

Fig. 21. A section through the duct of the neural gland in *Boltenia reniformis* MacL. at the point where it receives the fibres of the nerve which innervates it. This figure is an enlargement of a portion of Text Fig. F on p. 515. × 990 diameters.

Figs. 22 and 23. Three ganglion cells from the nerve which innervates the ciliated funnel in *Boltenia reniformis* MacL. × 990 diameters.

Plate 36.

Reference letters.

a.s.n anterior siphonal nerve
c.f ciliated funnel
cl.ep cloacal epithelium
d duct of neural gland
d.r dorsal raphe
ep epidermis
f region where the ganglion and neural gland are fused together
gg ganglion (brain)
gg' in Fig. 36 rapheal ganglion, a ganglionic swelling upon the rapheal nerve
gl neural gland
l in Fig. 37 lumen of the neural gland
m muscle
n nerve
ph.b peripharyngeal band
ph.ep pharyngeal epithelium
p.s.n posterior siphonal nerve
r.b.s rapheal blood sinus
r.d rapheal duct
r.n rapheal nerve
x in Fig. 36 nerve from ganglion to ciliated funnel: the same as *n* in Fig. 37
y in Fig. 37 point where section is slightly torn

Fig. 24. A ventral view of the intersiphonal organs of *Styela plicata* Les. × 10 diameters.

Fig. 25. A parasagittal section of the intersiphonal organs of *Styela plicata* Les., a little to the right of the median plane. The section is slightly oblique the anterior end being a little further removed than the posterior from the median plane. × 117 diameters.

Fig. 26. A dorsal view of the intersiphonal organs of *Polycarpa glomerata* Ald. The dorsal branches of the neural gland, four in number, have been cut away.

Fig. 27. The posterior end of the ganglion and the rapheal duct of *Polycarpa glomerata* Ald., viewed from the right side. In this individual the rapheal duct extended further down than in any of the seven other specimens examined.

Fig. 28. A diagrammatic sagittal section through the intersiphonal organs of *Polycarpa glomerata* Ald. By combining parts of five sections I have drawn what would be an accurate sagittal section of an individual in which the lateral curvature of the ciliated funnel had been straightened out. × 117 diameters.

Fig. 29. A ventral view of the intersiphonal organs in *Molgula manhattensis* Verrill. × about 35 diameters.

Fig. 30. A sagittal section through one of the ganglionic swellings upon the rapheal nerve of *Molgula manhattensis* Verrill. × 425 diameters.

Fig. 31. A ventral view of the intersiphonal organs of *Molgula arenosa* (?). × 41 diameters.

Fig. 32. A parasagittal section through the intersiphonal organs of *Molgula arenosa* (?), considerably to the right of the median plane. × 55 diameters.

Fig. 33. An oblique longitudinal section through the intersiphonal organs of *Eugyra pilularis* Verrill. The plane of this section is indicated in Fig. 34 by the line which passes through the ganglion and

neural gland. The drawing is a reconstruction from serial longitudinal sections in the vertical plane compared with serial cross sections. × 515 diameters.

Fig. 34. A cross section through the ganglion and neural gland of *Eugyra pilularis* Verrill. The line through the ganglion and gland indicates the plane of the oblique longitudinal section shown in Fig. 33. × 603 diameters.

Fig. 35. A cross section through the ciliated funnel of *Eugyra pilularis* Verrill, designed especially to show the darkly staining gland cells among the epithelial cells of its flaring lips. × 603 diameters.

Fig. 36. A parasagittal section through the intersiphonal organs of *Bostrichobranchus molguloides n. sp.*, a little to the right of the median plane. × 25 diameters.

Fig. 37. An enlarged drawing of that portion of the last figure near the point marked *x*. × 125 diameters.

Plate 37.

Reference letters.

a.s.n anterior siphonal nerve
b.s in Fig. 42 blood sinus
c.f ciliated funnel
cg in Fig. 49 coagulum
cl in Fig. 40 cloaca
cl.a in Fig. 40 cloacal aperture
cl.ep cloacal epithelium
d duct of neural gland
d.r dorsal raphe
ep epidermis
f region where the ganglion and neural gland are fused together
gg ganglion (brain)
gl neural gland
gl' the anterior chamber of the neural gland
gl'' the posterior part of the neural gland. It is with this part of the gland that the ganglion is fused
mo mouth (aperture of branchial siphon)
nc nucleus
ph.b in Fig. 44 peripharyngeal band
ph.ep pharyngeal epithelium
p.nc in Figs. 44 and 48 paranuclear body
p.s.n posterior siphonal nerve
r.d in Fig. 47 rapheal duct
r.n rapheal nerve
st in Fig. 43 line of demarkation between the thickened epithelium of the stomodaeal invagination and the delicate epithelium of the tentacles
t in Fig. 43 outer surface of the test
vc in Fig. 49 vacuole
x in Fig. 42 blood sinus full of granular cells which may be phosphorescent.
y in Fig. 47 the rod of cells in the raphe, an outgrowth from a common mass of cells formed by the fusion of the ganglion with the end of the rudimentary rapheal duct

Fig. 38. A dorsal view of the intersiphonal organs of *Botryllus gouldi* Verrill. A reconstruction from serial sections.

Fig. 39. The intersiphonal organs of *Botryllus gouldi* VERRILL, seen from the right side. A reconstruction from serial sections.

Fig. 40. A sagittal section through the intersiphonal organs of a young *Botryllus gouldi* VERRILL, derived from a bud. × 500 diameters.

Fig. 41. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Botrylloides gascoi* DELLA VALLE. × 262 diameters.

Fig. 42. A ventral view of the organs near the upper end of the pharynx in *Polycyclus renieri* LAMK. × 25 diameters.

Fig. 43. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Polycyclus renieri* LAMK. × 225 diameters.

Fig. 44. One cell from the posterior portion of the neural gland of *Polycyclus renieri* LAMK., near the point of fusion of gland and ganglion. × 1110 diameters.

Fig. 45. A sagittal section through the intersiphonal organs of a young individual of *Distaplia magnilarva* DELLA VALLE, derived from a bud. × 365 diameters.

Fig. 46. A sagittal section through the ganglion and neural gland of an adult *Distaplia magnilarva* DELLA VALLE. × 100 diameters.

Fig. 47. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Amaroecium constellatum* VERRILL. The section was so thick that certain organs are seen, though not really in the median plane, e. g. the posterior siphonal nerve. × 365 diameters.

Fig. 48. A single cell from the posterior part of the neural gland of *Fragaroides aurantiacum* MAURICE, near the point of fusion of ganglion and gland. × 1110 diameters.

Fig. 49. A single cell from the posterior part of the neural gland of *Circinalium concrescens* GIARD, near the point of union of ganglion and gland. × 1110 diameters.

Fig. 50. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Leptoclinum albidum* VERRILL. × 525 diameters.

Fig. 51. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Diplosona listerianum* DELLA VALLE. × 525 diameters.

Plate 38.

Reference letters.

a aperture of the duct of the neural gland
a.s.n anterior siphonal nerve
cd.n in Fig. 65 caudal portion of the central nervous system
c.f ciliated funnel
cl cloaca
cl.a cloacal aperture
d duct of neural gland
e eye
e.in in Fig. 66 ectodermal involution
en in Fig. 61 endostyle
ep epidermis
gg ganglion (brain)
gl neural gland
in in Fig. 65 intestine
l in Fig. 52 languet upon the dorsal lamina
lu in Fig. 64 lumen of the ovarian sac
mo in Fig. 61 mouth
od in Fig. 66 oviduct
od.a in Fig. 66 aperture of oviduct
ot in Fig. 65 otolith

ov ovum
ovy in Fig. 66 ovary
ph. b in Fig. 52 peripharyngeal band
ph. ep pharyngeal epithelium
r in Fig. 61 dorsal raphe
r. d rapheal duct
r. n rapheal nerve
st in Fig. 61 stolon
t testis
tc in Fig. 66 outer contour of tunic
t.n in Fig. 65 trunk portion of central nervous system
v. d vas deferens
v. m in Fig. 61 visceral mass
x in Fig. 54 nerve fibres running from the ganglion to the ciliated funnel and the duct of the neural gland
y in Fig. 65 rapheal portion of the central nervous system
z in Fig. 55 ventro-lateral process from the gland

Fig. 52. A ventral view of the intersiphonal organs of *Pyrosoma giganteum.* × 40 diameters.

Fig. 53. The brain and neural gland of *Pyrosoma giganteum*, as seen from the left side. × 55 diameterts.

Fig. 54. A sagittal section through the intersiphonal organs of *Pyrosoma giganteum.* × 500 diameters.

Fig. 55. The intersiphonal organs of the sexual form of *Doliolum mülleri* as seen from the right side. (After Uljanin, reference letters my own.)

Fig. 56. The intersiphonal organs of the larva of *Doliolum mülleri*, as seen from the left side. (After Uljanin, reference letters my own.) × 480 diameters.

Fig. 57. The intersiphonal organs of the Phorozoid (second nurse) of *Doliolum affine.*

Fig. 58. A ventral view of the intersiphonal organs of the chain form of *Salpa runcinata-fusiformis.* × 40 diameters.

Fig. 59. An oblique section, nearly sagittal, through the intersiphonal organs of *Iasis hexagona.* × 55 diameters.

Fig. 60. An oblique section, nearly sagittal, through the intersiphonal organs of *Iasis costata-tilesii.* × 98 diameters.

Fig. 61. One individual from a young chain of *Salpa cylindrica*, as seen from the left side. Actual length about $1^1/_4$ mm.

Fig. 62. A section through a young ovarian ovum of a rat, showing the ovum and its follicle and, within the ovum, five (perhaps six) nuclei of follicle cells which have been ingested by the ovum. × 650 diameters.

Fig. 63. A section through one ovum and one testicular follicle of a perfect zooid of *Leptoclinum albidum.* × 650 diameters.

Fig. 64. A section through the ovary of a zooid of *Leptoclinum albidum*, the upper part of whose body has been lost by degeneration. × 360 diameters.

Fig. 65. A parasagittal section, very near to the median line, through the dorsal portion of a tadpole of *Ecteinascidia turbinata.*

Fig. 66. A horizontal section through the right side of the body of *Molgula manhattensis*, showing the ovary and the testis and the great involution of the epidermis, which serves in part to support the oviduct. × 57 diameters.

Plate 39.

Reference letters.

b small-celled ventro-lateral ganglion
b' large-celled ventro-lateral ganglion
b.c in Fig. 72 blood corpuscle
b.s blood-sinus
cl.ep cloacal epithelium
d lateral duct of neural gland
d.l dorsal lamina
d.o opening of a lateral duct of the neural gland into the pharynx (or cloaca)
e eye
ep epidermis
gg ganglion (brain)
gl neural gland
i in Fig. 70 intermediate cells of the retina
lu lumen of the central nerve tube
n nerve
o.n in Fig. 79 optic nerve.
p pigment of the eye.
ph.ep pharyngeal epithelium
r.c rod cells of the eye.
z membrane between the optic chamber and the periganglionic blood-sinus.

Figs. 67—69. Serial parasagittal sections through the intersiphonal organs of *Cyclosalpa pinnata*, chain form. Fig. 67 is the more nearly median of the three sections. × 105 diameters.

Fig. 70. A cross section through the intersiphonal organs of a young *Cyclosalpa pinnata*, solitary form. × 105 diameters.

Fig. 71. Part of a cross section through the intersiphonal organs of an adult *Cyclosalpa pinnata*, chain form. × 105 diameters.

Fig. 72. A transverse section through the ganglion of a very young *Cyclosalpa pinnata*, chain form. × 200 diameters.

Fig. 73. Part of a parasagittal section through the ganglion of a young *Cyclosalpa pinnata*, chain form, showing the origin of one of the lateral chambers of the neural gland. × 160 diameters.

Fig. 74. Part of a parasagittal section through the ganglion of a somewhat older chain individual of *Cyclosalpa pinnata*, showing a later stage in the formation of one of the lateral chambers of the neural gland with its duct. × 160 diameters.

Fig. 75. A sagittal section through the ganglion of a young embryo of *Cyclosalpa pinnata*, solitary form. × 176 diameters.

Fig. 76. A sagittal section through the ganglion of an older bud of *Cyclosalpa pinnata*, chain form. × 200 diameters.

Fig. 77. Part of a parasagittal section through the intersiphonal organs of *Cyclosalpa chamissonis*, chain form. × 120 diameters.

Fig. 78. A cross section through the intersiphonal organs of the chain form of *Salpa africana-maxima*. × 180 diameters.

Fig. 79. A cross section through the intersiphonal organs of *Salpa runcinata-fusiformis*, solitary form. × 180 diameters.

Plate 40.

Reference letters.

a anus
ax in Fig. 91 axis cylinder process
c.f ciliated funnel
cl in Fig. 81 cloaca
cl.a cloaca aperture
d.t in Fig. 83 "dorsal tubercle"
en in Fig. 87 endostyle
gg ganglion (brain)
gl neural gland
g.s gill slit
in intestine
m muscle
m.b in Fig. 83 "muscle bundle"
mo in Fig. 81 mouth
n nerve
n.g in Fig. 83 "nerve ganglion"
n.t in Fig. 80 neural tube
oe.a "oesophageal" aperture
ovy in Fig. 87 ovary
ph in Fig. 81 pharynx
ph.ep in Fig. 88: pharyngeal epithelium
r.d in Fig. 86 rapheal duct
r.m in Fig. 84 rapheal muscle
r.n rapheal nerve
s.gl in Fig. 83 "sub-neural gland"
st in Fig. 81 stolon
s.v in Fig. 80 "sensory vesicle"
t in Fig. 87 testis
x point of origin of the axial cord of the stolon.

Fig. 80. The nerve tube, ciliated funnel and neural gland (?) of *Megalocercus abyssorum,* as seen from the right side. The otolith, which lies in the sensory vesicle, is seen through the thin walls of the ciliated funnel. (After Chun.)

Fig. 81. Part of a colony of *Octacnemus patagoniensis*, as seen from the left side. A shows the external appearance of an individual; B and C show sagittal sections, except that the visceral mass in B is shown entire and in C is dissected to show the alimentary tube. The test is not shown in B and C. About natural size.

Fig. 82. A dorsal view of the intersiphonal organs of *Octacnemus bithyus*. (From Herdman, after Moseley, reference letters my own.) "Magnified".

Fig. 83. The intersiphonal organs and adjacent muscles of *Octacnemus bithyus.* Probably intended for a dorsal view. (After Herdman, reference letters Herdman's.) "Magnified (s. l.)".

Fig. 84. A dorsal view of the external aspect of the visceral mass of *Octacnemus patagoniensis*, designed especially to show the peculiar dorsal muscles. About natural size.

Fig. 85. A ventral view of the external aspect of the visceral mass of *Octacnemus patagoniensis*, designed especially to show the gill slits. About natural size.

Fig. 86. A diagrammatic reconstruction of the intersiphonal organs of *Octacnemus patagoniensis*, as seen in dorsal view.

Fig. 87. The visceral mass of *Octacnemus bithyus*, as seen from the left side. (From Herdman, after Moseley, reference letters my own.) "Enlarged".

Fig. 88. A transverse section through the intersiphonal organs of *Octacnemus patagoniensis.* × about 50 diameters.

Fig. 89. Three cells from the ciliated funnel of *Iasis cordiformis-zonaria.* 1) A ciliated cell with its cilium. × about 350 diameters. 2) An elongated, probably sensory, cell from the ciliated part of the epithelium of the funnel. More highly magnified. 3) Two cells, probably sensory, from the non-ciliated epithelium of the funnel. × about 900 diameters.

Fig. 90. Two pigment cells from the eye of *Iasis cordiformis-zonaria.* × about 50 diameters.

Fig. 91. Three cells and a fibre from the ganglion of *Iasis cordiformis-zonaria.* 1) A large cell from the horizontal zone of large cells at the base of the nerves. × about 350 diameters. 2) A small cell from the periphery of the ganglion. × about 350 diameters. 3) A cell from the periphery of the ganglion intermediate in size between 1 and 2. 4) A varicose fibre from the core of the ganglion. Highly magnified.

Beiträge zur Kenntniss der Reparationsprocesse bei Lumbriculus variegatus Gr.

I. Theil.

Von

Dr. **Franz von Wagner,**
a. o. Professor an der Universität Giessen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Giessen.)

Hierzu Tafel 41—44.

Inhalt.

Einleitung.
Allgemein biologische Erfahrungen und Betrachtungen.
1. Allgemeines über das Reparationsvermögen der Lumbrikeln.
2. Selbstzerstückelung oder Monogonie durch Theilung.
3. Ueber die Geschlechtsverhältnisse von Lumbriculus.
Zur Reparation des Vorderendes.
I. Standpunkt und allgemeine Uebersicht.
II. Die Reparationsprocesse.
1. Wundheilung.
2. Die Zellwucherungsvorgänge.
3. Reparation des Nervensystems.
4. Reparation des Ernährungsapparats.
5. Bemerkungen bezüglich der Reparation anderer Organe — Segmentirung.
6. Kopflappenbildung und Egalisirung.
III. Zusammenfassung der Ergebnisse.
Literaturverzeichniss.
Tafelerklärung.

Einleitung.

Regenerative Processe können im Thierreich bekanntlich in zweifachem Zusammenhang auftreten: entweder handelt es sich um Bildungsvorgänge, welche im Gefolge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung vor sich gehen, oder um solche, die durch, sei es

auf natürlichem Wege, sei es durch künstliche Eingriffe (Amputationen), erlittene Verluste bedingt sind. Es empfiehlt sich zunächst schon aus Zweckmässigkeitsgründen, diese beiden Reihen von Regenerationsvorgängen durch zwei verschiedene Ausdrücke von einander zu unterscheiden, ein Verfahren, das vielleicht auch in sachlicher Hinsicht nicht ganz unangebracht erscheinen dürfte, weil es keineswegs von vorn herein eine ausgemachte Sache sein muss, dass beide Arten von Neubildungen schlechtweg gleiche Processe darstellen. Ich werde daher in der Folge für die mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung oder Monogonie (Haeckel) verknüpften Bildungsvorgänge die bisher gebräuchlichen Worte „Regeneration" und „regenerativ" beibehalten, alle andern ausserhalb solchen Zusammenhangs sich vollziehenden Neubildungen aber mit den Ausdrücken „Reparation" und „reparativ" bezeichnen und so schärfer von jenen sondern; für *Lumbriculus* allerdings hat diese Unterscheidung geringere Bedeutung, da bei diesen Thieren reparative und regenerative Processe wenigstens im freien Naturleben in der Regel nicht aus einander gehalten werden können. Dies ist aber nur ein Ausnahmefall, überall sonst dürfte die getroffene Unterscheidung sich als nützlich erweisen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich im Sinne vorstehender Darlegung reparative Processe zu schildern versucht, welche sich an Stücken von *Lumbriculus variegatus* Grube, die man experimentell bei querer Durchschneidung des Wurmes erhält, abspielen, und zwar zunächst diejenigen, welche zur Herstellung eines neuen Vordertheils (Kopfstück) führen. In einer demnächst folgenden zweiten Abhandlung wird die reparative Genese des Hintertheils (Schwanzstück) zur Darstellung kommen. Erfahrungen und Betrachtungen allgemein biologischer Natur habe ich der speciellen Schilderung der Reparation des Kopfstücks vorangestellt. Dagegen werden theoretische Erörterungen, zu welchen die Ergebnisse meiner Untersuchungen und deren Vergleich mit denjenigen andrer Forscher naturgemässen Anlass bieten, passender Weise erst am Schlusse des zweiten Theils dieser Arbeit Platz finden.

Wie seiner Zeit bei meinen Untersuchungen an *Microstoma lineare* Örst. war auch für meine *Lumbriculus*-Studien in erster Linie das genetische Moment maassgebend, eine anatomisch-histologische Bearbeitung des Gegenstandes lag nicht in meiner Absicht. Damit der Leser nicht mehr erwartet, als ich füglich zu bieten vermag, hebe ich gleich hier hervor, dass im Vordergrund meines

Interesses die Feststellung der reparativen Neubildung vornehmlich des Nervensystems und des Verdauungsapparats stand. Auf diese beiden Organsysteme beschränkte sich denn auch in der Hauptsache meine Untersuchung; wo ich darüber hinausgegangen bin, geschah dies in der Regel nur, weil der Zusammenhang des Ganzen der Reparation es erforderte. Ich bekenne, dass mir ursprünglich das Studium der reparativen Entstehung aller Organe als Ziel meiner Arbeit vorschwebte. Je vertrauter ich aber mit meinem Gegenstande wurde, desto weniger fand ich mich geneigt, die begonnene Untersuchung in dem beabsichtigten Ausmaasse weiterzuführen, bis ich schliesslich dahin kam, meine Studien im Wesentlichen auf die oben bezeichneten zwei Organsysteme zu beschränken. Die Gründe dafür sind zunächst selbstredend sachlicher Natur, liegen in den Schwierigkeiten, welche das Untersuchungsobject selbst darbietet, wodurch die gerade hier so wünschenswerthe Sicherheit und Klarheit der Einsicht erheblich beeinträchtigt wird — wenigstens für mich, und da will ich nicht in Abrede stellen, dass an jener Beschränkung meiner Arbeit allerdings auch ein persönliches Motiv mitbetheiligt ist, das ich wohl am besten mit einem Worte Goethe's ausdrücke, der einmal sagte: „Der geringste Mensch kann complet sein, wenn er sich innerhalb der Grenzen seiner Fähigkeiten und Fertigkeiten bewegt.“ — Im Uebrigen lag auch für die Zwecke, die ich bei meinen Studien vornehmlich im Auge hatte und die sie veranlassten — die Frage nach dem Verhältniss der reparativen Bildungsweise zur embryonalen ihrer Lösung näher zu bringen — keine Nöthigung vor, die Untersuchung weiter auszudehnen, als es thatsächlich geschehen ist.

Der Beginn meiner Studien an *Lumbriculus* geht auf das Jahr 1891 zurück. Zu meinem lebhaften Bedauern hat sich der Abschluss meiner Untersuchungen durch wiederholte unfreiwillige längere Unterbrechungen derart verzögert, dass ich erst jetzt im Stande bin, die Ergebnisse meiner Studien zu veröffentlichen. Ich möchte wünschen, dass diese Umstände für meine Arbeit nicht allzu nachtheilig gewesen sind.

Das Material, das ich zu meinen Untersuchungen benutzte, stammte von recht verschiedenen Fundstellen; in Strassburg (bis 1895) aus Tümpeln der elsässischen und badischen Nachbarschaft dieser Stadt, hier in Giessen aus den in der Umgebung zahlreich vorhandenen Altwässern der Lahn.

Die eingefangenen Würmer wurden in flache, runde Glas-

dosen von 10 cm Durchmesser gebracht, deren Boden mit einer dünnen Schlammschicht bedeckt und etwa 3 cm hoch mit Wasser gefüllt war, in dem sich reichlich Pflanzen befanden. Anderes Gethier wurde in diesen Glasdosen nicht geduldet. Um den Staub abzuhalten, war es nothwendig, die Dosen immer zugedeckt zu belassen. In solchen kleinen Aquarien gediehen die Lumbrikeln, etwa 40—50 Stück in einem vereinigt, vortrefflich; man hatte nur für Wasserwechsel Sorge zu tragen, der durchschnittlich jeden 3. oder 4. Tag nöthig war. Ich benutzte zu derartigen Proceduren immer das Leitungswasser.

Die Operation der (queren) Durchtrennung vollzog ich immer im Wasser und zwar mittels eines scharfen Scalpells oder mit einer Scheere; ersteres Verfahren ist empfehlenswerther, weil sicherer. Meist handelte es sich bei meinen Operationen um blosse Zweitheilungen, die allerdings nur in seltenen Fällen annähernd Halbirungen gleichkamen, vielmehr in der Regel ein kürzeres vorderes und ein längeres hinteres Stück ergaben. Andersartige Operationen wurden nur für bestimmte Zwecke in dem jeweils eben nöthigen Umfang vorgenommen; von diesen wird am gehörigen Orte die Rede sein. Die erhaltenen Stücke wurden nach Vorder- und Hintertheilen sortirt und in gleicher Weise behandelt wie die intacten Thiere, nur wurde bei jenen das Wasser täglich gewechselt. Da es keine seltene Erscheinung ist, dass operativ erzeugte Theilstücke in den ersten Stunden nach der Operation selbständig noch ein Stück des Körpers abstossen, das meist rasch zu Grunde geht, so empfiehlt es sich, um derartige, das Wasser verunreinigende Abfälle rechtzeitig und gründlich beseitigen zu können, in der ersten Zeit nach der Operation öfter Musterung zu halten und das Wasser häufiger zu erneuern. Ich darf versichern, dass ich bei der angegebenen Behandlungsweise fast immer gute Erfahrungen gemacht habe.

Nur einmal, und zwar hier in Giessen, fand ich eines Tags (Ende Juni 1897) in meinen Aquarien sowohl unter den Theilstücken als auch unter den unverletzten Thieren eine grosse Anzahl in eigenartiger Weise eingegangener Individuen und viele, denen man sofort ansah, dass sie dem Absterben nahe waren. Die nähere Untersuchung dieser für mich naturgemäss überraschenden Erscheinung ergab, dass meine Thiere von einer grossen Menge eines parasitischen Räderthiers befallen waren, das schon Vejdovský an der Haut von *Lumbriculus* aufgefunden und als *Drilophaga bucephalus n. g. n. sp.* beschrieben hatte. Vejdovský giebt an, dass unter den vielen Fundstellen unseres Wurmes in Böhmen nur die Individuen einer einzigen

Localität mit dem genannten Schmarotzer behaftet erschienen, diese aber immer und mit mehreren Exemplaren des Parasiten. Da meine Würmer nicht nach Fundorten vertheilt wurden, kann ich selbstredend nicht angeben, ob in meinem Falle eine ähnliche Beschränkung, wie sie Vejdovský beobachtete, vorlag. Dagegen bin ich in der Lage, die Vermuthung des genannten Forschers, dass das parasitirende Räderthier „wahrscheinlich sein Wohnthier aussaugt", durch meine Beobachtungen bestätigen zu können; es bleibt in der That vom Wurm nur die Haut mit ihren Borsten übrig. Dass meine Lumbrikeln allseitig mit den Schmarotzern behaftet waren, während Vejdovský die Parasiten unter den im freien Naturleben gegebenen Bedingungen vornehmlich an dem aus dem Schlamm frei ins Wasser ragenden Hintertheil der Wirthsthiere vorfand, ist eine Differenz, die wohl aus der Verschiedenheit der äussern Bedingungen, unter welchen ich meine Thiere hielt und die dem Räderthier den ganzen Wurmkörper als Angriffsobject darboten, unschwer zu verstehen ist. Dieser Umstand erklärt auch die Thatsache, dass in meinem Fall an einem Wurm oft über 100 Individuen von jenem Räderthier vorhanden waren, und daraus wieder lässt sich begreifen, wie so zu sagen über Nacht eine so weitgehende Verwüstung in meinen Thierbeständen angerichtet werden konnte. Bei der gegebenen Sachlage blieb mir nichts anderes übrig, als schleunigst eine durchgreifende Säuberung meiner Aquarien vorzunehmen; deshalb war ich auch nicht im Stande, eine nähere Untersuchung des Parasiten vorzunehmen, was sonst mit Rücksicht auf die keineswegs erschöpfende Darstellung Vejdovský's gewiss wünschenswerth gewesen wäre. Ich möchte noch bemerken, dass, wie Vejdovský, auch mir nur Weibchen von *Drilophaga bucephalus* zu Gesicht gekommen sind.

Die Conservirung der Lumbrikeln geschah mittels heisser[1]), in Wasser gesättigter Sublimatlösung, ein Verfahren, das mir ins Besondere bei nachfolgender Färbung mit Weigert's Pikrokarmin nach mancherlei Versuchen mit andern Mitteln immer noch die besten Resultate lieferte. Ich benutzte die Chloroform-Paraffineinbettung in der

1) Dabei muss man darauf achten, dass die Sublimatlösung nicht zu heiss verwendet wird, da sonst die Thiere platzen; 60° C sollten nicht überschritten werden. Einigen Schutz vor Verbrühungen gewährt es, wenn man den zu conservirenden Würmern so viel Wasser belässt, dass sie sich darin unbeengt bewegen können. Diese Vorsicht ist besonders am Platze, wenn es sich um frühe Reparationsstadien handelt, bei welchen der Wundverschluss noch zart ist.

üblichen Weise. Leider bieten die Reparate sowohl nach ihrer Form wie in Bezug auf ihre Verbindungsweise mit dem intacten Theil des Thiers einer exacten Schnittführung beträchtliche Schwierigkeiten dar, wodurch die Untersuchung der überdies auf einen engen Raum zusammengedrängten Bildungsvorgänge nicht wenig behindert wird.

Allgemein biologische Erfahrungen und Betrachtungen.

1. Allgemeines über das Reparationsvermögen der Lumbrikeln.

Mit Recht gilt *Lumbriculus* als ein Thier von ungewöhnlich grossem Reparationsvermögen. Die ersten und gleichzeitig auch grundlegenden Angaben darüber verdanken wir bekanntlich Ch. Bonnet, der schon 1741 mit unsern Würmern zu experimentiren begann und über seine, Jahre hindurch fortgesetzten, ungemein erfolgreichen Untersuchungen in seinem „Traité d'Insectologie“ [1]) ausführlich berichtet hat. Es würde zu weit führen, auf alle in diesem Werke von *Lumbriculus* handelnden Angaben einzugehen; an dieser Stelle interessirt uns nur, was Bonnet bezüglich der reparativen Potenz unserer Thiere festgestellt hat. Da erfahren wir, dass einzelne Würmer in 4, 8, selbst 10 Theile zerschnitten wurden und fast alle diese Stücke sich zu ganzen Thieren ergänzten. „Endlich ging ich — erzählt Bonnet — so weit, einen solchen Wurm in 26 Stücke zu theilen, davon die meisten wiedergewachsen, deren viele aber vollständige Thiere geworden sind.“ Weiterhin berichtet Bonnet von Versuchen, die angestellt wurden, „um gewiss zu werden, ob das Wiederwachsen der abgeschnittenen Theile in einem und eben demselben Individuo unerschöpflich sei“: „Ehe die Insecten entdeckt wurden, welche man durchs Zerschneiden vermehrt, kannten die Naturforscher schon das Wiederwachsen der Krebsfüsse. Sie wussten, dass sie zuletzt aufhören, wiederzuwachsen, wenn man sie einigemal an einem einzelnen Krebse abgeschnitten hatte. Da ich über die Aehn-

1) Mir lag nur die von J. A. E. Göze besorgte deutsche Ausgabe (Herrn Karl Bonnet's Abhandlungen aus der Insectologie, Halle 1773) vor, nach welcher auch im Folgenden citirt ist. Neben den Mängeln, welche mehr oder weniger jeder Uebersetzung dem Original gegenüber anzuhaften pflegen, bedeuten in diesem Falle die steten Hinweise des Uebersetzers auf die Angaben der damaligen Forscher, zu denen er selbst zählte, einen gewiss schätzenswerthen Vorzug der deutschen Ausgabe.

lichkeit zwischen dem Wiederwachsen dieser Füsse, und der unsern Würmern abgeschnittenen Theile nachdachte, so kam ich auf die Untersuchung: ob nach dem Abschneiden des neuangewachsenen Stücks der alte Stamm noch Kräfte genug haben würde, solche ihm fehlende Theile noch einmal hervorzubringen und ob dieser Vorrath wohl könne erschöpfet werden oder unerschöpflich sei."

„Ich habe also einem Wurme Kopf und Schwanz nach einander wieder abgeschnitten, so bald sich nur diese Theile völlig ergänzt hatten. Ohngefähr in Zeit von zween Sommermonaten, darinn ich ihn stets in reinem Wasser gehalten, hat er sich auf 8 mal erneuert, und er hatte schon angefangen, es zum 9. Male zu thun, als er starb."

„Dieser Versuch verdiente es vorzüglich, dass man ihn oft veränderte; und ich habe solches auch auf alle ersinnliche Art gethan. Einem und eben demselben Wurme habe ich nur den Kopf, einem andern nur den Schwanz, einem 3. beide Theile zugleich abgeschnitten; zwischen jeder Operation aber liess ich so viel Zeit, als nöthig gewesen wäre, dass das Insect hätte neue Nahrung nehmen können. Endlich habe ich auch mit gleicher Vorsicht einem 4. nur den Kopf, und einem 5. den Schwanz abgeschnitten."

Die Experimente ergaben, dass die gestellte Frage, ob „die Quelle von dem Wiederwachsen der Enden in ein und eben demselben einzelnen Wurm unerschöpflich" sei, verneint werden müsse. „Man hat nicht Ursache", sagt Bonnet, „solches zu glauben, weil ich keinen Wurm gehabt, der sich mehr als 12 mal wieder erneuert hätte."

Im Hinblick auf gewisse in den letzten Jahren an terricolen Oligochäten von Hescheler, Korschelt und Morgan ausgeführte Experimente, die zu der wichtigen Einsicht geführt haben, dass das Reparationsvermögen von Wurmstücken nicht nur von deren Grösse (Segmentzahl), sondern auch davon in hohem Maasse abhängt, welcher Körperregion die Stücke entnommen sind, dürfen die folgenden Bemerkungen Bonnet's besonderes Interesse beanspruchen: „Eine Frage habe ich noch nicht hinlänglich beantwortet, welche bei diesen jetzt angeführten Beobachtungen ganz natürlich entstehet. Es ist diese: ob der Kopf und der Schwanz, den man einem Wurme nach einander wieder abschneidet, so wie sie völlig wieder angewachsen sind; ob diese Theile selbst vollkommene Ganze werden? Hierauf antworte ich, wie ich nie gesehen habe, dass solches geschehen sei. Der eine sowohl als der andere haben gemeiniglich, 24 Stunden nach der Operation, das Leben verloren. Bisweilen ge-

schahe es später, ein andermal früher, nachdem sie länger oder kürzer abgeschnitten waren. Ist dieses aber eine allgemeine Regel, welche keine Ausnahme leidet? Anfänglich hatte ich gemuthmaasset: wenn diese Theile von sich selbst wachsen und vollkommene Würme werden sollten, so müssen sie schon einen gewissen Grad von Vestigkeit erlanget haben; ich bin aber überzeugt worden, dass meine Muthmaassung falsch gewesen, da ich Würmen den Kopf abgeschnitten, welchen er noch nicht schien abgeschnitten gewesen zu sein. Ob ich ihm gleich eine gute Linie in der Länge gelassen hatte, so ist er doch nicht wiedergewachsen. Ich übergehe hier eine Menge anderer Versuche mit Stillschweigen, die ich mit dem Schwanze, aber mit gleichem Erfolge, gemacht habe. Jetzt bin ich davon so gewiss versichert, dass weder der eine, noch der andere von diesen Theilen vollkommene Thiere werden, dass ich es in dieser Sache als einen Grundsatz ansehe, woraus ich diese Folge glaube ziehen zu können: dass sich die Reproductionsquelle nicht in dem ganzen Körper dieser Würme befinde, sondern dass der abgeschnittene Theil, ohne wiederzuwachsen, umkommen wird, wenn man den Schnitt nicht höchstens anderthalb Linien weit von dem einen oder dem andern Ende gemacht hat."

Aus dem im Vorstehenden aus Bonnet's Darlegungen Mitgetheilten geht bereits zur Genüge hervor, dass die Lumbrikeln in der That eine ungewöhnlich grosse Reparationskraft besitzen, ferner aber auch, dass die letztere keineswegs schrankenlos ist, sondern feste Grenzen findet, jenseits welcher sie versagt. Die klaren, immer auf den Kernpunkt des Problems gerichteten Ueberlegungen, von welchen Bonnet bei seinen umfassenden Untersuchungen sich leiten liess, haben seinen Angaben in der Folge mit Recht ein hohes Ansehn verliehen, das sie auch heute noch verdienen, zumal der jüngste Autor, der sich mit unsern Thieren eingehender beschäftigt hat, Bülow, in einer theilweisen Nachprüfung der Aufstellungen jenes Forschers dieselben in den wesentlichen Punkten bestätigt fand. Ich werde daher auch in der Folge nicht nur die Angaben Bülow's, sondern auch noch die Beobachtungen Bonnet's zu berücksichtigen haben.

Meine eigenen Erfahrungen über das Reparationsvermögen der Lumbrikeln beziehen sich, was ich gleich Eingangs hervorheben möchte, fast ausnahmslos auf Beobachtungen, die in den wärmern Monaten des Jahres, hauptsächlich Mai bis September, angestellt

worden sind. Diese Beschränkung war natürlich in erster Linie durch einen äussern Umstand veranlasst, indem der Eintritt der kalten Jahreszeit die Beschaffung frischen Materials allmählich zu sehr erschwerte und schliesslich unmöglich machte. Als Ersatz für dieses hätte ich nun freilich die intacten Würmer heranziehen können, die ich in meinen kleinen Zuchtaquarien hielt. Dass ich dies nicht that, hatte abgesehen davon, dass längere Zeit gefangen gehaltene Thiere sich doch nicht schlechtweg solchen gleichstellen lassen, die eben aus ihren normalen Existenzbedingungen heraus frisch erhalten werden, zumal für die hier in Betracht kommenden Experimente, einen besondern Grund: es war mir aufgefallen, dass die Lumbrikeln, je später im Jahre sie eingefangen wurden, desto kleiner zu sein pflegten, und ferner, dass in derselben Weise auch ihre Häufigkeit statt, wie zu erwarten stand, zuzunehmen, abnahm. Bei dem Dunkel, das heute noch über den Geschlechtsverhältnissen von *Lumbriculus* liegt, drängte sich mir von selbst der Gedanke an einen eventuellen Zusammenhang jener Erscheinungen mit dem Eintreten der geschlechtlichen Ausbildung unserer Thiere auf. Um nun dieser Vermuthung nachgehen und sie auf ihre Richtigkeit prüfen zu können, mußte ich natürlich das in meinen Zuchtaquarien vorhandene intacte Material für diesen Zweck reserviren.

Im Allgemeinen ist das Reparationsvermögen der Lumbrikeln beim Eintritt der wärmern Jahreszeit und während der ersten Sommermonate am lebhaftesten; in dieser Zeit findet man unsere Thiere meist in beträchtlicher Menge und erbeutet die grössten Exemplare, die selbst eine Länge von 12 cm überschreiten können[1]). Im spätern Jahre nimmt die Reparationskraft ab, die Würmer werden immer seltener angetroffen und erweisen sich als erheblich kleiner. Zum Studium des Reparationsvermögens der Lumbrikeln muss man sich demnach hauptsächlich an den Sommer halten; hierbei darf aber freilich nicht übersehen werden, dass eine volle Einsicht in dieses Vermögen unserer Thiere erst erlangt werden kann, wenn die Beobachtung auch über die kalte Jahreszeit ausgedehnt wird, zumal in diese zweifellos die Geschlechtsreife fällt. Eine derartige Unter-

1) Diese wie alle folgenden Grössenangaben beziehen sich natürlich auf denselben Zustand mittlerer Contraction. Da Länge und Dicke der Würmer in bestimmten, vergleichsweise leicht feststellbaren Verhältnissen zu einander stehen, so dass intacte Thiere im freien Naturstande nicht kurz und zugleich dick oder dünn und zugleich lang angetroffen werden, genügt die Angabe der Länge.

suchung erfordert indes naturgemäss einen recht beträchtlichen Zeitaufwand und lag auch den Zwecken meiner Studien an *Lumbriculus* allzu fern.

Das reparative Verhalten von *Lumbriculus* in der warmen Jahreszeit kann man nahezu demjenigen von *Hydra* gleichstellen. Ein kleines Stück von $^1/_2$ cm und auch noch geringerer Länge, aus dem Wurmkörper herausgeschnitten, also ohne Kopf- und Schwanztheil, kann im Stande sein, sich zu einem ganzen Thier zu ergänzen. Die Wahrscheinlichkeit für ein derartiges Verhalten wächst, je weiter vorn das betreffende Stück dem Körper des Thiers entnommen wird. Stücke aus der hintersten Region des Wurmleibes scheinen bei geringer Grösse überhaupt nicht reparationsfähig zu sein: sie gingen immer rasch zn Grunde. Die Aussichten auf eintretende Reparation gestalten sich günstiger, wenn diese Stücke in einer Grösse von 1 cm und mehr hergestellt werden, wenngleich auch dann noch der Erfolg unsicher ist. Wesentlich anders ist das Bild, sobald solchen Wurmstücken das natürliche Hinterende (Schwanz) belassen wird, so dass nur ein neuer Kopftheil hervorzubringen bleibt; derartige Stücke repariren fast regelmässig. Die reparative Neubildung des Schwanzes vollzieht sich an Stücken, denen das natürliche Kopfende in einer Ausdehnung von mindestens 12 Segmenten erhalten wurde, mit fast unfehlbarer Sicherheit. Geht man auch nur wenig unter jenes Mindestmaass, so ist der Erfolg schon mehr als zweifelhaft, und meine Versuche, Vorderenden von 6—8 Segmenten zur Reparation des Schwanzes zu bringen, schlugen durchweg fehl. Dieses Verhalten war schon Bülow aufgefallen und hatte ihm Veranlassung zu dem Vorschlag gegeben, die 10 ersten Segmente mit Rücksicht auf ihr Unvermögen, einen Schwanz hervorzubringen, enger zusammenzuschliessen und den Ausdruck „Kopfsegment", womit sonst nur die beiden vordersten Segmente bezeichnet werden, auch auf die 8. ersten Rumpfsegmente auszudehnen. Ohne so weit gehen zu können, wird man in jenem negativen Verhalten der vordersten Segmente gegenüber den übrigen Körperregionen immerhin eine bedeutsame Thatsache erblicken müssen, insbesondere wenn wir sie mit der folgenden Angabe Bülow's, die ich nur bestätigen kann, zusammenhalten: „Theilt sich ein Thier freiwillig in 2 Theile, so geschieht es immer in einiger Entfernung vom Vorderende, ein gewisses Minimum wird niemals überschritten werden." Eine nähere Bestimmung dieses Minimums hat Bülow allerdings nicht gegeben,

ich kann aber nach meinen in dieser Beziehung allerdings nicht zahlreichen Beobachtungen dasselbe auf etwa 12 Segmente schätzen [1]). Die oben mitgetheilten Angaben Bonnet's können hier natürlich nicht herangezogen werden, da sie sich auf künstliche Theilungen beziehen, überdies auch nur Längenmaasse enthalten ohne Rücksicht auf die Segmentzahl, die sich aus jenen nicht mit Sicherheit erschliessen lässt.

Bülow hat auch angegeben, dass, wenn man intacten Würmern von den vordersten 10 Segmenten eine beliebige Anzahl abschneidet, immer genau so viele Segmente reparirt werden, wie entfernt worden sind, „keins mehr, keins weniger", ein Verhalten, welches dieser Forscher in der Auffassung der ersten 10 Segmente als Kopfsegmente bestärken musste. In der angeführten stricten Form kann ich die Angabe Bülow's nicht für richtig halten, denn mir liegen Fälle vor, in welchen bald mehr bald weniger Segmente reparirt wurden als abgeschnitten worden waren; immerhin mag sie die Regel sein.

Von neuern hierher gehörigen Beobachtungen an Limicolen ist zunächst die Erfahrung Rievel's bezüglich *Nais proboscidea* anzuführen, der zu Folge „die Regeneration bei kleinen Theilstücken eben so gut eintrat wie bei grössern"; nähere Angaben fehlen indes. Hepke stellte für seine Naiden (vornehmlich *N. elinguis*) fest, „dass der Regenerationsprocess am Kopfende nach Wiederherstellung der sog. 4 Kopfsegmente seinen Abschluss erreicht." Auch erwies es sich für die Reparation als nahezu gleichgültig, „ob die Amputation in der vordern oder hintern Körpergegend oder an einem geschlechtsreifen oder im Zustande der Knospung befindlichen Individuum vorgenommen" wurde. Ausführlicher verbreitet sich Haase über diese Verhältnisse bei *Tubifex*; nach seinen Befunden zeigt dieser mit *Lumbriculus* so oft vergesellschaftete Oligochät nicht nur im Allgemeinen ein geringeres Reparationsvermögen als *Lumbriculus*, sondern auch im Einzelnen ein sehr abweichendes Verhalten. Nach Haase's Versuchen „bilden sich bei der Regeneration des Vorderendes nicht wieder so viel Segmente neu, wie abgeschnitten werden, sondern es werden immer nur bis zu 3 Segmenten wieder ersetzt. Schneidet man den Würmern bis 10 Segmente ab, so geht die Neubildung

1) Ich rechne hierbei (und auch in der Folge) den Kopf s. str. mit zwei Segmenten (präorales oder Kopflappen- und Mundsegment), ohne damit selbstredend über die noch immer strittige Frage nach der morphologischen Dignität des Annelidenkopfs ein Urtheil abgeben zu wollen.

des Kopfs verhältnissmässig bald und regelmässig vor sich, während sich in den Fällen, in denen ich den Thieren mehr als 10 Segmente fortgenommen hatte, nur vereinzelte Regenerate bildeten. Entfernte ich den Versuchsthieren die vordere Körperhälfte, so sah ich überhaupt sich niemals ein Regenerat bilden, letzteres war auch der Fall, wenn ich noch mehr Segmente entfernte". Auch „die Versuche mit kleinen Theilstücken verliefen nicht so günstig, wie dies für *Lumbriculus* und die Lumbriciden angegeben ist. Regenerate habe ich bei ihnen immer nur am Hinterende auftreten sehen, wo sie allerdings eine ziemlich grosse Zahl von Segmenten betragen konnten; am Vorderende habe ich dagegen keine Gelegenheit gehabt, Neubildungen zu beobachten, sei es nun, dass überhaupt keine solchen von *Tubifex* gebildet werden oder dass eine längere Beobachtungszeit und eine grössere Zahl von Versuchen hierzu erforderlich ist." In weiterm Gegensatz zu *Lumbriculus* ergab sich für kurze Vorderenden eine hohe Reparationsfähigkeit: „Stücke von 6—7 Segmenten Länge" — berichtet Haase — „lebten Monate lang weiter und regenerirten schnell das aus einer grossen Zahl von Segmenten bestehende Hinterende, so dass man vielleicht zu der Annahme berechtigt ist, dass sie bei genügend langer Beobachtung sich zu normalen Thieren ausgebildet haben würden."

Ein Vergleich der referirten Angaben unter einander und mit meinen Erfahrungen an *Lumbriculus* lehrt, dass die einzelnen Limicolen-Species hinsichtlich ihres Reparationsvermögens sich sehr verschieden verhalten. Wenngleich, wie zugegeben werden muss, die bisher vorliegenden Beobachtungen wenig umfangreich und auch nicht eingehend genug sind, so reichen sie doch hin, um zu erkennen, dass ein Schluss von den Befunden an einer Art auf das Verhalten einer andern, selbst innerhalb derselben Gattung (cf. *Nais* nach Rievel und Hepke) nicht angebracht wäre, erst recht nicht, wie wir sehen werden, in organogenetischer Beziehung bei der Reparation.

Kehren wir zu unserm Wurm zurück, so ergiebt sich, dass nicht alle Theile des Lumbrikelkörpers in gleichem Maasse reparationsfähig sind. Das Vorderende reparirt nur, wenn es wenigstens ein Dutzend Segmente umfasst, ebenso ist die Region unmittelbar vor dem Schwanzende zur Reparation unvermögend, wenn sie nicht das letztere selbst enthält. In der zwischen den beiden Endabschnitten gelegenen Rumpfregion

ist die Reparationsfähigkeit über die vordere Körperhälfte hinaus ausserordentlich gross, nimmt aber von da nach hinten, insbesondere im letzten Körperdrittel merklich ab. Aus diesen Verschiedenheiten erklärt sich die auch schon Bonnet bekannt gewesene Thatsache, dass Stücke, die zwar von verschiedenen Individuen, aber aus homologen Regionen des Körpers stammen, selbst bei ungleicher Grösse ein gleichartigeres reparatives Verhalten darbieten als verschiedene Stücke desselben Individuums bei gleicher Grösse.

Abgesehen von den Fällen, in welchen entweder überhaupt keine Reparation eintritt oder dieselbe gewissermaassen obligatorisch erfolgt, wächst der Procentsatz der zur Reparation gelangenden Stücke mit der Grösse derselben, d. h. je grösser die Wurmstücke sind, desto wahrscheinlicher ist der Eintritt des Reparirens, je kleiner, desto häufiger der Misserfolg. Dasselbe Verhältniss besteht auch, wie ebenfalls schon von Bonnet gezeigt wurde, in Bezug auf den Zeitpunkt des Beginns der Reparation; je grösser das Wurmstück ist, desto früher setzen die Reparationsprocesse ein und umgekehrt.

Bei der im Verhältniss zum Schwanzende weit complicirtern Organisation des Kopfstücks muss die Reparation dieses Theils grössere Anforderungen stellen und sich daher erheblich schwieriger gestalten als die des Schwanzes; dem entsprechend sind dem Reparationsvermögen unserer Würmer hinsichtlich des Kopftheils engere Schranken gezogen als bezüglich des Schwanzstücks. Ich habe schon oben der betreffenden Angaben Bonnet's gedacht; der Tabelle, in welcher unser Autor den Verlauf seiner hierher gehörigen Experimente verzeichnete, ist schon zu entnehmen, dass die Reparation des Schwanzes beträchtlich leichter (bis zu 12 mal) als diejenige des Kopfs (bis zu 8- oder 9 mal) von Statten geht. Meine eigenen Versuche, zu welchen ich nur besonders frische und grosse Thiere von über 10 cm Länge verwendete, führten zu dem Ergebniss, dass die Erneuerung des Schwanzstücks seitens desselben Individuums bis zu 14 mal bewirkt werden konnte, dagegen vermochte kein Versuchsthier den Kopftheil öfter als 7 mal, in der Regel sogar nur 5—6 mal zu repariren, ich war also nicht einmal im Stande, Bonnet's Record zu erreichen. Aus den eben mitgetheilten Erfahrungen geht hervor, dass das Reparationsvermögen der Lumbrikeln für das Hinter-

ende ungefähr doppelt so gross ist wie für den Kopfabschnitt.

Ich habe bisher von der Reparation als einer Erscheinung gesprochen, die immer das gleiche Ergebniss, hier ein Vorder-, dort ein Hinterende liefere. Dem ist nun freilich, wie oben beiläufig schon berichtet wurde, nicht ganz so, da die Ausdrücke Vorderende oder Kopfstück und Hinterende oder Schwanzstück bei den verschiedenen Reparationsvorkommnissen in so fern keineswegs dasselbe bedeuten, als ja die Zahl der Segmente, die dabei hervorgebracht wird, variirt.

Bonnet hat bereits das verschiedene Verhalten von Vorder- und Hinterende bei der Reparation constatirt. „Der Kopf — sagt dieser Forscher — ist gemeiniglich das erste, was sich entwickelt. Binnen einer ganzen Woche und darüber wird er immer länger, bis dass er ungefähr eine Linie, auch wohl anderthalb Linien lang geworden ist; alsdann höret er auf zu wachsen. So verhält sichs mit dem Schwanze nicht. Nachdem dieser gar bald länger geworden ist als der Kopf, so höret er doch nicht auf zu wachsen. Er nimmt von Tage zu Tage beständig zu, so dass ich noch nicht weiss, wie weit er darin eigentlich gehen könne. Vorjetzt wird es zu bemerken genug sein, dass Stücke von Würmen, die unmittelbar nach der Operation nicht mehr als 2—3 Linien hatten, in weniger als 6 Monaten, ohngefähr zwo Zoll lang geworden sind.“ Bülow hat sich nur bezüglich des Kopftheils geäussert: „Bei einer freiwillig vor sich gegangenen Theilung regenerirt .... dasjenige Körperstück, welches eben seines Vordertheils beraubt ist, in normalen Fällen die genannte Zahl der Segmente, also 10, 2 vordere borstenlose, den Mund umschliessende, und 8 borstentragende, der contractilen blind endigenden Gefässanhänge entbehrende Segmente. Hat eine künstliche Theilung stattgefunden, so findet man häufig Ausnahmen von dieser ziemlich allgemein geltenden Regel, und zwar in der Art, dass namentlich bei kleinen Theilstücken von nur wenigen Segmenten die Anzahl der borstentragenden Kopfsegmente verringert wird.“

Was zunächst die letztere der Angaben Bülow's betrifft, so muss ich derselben in dem Sinne widersprechen, dass mir das Verhalten, welches dieser Autor als wenn auch häufige Ausnahme hinstellt, in Wahrheit die Regel zu sein scheint, denn ich habe niemals die reparative Neubildung aller 10 vordern Segmente wahrzunehmen vermocht. Die Möglichkeit einer nachträglichen Ergänzung auf die volle Zahl, die Bülow weiterhin offen hält, muss ich für

ausgeschlossen erklären, denn ich habe Würmer mit entsprechenden Reparaten bis zu dem Zeitpunkt in vivo verfolgt, in welchem der reparirte Theil dem ursprünglichen Stück (Stamm nach Bonnet) so vollkommen gleichgestaltet war, dass beide nicht mehr von einander zu unterscheiden waren. Nach meinen Erfahrungen schwankt die Zahl der bei der reparativen Entstehung des Kopfabschnitts zur Ausbildung kommenden Segmente zwischen 5 und 9, ohne dass ich im Stande wäre, eine Zahl gegenüber der andern als die besonders bevorzugte bezeichnen zu können[1]).

Bezüglich der andern Angabe Bülow's, dass bei der Reproduction des Vorderendes im Gefolge der freiwilligen Theilung, also bei der regenerativen Erneuerung dieses Wurmtheils regelmässig alle 10 vordern Segmente gebildet werden, liegen mir zu ungenügende Beobachtungen vor, um darüber ein bestimmtes Urtheil abgeben zu können. Die wenigen Fälle von freiwilliger Theilung, die mir überhaupt unmittelbar zu Gesicht gekommen sind, sprechen für Bülow, wenngleich ich unter meinen Notizen einen Fall verzeichnet finde, in dem sicher nur 8 Segmente regenerirt wurden. Bülow sagt freilich „in normalen Fällen", giebt aber kein Criterium dafür an, wann ein Fall normal und wann er es nicht ist. An meinem Vorkommniss habe ich keine Besonderheit beobachten können, so dass ich dasselbe, trotzdem die Regeneration nur 8 Segmente lieferte, als einen normalen Fall ansehen muss. Immerhin kann man sagen, dass bei der regenerativen Neubildung des Vorderendes mehr Segmente erzeugt zu werden scheinen, als dies für die Reparation zutrifft.

Da das Hinterende von *Lumbriculus* wie bei allen Ringelwürmern die Stätte lebhafter Segmentproduction ist, so ist es unschwer zu verstehen, dass die Reparation des Schwanzes eine erheblich grössere Anzahl von Segmenten hervorzubringen vermag als die des Vorderendes, ein Verhalten, das freilich Bonnet seiner Zeit begreiflicher Weise verwunderlich erscheinen musste. Diese Fähigkeit reparirter Hinterenden ist indes selbstredend ebenso wenig

---

1) In einer mir eben durch die Güte des Autors zugehenden kleinen Abhandlung (in: Biolog. Lectures of Wood's Holl, Boston 1899) berichtet F. H. Morgan von einer amerikanischen *Lumbriculus*-Art (p. 204): „In *Lumbriculus* the number of new head segments is never more than seven or eight, even when a much greater number have been cut off." [Nachträglicher Zusatz.]

wie irgend ein anderes Vermögen unserer Würmer unbegrenzt. Bei den Versuchen, die ich angestellt hatte, um zu erfahren, wie oft dasselbe Thier im Stande ist, das abgetrennte Hinterende zu erneuern, konnte ich beobachten, dass die Befähigung zur Metamerenbildung mit jedem neuen Reparationsact abnimmt, um schliesslich früher oder später völlig zu erlöschen. Im Uebrigen unterliegt die Grösse und Segmentzahl der auf reparativem Wege zur Ausbildung gelangenden Schwanzstücke ausserordentlichen Verschiedenheiten, und ich habe kein Criterium finden können, welches in dieser Beziehung irgend eine Prognose gestattet hätte.

Meines Wissens sind ähnliche Experimente an andern limicolen Oligochäten bisher nicht ausgeführt worden, wären aber, zumal Angesichts der Ergebnisse, welche die schönen Experimentaluntersuchungen von Hescheler, Morgan und Korschelt in dieser und anderer, früher erörterter Richtung zu Tage fördern, in hohem Maasse wünschenswerth.

Für Kopftheil und Schwanzstück gilt in gleicher Weise, dass die Erschöpfung des reparativen Vermögens nicht etwa plötzlich, sondern sehr allmählich zu Tage tritt und darin sich ankündigt, dass nicht nur der Eintritt der Reparation sich mehr und mehr verzögert, sondern dass diese selbst auch langsamer, gewissermaassen schwerfälliger verläuft.

Die hohe Reparationskraft der Lumbrikeln bekundet sich endlich auch darin, dass sogar eben reparirte Schwänze, die sich noch durch ihre helle Färbung gegenüber dem übrigen Wurmkörper als Reparate zu erkennen geben, bereits reparationsfähig sind. Ausschliesslich im Bereich solcher Reparate abgeschnittene Stücke erweisen sich im Stande, neue Kopftheile hervorzubringen.

Unvollkommene Reparationen in dem Sinne, dass nicht normal organisirte Reparate zur Ausbildung gekommen wären, sind mir nur äusserst selten begegnet; ich sehe hierbei natürlich von den oben erwähnten Fällen ab, in welchen es sich um Reparate handelte, bei denen lediglich die Zahl der Segmente reducirt erscheint. Abweichungen von der Polarität des Wurmkörpers, der zu Folge vorn stets ein Kopf-, hinten ebenso ein Schwanzstück zu entstehen hat, habe ich so wenig wie Bonnet jemals wahrgenommen. Auch Missbildungen in Folge meiner operativen Eingriffe sind mir nicht vorgekommen. Unter den frisch eingefangenen Thieren fand ich ein einziges Mal ein abnormal gestaltetes Individuum,

das 2 Schwänze besass und in seinem Verhalten mit dem Vorkommniss übereinstimmte, das von Cori beobachtet und beschrieben worden ist.

Was die Abhängigkeit des Reparationsvermögens der Lumbrikeln von äussern Factoren betrifft, so ist in dieser Hinsicht die Temperatur des Wassers, in dem die Thiere sich befinden, in hohem Maasse bedeutungsvoll. Schon Bonnet berichtet, „im Sommer geschiehet es gemeiniglich 2—3 Tage nach der Operation, im Winter aber nur ohngefähr 10—12 Tage hernach, dass sich die halben Würme anfangen zu ergänzen.“ Aber nicht nur der Eintritt der Reparation wird durch Wärme begünstigt, auch die Neubildungsvorgänge selbst und nicht minder die spätern einfachen Wachsthumsprocesse vollziehen sich rascher und lebhafter bei höhern als bei geringern Temperaturen [1]).

Dass die Ernährungsverhältnisse auf die Reparation unserer Würmer Einfluss nehmen, bedarf bei der allgemeinen Bedeutung jener für die reparativen Vorkommnisse im Thierreich überhaupt kaum einer besondern Anführung. Immerhin möchte ich bemerken, dass sie eine erkennbare Rolle nur in so fern spielen, als gut genährte Individuen, deren Darm also reichlich mit Nahrung erfüllt ist, sich reparativ günstiger verhalten als solche, deren Verdauungsrohr mehr oder weniger leer ist. Dagegen habe ich nicht wahrnehmen können, dass späterhin, wenn das Thier durch das entstandene Reparat zur Nahrungsaufnahme wieder befähigt ist, das Maass der verfügbaren Nahrung den weitern Ablauf der Reparation beeinflusst, abgesehen selbstredend von den einfachen Wachsthumsvorgängen. Ich führe darauf die manchmal zu beobachtende Thatsache zurück, dass die Grösse des Reparates zu dem Grade der Differenzirung desselben in einem offenkundigen Missverhältniss steht.

Auch die Grösse der zu den operativen Eingriffen verwendeten Thiere beansprucht eine nicht unerhebliche Bedeutung für die Intensität, mit welcher sich die Reparation vollzieht; zu Experimenten eignen sich deshalb die grössten Individuen am besten.

Ferner empfiehlt es sich, nach Möglichkeit frisch gefangenes Material in Gebrauch zu nehmen, da längere Zeit hindurch gefangen gehaltene Thiere, so gut sie sich auch äusserlich präsentiren, im Grossen und Ganzen zur Reparation zweifellos weniger günstig

---

1) Ich habe hier selbstredend nur die Temperaturdifferenzen im Auge, die sich aus dem Wechsel der Jahreszeiten naturgemäss ergeben.

sich erweisen als unmittelbar ihren natürlichen Existenzbedingungen entnommene Würmer.

Wie überall in der Organismenwelt, kommt auch bei der Reparation der Lumbrikeln endlich noch der Factor der individuellen Eignung, einer grössern oder geringern Disposition zum Repariren in Betracht. Dass in dieser Richtung Verschiedenheiten bestehen müssen, beweisen die Fälle, in welchen Thiere unter genau gleichen Voraussetzungen zur Operation gebracht und unter denselben Bedingungen nachmals gehalten, dennoch im Ablauf der reparativen Processe beträchtliche Unterschiede darbieten.

2. Selbstzerstückelung oder Monogonie durch Theilung?

Lumbriculus gilt als typisches Beispiel für die Erscheinung der Selbstzerstückelung (Selbstverstümmelung) im Thierreich. Die ersten Angaben darüber stammen ebenfalls von Ch. Bonnet her, der diese Erscheinung mehrfach beobachtet hat; er legte sich auch schon die Frage vor, ob darin etwas Zufälliges oder eine Art der Fortpflanzung vorliege: „Ich hätte nicht gedacht — heisst es in seinem Buche —, dass meine Beobachtungen mir dies Geheimniss aufklären würden. Es haben mich aber Würme von dieser Art, die ich ganz aufbehielt und die sich in meinen Tassen von selbst getheilet hatten, belehret, dass ihnen solches oft von ohngefähr begegne. Gemeiniglich aber rühret dieser Zufall entweder davon her, dass sie sich zu zeitig in die Erde begeben oder dass die Erde, in die sie sich hineingebohret haben, stark widerstehet.“ 1771 berichtete dann O. F. Müller von *Lumbriculus*: „Wenn man die langen Würmer des Herrn Bonnet . . . . in Gläsern aufbewahret, so wird man bald an ihnen den Schwanz vermissen; selbst in ihrem natürlichen Aufenthalt trifft man wenige unbeschädigt an; die meisten sind im Begriff, einen neuen Schwanz, andere einen neuen Kopf, noch andere beides zu entwickeln. Herr Bonnet ist geneigt zu glauben, dass dieses Zertheilen von einer äussern Ursache, von dem Widerstande der Erde, in welche sie hineinkriechen, herrühre. In meinen Gläsern war keine Erde, und unter meinen Augen zersprang ein Wurm, den ich auf den Tisch legte, gleich darauf in 3 Stücke. Demnach scheint dieses Zertheilen ihnen natürlich zu sein, und vielleicht das Mittel der Erhaltung ihrer Art.“

Es ist klar, dass, wenn in Folge der grossen Reparationsfähigkeit der Lumbrikeln sogar kleine Bruchstücke dieser Würmer zu ganzen Individuen sich zu ergänzen vermögen, die Selbstzerstückelung naturgemäss einen Act der Individuenvermehrung bedeutet, von dem es

zunächst zweifelhaft bleibt, ob er zufälliger Natur ist, also eine Augmentation im Sinne v. Kennel's darstellt oder bereits eine Form monogoner Fortpflanzung durch Quertheilung repräsentirt. Aus den eben angeführten Worten Bonnet's und O. F. Müller's geht hervor, dass der letztere Bonnet gegenüber, der in der Selbstzerstückelung eine Reaction des Wurms auf äussere Reize, demnach ein zufälliges Vorkommniss erblickte, in derselben Erscheinung das Mittel zur Erhaltung der Art, mithin einen Fortpflanzungsvorgang zu sehen geneigt war. Um diese Frage zur Entscheidung zu bringen, folgte 1882 C. Bülow den Fusstapfen Bonnet's und betrat den experimentellen Weg.

Der Umstand, dass „zu Ende des Frühlings und in den nächsten Monaten die Zahl der hinten und vorn regenerirten Lumbriculi, die man zu fangen Gelegenheit hat, eine ungemein grosse" ist, legte Bülow die Frage nahe, „ob denn allen Thieren mit irgend welchen regenerirten Enden die einst verlorenen Stücke von Feinden abgerissen seien, um als deren Nahrung zu dienen, oder ob nicht etwa der *Lumbriculus* bei seiner eminent weitgehenden Regenerationsfähigkeit sich selbst verstümmele, d. h. in Stücke reisse oder zerfalle, um aus diesen Stücken ganze Thiere entstehen zu lassen und auf diese Weise durch einfache Quertheilung, also ohne vorher angelegte Knospungszone, sein Geschlecht fortzupflanzen, ..." Es leuchtet ein, dass, wenn die Meinung Bonnet's, nach welcher den Lumbrikeln allgemein wohl ein besonders hoher Grad von Sensibilität, nicht aber die Fähigkeit zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung eigen sei, richtig ist, die zur Beantwortung der gestellten Frage verwendeten Würmer unter Bedingungen gehalten werden mussten, die jede äussere Störung, die als Reiz hätte wirken und die Selbstzerstückelung hätte auslösen können, ausschlossen. In welchem Umfange und wie sorgfältig dies von Bülow durchgeführt wurde, kann ich mir nicht versagen mit seinen eigenen Worten zunächst bezüglich der Einrichtung der Gefässe, in welchen die Thiere lebten, hier mitzutheilen: „Es waren kleine, glasirte, viereckige Steingutbehälter, wie sie angewendet werden, um Vögeln Futter und Wasser zu verabreichen, ungefähr 10 cm lang, 6 cm breit und 2—$2^1/_2$ cm hoch. Die Wände waren vollständig glatt, so dass eine Verletzung der Thiere an ihnen nicht möglich war und hierdurch eine Theilung hätte veranlasst werden können; aus eben demselben Grunde wurde keine Erde hinein gethan." Ferner bezüglich der Pflege: „Anstatt der erdigen Nahrung, die Lumbriculi wohl sehr häufig in den Gewässern zu sich nehmen mögen, wurden Algen in das Wasser

gethan und zwar in so reichlicher Menge, dass von Nahrungsmangel nicht die Rede sein konnte.“ Natürlicher Weise wurden andere Thiere, die den zu beobachtenden hätten schaden oder sie irgendwie empfindlich hätten verletzen können, so weit irgend thunlich entfernt, um jeden Einfluss von aussen her zu vermeiden, der störend auf die ruhige Lebensweise der Würmer hätte einwirken können. In der ganzen Einrichtung lag überhaupt das Bestreben, alles zu vermeiden, was den Thieren hätte Anlass geben können zu einer Theilung, so dass, wenn eine solche doch eintrat, sie unter den gegebenen Bedingungen wohl als Resultat einer nicht beeinflussten ungeschlechtlichen Vermehrungsweise angesehen werden konnte.“ „Das Wasser wurde häufig durch frisches ersetzt, während der heissen Jahreszeit mindestens einmal täglich, dabei aber jede Erschütterung oder jedes unsanfte Berühren möglichst vermieden. Mussten die Thiere zu irgend einer genauern Besichtigung oder Messung gezwungen werden, das Algenversteck zu verlassen, in dem sie sich meistens befanden, so geschah es auf die Weise, dass sie leise mit einem elastischen Stäbchen berührt wurden, und meist genügte dies, um sie hervorzutreiben. Recht derb ist eine solche Aufforderung meinerseits nie erlassen“ . . . worden. Soweit Bülow. Bekanntlich ergaben seine Experimente, dass auch die so sorgsam bedräuten Würmer sich in der That durch Selbstzerstücklung vermehrten, womit denn diese nicht als Ausfluss hochgradiger Reizbarkeit, sondern als ungeschlechtlicher Fortpflanzungsact endgiltig nachgewiesen zu sein schien.

Wenige Jahre später kam C. Dieffenbach auf die beregten Verhältnisse zurück, erklärte die Lumbrikeln „für äusserst empfindlich gegen äussere Reize, so dass sie bei der Berührung leicht an der berührten Stelle entzwei brechen. Deshalb findet man so häufig im freien Wasser, noch mehr unter den in Glasgefässen gezüchteten Thieren verstümmelte Individuen, da sie beim Anstossen an die Wände oder sonstige harte Gegenstände leicht zerbrechen.“ Und ferner: „Wie schon gesagt, sind die Thiere äusserst empfindlich gegen äussere Reize und zerreissen sich häufig schon bei ganz leiser Berührung an der getroffenen Stelle; oft bricht auch, wenn sie mit dem einen Körperende irgendwo anstossen, der Körper an einem Punkte durch, als wenn er sehr spröde wäre.“ Immerhin widmet unser Autor einen besondern Abschnitt seiner Mittheilungen über *Lumbriculus* der „Fortpflanzung durch Theilung“. Da heisst es gleich Eingangs: „Dieselbe ist sehr häufig und kann eine freiwillige oder unfreiwillige sein.“ Dabei wird dem Leser zugemuthet, eine „unfreiwillige

Theilung" darin erblicken zu sollen, „dass irgend ein Feind einen Theil des Körpers abreisst". Auch die sonstigen bezüglichen Angaben Dieffenbach's sind wenig zutreffend, wie denn überhaupt seine Arbeit, wenigstens soweit sie *Lumbriculus* betrifft, keinen nennenswerthen Fortschritt bedeutet.

Gegen die von O. F. Müller vermuthete und durch die Untersuchungen Bülow's, wie man hätte glauben sollen, wohl begründete Auffassung, dass die Lumbrikeln sich auf ungeschlechtlichem Wege durch Theilung fortzupflanzen vermögen, hat späterhin v. Kennel in sehr entschiedener Weise Einsprache erhoben. In seiner bekannten Rede „über Theilung und Knospung der Thiere" erörtert dieser Forscher die Thatsachen der Regeneration und fährt dann fort: „Mit welchem Recht aber bezeichnet man solche Zerspaltung von Thieren mit nachfolgender Ergänzung fehlender Theile, deren directe Ursache man nicht in jedem einzelnen Falle festzustellen vermag, die sich aber in keiner Weise von den andern unterscheiden, als Propagation durch Theilung und bringt sie in eine ganz andere Gruppe von Erscheinungen? Wird die Thatsache oder das Wesen derselben ein anderes, weil wir die wirkenden Ursachen augenblicklich nicht kennen? Man spricht von solcher Fortpflanzung durch Theilung bei *Lumbriculus*, bei Planarien, bei Seesternen — einfach deshalb, weil man von Zeit zu Zeit solche Thiere findet, die offenbar aus einzelnen Theilen sich zu ganzen Individuen ergänzt haben oder weil man mitunter scheinbar ohne Ursache den Zerfall beobachtet hat. Sollte man nicht lieber nach den Veranlassungen, nach den äussern Reizen suchen, welche diese Vorgänge eingeleitet haben könnten? — Es dürfte doch nicht so sehr schwierig sein, in Feinden der genannten Thiere, die zu gewissen Zeiten häufiger sind als in andern, die unter manchen Verhältnissen öfter mit ihnen in Berührung kommen als gewöhnlich, die Ursachen tief greifender Verwundungen ausfindig zu machen! Was will die geringe Zahl der sich regenerirenden Seesternarme bedeuten gegenüber der enormen Masse der unverletzten Theile dieser Gattung! Zudem ist beobachtet worden, dass Verletzungen von Thieren dieselben veranlassen, auch noch andere, gesunde Theile abzuschnüren und abzuwerfen. Neulich noch hat ein junger Zoologe, der für die spontane Theilung gewisser Landplanarien eintritt, gezeigt, dass ein Thier, dem er das Vorderende abschnitt, auch noch vom Hinterende ein Stück abschnürte, die sich alle regenerirten! „„Der Wurm krümmt sich, wenn man ihn tritt" ", zuweilen so sehr, dass er dabei zerbricht — das ist Alles."

Ich habe schon 1893 mitgetheilt, „dass es mir, trotzdem ich seit Jahren Lumbrikeln halte, nicht gelang, den spontanen Zerfall derselben beobachten zu können; ich mochte die Thiere noch so unsanft behandeln, niemals reagirten dieselben durch plötzliches Zerbrechen. Was ich gelegentlich, aber durchaus nicht häufig wahrzunehmen vermochte, betrifft die Thatsache, dass von den durch künstliche Zertheilung erlangten Halbthieren bald nach dem operativen Eingriff das eine oder das andere selbständig in weitere, äusserst selten in mehr Stücke zerfiel". Seither habe ich mich, wenn auch mit wiederholten Unterbrechungen, doch weitere Jahre mit der Haltung und Beobachtung von Lumbrikeln befasst, und ich kann nur wieder neuerlich sagen, dass mir die Erscheinung der Selbstzerstücklung — wenigstens in ihrer typischen Form[1]) — niemals vorgekommen ist; auch direct darauf gerichtete Versuche, wie Behandlung der Würmer mit starken Wasserstrahlen, rasches Aufziehen und Ausspritzen mittels einer Pipette, derbes Berühren, längere Zeit fortgesetzte Beunruhigung und Aehnliches führten nicht zum gewünschten Ziel und ergaben nur negative Resultate. Noch überraschender gestaltete sich für mich die Sachlage, als zu diesen negativen Befunden die positive Erfahrung sich gesellte, dass — allerdings zeitlich auf den spätern Herbst beschränkt — gerade dann, wenn die Lumbrikeln sich selbst überlassen wurden, die Aquarien also längere Zeit unberührt in voller Ruhe standen, eine nicht unbeträchtliche Vermehrung der Würmer durch quere Zertheilung erfolgte. Auch darüber hatte ich bereits 1893 berichtet: „Dagegen ergab sich — in der Regel gegen den Spätherbst — dass die unverletzten und sich selbst überlassenen Lumbrikeln in kurzer Zeit zahlreicher, aber bedeutend kleiner auftraten und die verschiedensten Grade regenerativer Neubildungen aufzeigten." Diese Angaben kann ich nunmehr noch dahin erweitern, dass die in den Zuchtaquarien gehaltenen Lumbrikeln etwa in der Zeit des October und November anscheinend ganz regelmässig durch Quertheilung sich ver-

1) Ich sage „in typischer Form", denn jene unfreiwilligen Zertheilungen, die „gelegentlich, aber durchaus nicht häufig" im Anschluss an die operative Durchschneidung auftreten, kommen hier nicht in Betracht, da sie nur eine andere Art der nicht eben seltenen, oben bereits erwähnten Erscheinung darstellen, dass operativ erzeugte Theilstücke hinterher noch ein Stück ihres Körpers abstossen, das dann zu Grunde geht. Selbstredend kann man ohne äussern Anlass erfolgende Theilungen auch nicht als Selbstzerstücklungen ansehen.

mehrten und dadurch eine Generation von Würmern hervorgehen liessen, deren zahlreiche Individuen beträchtlich kleiner waren als die der Sommergeneration, etwa 4—6 cm gegenüber 8—10 cm im Mittel. Ich deutete bereits seiner Zeit meine bezüglichen Erfahrungen dahin, „dass in der zuletzt erwähnten Vermehrung unserer Thiere doch nicht, wie v. Kennel vermuthete und auch ich anzunehmen geneigt war, eine blosse Augmentation, sondern eine wirkliche Propagation vorliege, wie schon von Bülow behauptet worden ist". Heute bin ich von der Richtigkeit der Bülow'schen Auffassung vollkommen überzeugt; ich bin aber auch davon überzeugt, dass die Erscheinungen der Selbstzerstücklung bei *Lumbriculus* nichts anderes als Propagationsacte dieses Thieres darstellen, die allerdings vorzeitig durch gewisse äussere Reize ausgelöst werden.

Dass dem in der That so sein müsse und die Selbstzerstücklung keinesfalls die jeder Zeit vorführbare Reaction einer nahezu beispiellosen Empfindlichkeit dieses Thieres sein könne, erweist eine einfache Ueberlegung, sobald man einmal das Thatsächliche in dieser Sache von gewissen Annahmen scheidet. Bei einem derartigen Verfahren ergiebt sich Folgendes: Thatsache ist, dass

1) Lumbrikeln in Folge äusserer, selbst geringfügiger Reize sich in 2 (selten mehr) Stücke zertheilen;

2) andere Individuen dieser Art bei denselben, aber auch gesteigerten Reizen unzertheilt bleiben;

3) wieder andere Individuen gerade im Zustande vollkommener äusserer Ruhe, also unter Umständen, die Reize überhaupt ausschliessen, eine sogar rege Zertheilung darbieten.

Bei so gegensätzlichem Verhalten gewinnt die Frage der Häufigkeit der drei verschiedenen Erscheinungsgruppen naturgemäss besonderes Gewicht; und da kommen wir zu der überraschenden Einsicht, dass die Zahl der in Gruppe 1 gehörigen Fälle den übrigen Vorkommnissen und zwar jeder der beiden Gruppen 2 und 3 gegenüber eine verschwindend kleine ist, so dass es nicht wohl angeht, *Lumbriculus* als ein Thier zu bezeichnen, dessen Sensorium ausserordentlich reizbar wäre. Es ist kein seltenes Vorkommniss in der Wissenschaft, dass besonders auffällige Erscheinungen eben wegen ihrer Auffälligkeit eine weit über ihre thatsächliche Bedeutung hinaus-

greifende Tragweite erlangen. So ist es offenbar mit der Selbstzerstücklung und der darauf hin behaupteten besondern Sensibilität von *Lumbriculus* auch gegangen. Verfolgt man nämlich die letztere Vorstellung bis zu ihrem Ursprung bei BONNET, so erkennt man, dass dieselbe nichts anderes als eine von diesem Forscher aufgestellte Hypothese bedeutet, die zudem nicht eimal von den paar Fällen von Selbstzerstücklung hergeleitet war, die BONNET in den vielen Jahren seiner Beschäftigung mit Lumbrikeln beobachtet hat, sondern vornehmlich den zahlreichen Thatsachen verstümmelter und in Reparation begriffener Individuen als Erklärung zu Grunde gelegt wurde.

Das Gesagte lehrt unzweideutig, dass die Selbstzerstücklung weit mehr als ein ausnahmsweises Verhalten denn als die Norm anzusehen ist, ferner aber auch, dass die unsern Thieren zugesprochene hochgradige Empfindlichkeit eine übertriebene Annahme ist, die wohl den Eintritt der Selbstzerstücklung verständlich machen könnte, niemals aber das unendlich häufigere Ausbleiben derselben und gerade dadurch auch für das Auftreten dieser Erscheinung der entscheidenden Beweiskraft entkleidet wird. Mit Nothwendigkeit gelangen wir so zu der Vorstellung, dass das Auftreten oder Unterbleiben der in der Selbstzerstücklung zu Tage tretenden Reaction auf Impulse der Aussenwelt von dem innern Gesammtzustand, der Disposition der Thiere abhängen muss, die Erscheinung der Selbstzerstücklung selbst demnach nur von innen heraus bewirkt werden und nicht der stete, jeder Zeit durch äussere Reize auslösbare Reflex eines perpetuell hochgradigen Sensoriums unserer Würmer sein kann. Giebt man dies zu und hält sich vor Augen, dass in den bei Ausschluss äusserer Reize so zahlreich vor sich gehenden Theilungen von *Lumbriculus* im Grunde — was den Erfolg betrifft — dieselbe Erscheinung wie die Selbstzerstücklung vorliegt, so wird man in der letztern ebenso wie in jenen Theilungen Zeugungsacte erblicken müssen, die eben nur durch äussere Impulse zu vorzeitiger Auslösung kommen. Und dass die in Rede stehenden spontanen Theilungen als Propagationsacte unseres Wurmes aufzufassen sind, scheint mir, auch abgesehen von den Ergebnissen der Experimente BÜLOW's, durch die Befunde an den Thieren meiner Zuchtaquarien völlig ausser Zweifel gestellt zu sein.

Das Facit der vorstehenden Erörterungen lässt sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1) *Lumbriculus* besitzt neben der geschlechtlichen die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Quertheilung.

2) Die Erscheinungen der sog. Selbstzerstücklung sind vorzeitig ausgelöste Fortpflanzungsacte.

3) Das *Lumbriculus* zugeschriebene ungewöhnliche Maass habitueller Sensibilität ist eine Fiction.

Im Anschluss hieran möchte ich noch darauf hinweisen, dass weitaus die meisten Reparationsvorkommnisse, die man in der warmen Jahreszeit an Lumbrikeln antrifft, ursächlich gewiss auf erlittene Verluste zu beziehen sind. Dies ergiebt zur Evidenz jeder Vergleich der Befunde an Lumbrikeln von verschieden beschaffenen Fundstellen. Da lässt sich unschwer erkennen, dass das procentuale Verhältniss der reparirenden Würmer zu den unverletzten Individuen derselben Fundstellen hauptsächlich von zwei Factoren abhängt, einmal und insbesondere von der Bodenbeschaffenheit des Aufenthaltsorts und dann von der Anwesenheit mehr oder weniger zahlreicher Feinde unserer Thiere. Dort, wo der Wassergrund von Schlamm dicht bedeckt ist, die Lumbrikeln also den grössten Theil ihres Körpers versenken und jeden Augenblick ganz in den schützenden Schlammgrund sich zurückziehen können, ist die Zahl der reparirenden Individuen stets gering; wo hingegen der Untergrund nur spärlichen Schlamm führt oder desselben völlig entbehrt, kann man sicher sein, dass die Ausbeute an unverletzten Würmern eine ungemein bescheidene sein wird. Aehnlich verhält es sich mit dem Fehlen, bezw. Vorhandensein mehr oder weniger zahlreicher Feinde unserer Thiere; allerdings ist der Einfluss dieses Factors von geringerer Bedeutung in solchen Fällen, in welchen die Beschaffenheit des Bodengrundes so günstig ist, dass den Würmern jeder Zeit gute Verstecke zu Gebote stehen. Aus einem seither eingegangenen Tümpel der Umgebung von Strassburg erhielt ich wiederholt immer nur intactes Material, darunter sogar die grössten Exemplare, die mir je zu Gesicht gekommen sind, Thiere von mehr als einem Dutzend Centimeter Länge; die eingehendere Durchmusterung dieser Localität ergab neben den günstigsten Bodenverhältnissen das absolute Fehlen jeglicher Feinde der Lumbrikeln.

3. Ueber die Geschlechtsverhältnisse von *Lumbriculus*.

Bekanntlich sind geschlechtlich differenzirte Individuen von *Lumbriculus* Raritäten. Vejdovský fand nur einmal Geschlechtsthiere, aber zu einer Zeit, in der sich die Geschlechts-

organe in der Degeneration begriffen erwiesen — Ende April (1876). „In andern Frühlings-, Sommer- und Herbstmonaten gelang es mir niemals“ — berichtet der genannte Forscher weiter — „die geschlechtsreifen Thiere zu Gesicht zu bekommen, so dass es höchst wahrscheinlich ist, dass diese Thiere erst im Winter — gleich dem *Rhynchelmis* — Geschlechtsorgane entwickeln. Auch ist es mir nicht bekannt, dass *Lumbriculus variegatus* von andern Forschern in geschlechtlichem Zustande beobachtet worden wäre.“ Zu letzterer Bemerkung ist anzuführen, dass in GRUBE's Diagnose angegeben wird: „Cingulum nullum; vulvae insignes nullae.“ Auch giebt GRUBE an, dass er die Eier unseres Wurmes „im Frühjahr gesammelt und die Entwicklung der Jungen verfolgt“ habe[1]). BÜLOW giebt Folgendes an: „Geschlechtsreife Thiere müssen sehr selten sein, denn unter den mehr als 1000 Exemplaren, welche ich zu beobachten Gelegenheit hatte, habe ich nur zwei mit deutlich entwickelten Generationsorganen gefunden, wie sich aus den papillenförmig vorspringenden Mündungen der Receptacula seminis und der weisslichen Farbe der nächstfolgenden Segmente ergab. Leider machte ich diesen Fang zu einer Zeit, als ich auf die Anatomie des Wurmes noch kein besonderes Gewicht legte, und noch niemals ist es mir gelungen, durch künstliche Theilung Lumbriculi zu erziehen, welche später Geschlechtsorgane entwickelt haben.“ F. BEDDARD, der neueste Monograph der Oligochäten, beschränkt sich auf die Bemerkung: „The reproductive organs have not yet been properly described.“ Inzwischen hatte HESSE auf Grund dreier Exemplare mit entwickelten Geschlechtsorganen eine genauere Darstellung des Geschlechtsapparats unserer Thiere geliefert. Diese 3 Stücke wurden von HESSE unter etwa 100 Individuen gefunden, die ihm Anfang April (1894) aus der Umgebung von Stuttgart gesandt worden waren. Die Geschlechtsorgane waren so weit entwickelt, „dass alle Theile vorhanden waren; doch war die Ausbildung im Einzelnen noch nicht ganz vollendet“. Unter Bezugnahme auf die oben mitgetheilte Beobachtung VEJDOVSKÝ's meint HESSE: „Hält man diese Angabe mit der meinen zusammen, so wird es wahrscheinlich, dass gerade die Frühlingsmonate, etwa März und April, es sind, wo die Geschlechtsreife eintritt.“ Mir selbst war es während der ganzen Zeit meiner Beschäftigung mit *Lumbriculus* nicht vergönnt, in geschlechtlicher Ausbildung oder Rück-

1) Die hierüber von GRUBE in Aussicht gestellte Arbeit ist, soviel ich weiss, nie erschienen, was um so bedauerlicher ist, weil dadurch seine Angabe gerade die Umstände vermissen lässt, die für ihre Beurtheilung und Verwerthung unerlässlich sind.

bildung begriffene Individuen zu Gesicht zu bekommen, geschweige denn typisch geschlechtsreife Würmer. Unter diesen Umständen dürfte es befremdlich erscheinen, dass ich mich nicht einfach auf die Mittheilung meiner negativen Erfahrung beschränke. Dass ich dies nicht thue, hat in der That seinen besondern Grund; ich habe denselben auch schon Eingangs dieser biologischen Erörterungen bezeichnet. Dort sagte ich: es war mir aufgefallen, dass die Lumbrikeln, je später im Jahre sie eingefangen wurden, desto kleiner zu sein pflegten, und ferner, dass in derselben Weise auch ihre Häufigkeit, statt, wie zu erwarten stand, zuzunehmen, abnahm. Bei dem Dunkel, das heute noch über den Geschlechtsverhältnissen von *Lumbriculus* liegt, drängte sich mir von selbst der Gedanke an einen eventuellen Zusammenhang jener Erscheinungen mit dem Eintreten der geschlechtlichen Ausbildung unserer Thiere auf. Ich hegte die Hoffnung, dass es mir gelingen werde, die aus der herbstlichen regen Theilung hervorgehende kleinere Generation von Lumbrikeln zur Entwicklung der Geschlechtsorgane bringen zu können. Meine Bemühungen waren nun allerdings gleich denen Bülow's erfolglos, allein ich glaube guten Grund zu der Annahme zu haben, dass dies nur durch den Mangel der natürlichen Bedingungen, die ich ihnen in meinen kleinen Aquarien nicht zu bieten vermochte, verschuldet war. Die bisher vorliegenden vereinzelten Beobachtungen über Geschlechtsthiere von *Lumbriculus* weisen meines Erachtens nicht, wie Hesse will, auf die ersten Frühlingsmonate (März, April), sondern, was schon Vejdovský vermuthete, auf den Winter als die Zeit der Geschlechtsreife und sexuellen Fortpflanzung hin. Unter dieser Voraussetzung begreift es sich, weshalb im Frühjahr, sobald die Wärme siegreich vordringt, die zu Tage kommenden Lumbrikeln bereits eine ansehnliche Grösse zeigen, und man versteht, wie so es kommt, dass die im ersten Frühjahr gelegentlich beobachteten Geschlechtsthiere so vereinzelte Erscheinungen darstellen. Dazu tritt noch ein weiterer Umstand. Wenn nämlich die geschlechtliche Fortpflanzung bei unsern Würmern thatsächlich im Winter, etwa gegen Ende desselben erfolgt[1]), so muss man annehmen, dass sie im Verborgenen, wenn die Thiere sich bereits vollständig in den schlammigen

1) Der Zeitpunkt des Eintritts der Geschlechtsreife wird wohl innerhalb gewisser Grenzen von äussern Umständen, insbesondere den klimatischen Verhältnissen abhängig und deshalb an verschiedenen Orten verschieden sein.

Grund zurückgezogen haben, stattfindet. Trifft dies zu, so wird es durchaus verständlich, dass die Geschlechtsgeneration von *Lumbriculus* bis heute so zu sagen unbekannt geblieben ist und der Bau der Geschlechtsorgane nur aus versprengten Spätlingen erkannt werden konnte. Dann ist es auch klar, warum BÜLOW's und meine Hoffnungen, gegen den Winter hin Geschlechtsthiere zu erziehen, fehl schlugen, ja fehl schlagen mussten: es lebten unsere Versuchsthiere eben unter völlig andersartigen als den für die geschlechtliche Ausbildung gesetzmässigen Bedingungen. Damit stimmt auch aufs beste die auffällige Thatsache, dass die in den Zuchtaquarien im Herbst auf ungeschlechtlichem Wege erzeugte Generation kleinerer Lumbrikeln, trotzdem sie unter denselben Verhältnissen wie in der warmen Jahreszeit gehalten wurden, niemals über den Winter hinaus erhalten werden konnte; die Thiere gingen, gleich viel ob man sie warm oder kalt hielt, ohne erkennbare äussere Veranlassung zu Grunde. In diesem Verhalten kann man doch wohl nur ein aus innern Ursachen fliessendes Geschehen erblicken, das in Folge des Ausfalls der für die normale Weiterbildung unserer Thiere zum geschlechtlichen Zustand erforderlichen Bedingungen eintritt. Mit der vorgetragenen Auffassung steht weiterhin auch die andere interessante Erfahrung in Einklang, dass die im Herbst fassbaren, offenbar aus Theilungen hervorgegangenen kleinern Lumbrikeln trotz der damit gegebenen naturgemässen Individuenvermehrung immer spärlicher werden; sie ziehen sich eben höchst wahrscheinlich mehr und mehr in die tiefern Schlammschichten zurück, um dort der Geschlechtsreife entgegenzugehen.

Der Umstand, dass anscheinend regelmässig die in den Zuchtaquarien sich selbst überlassenen Lumbrikeln im Herbst in rege Theilung geriethen und eine Generation von Würmern hervorgehen liessen, die erheblich unter der mittlern Grösse dieser Thiere zurückblieben, sowie die schon oben angegebene Thatsache, dass die frisch eingesammelteu Individuen, je später im Jahr sie gefangen, desto kleiner sich präsentiren, machen es in hohem Maasse wahrscheinlich, dass der Spätherbst die bevorzugte Zeit der Theilungsreife und damit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unserer Thiere darstellt. Leider fehlen Angaben über die Grössenverhältnisse der beobachteten Geschlechtsthiere von *Lumbriculus* durchweg, und so muss es dermalen dahingestellt bleiben, ob in der Entwicklung der Lumbrikeln ein gesetzmässiger Wechsel von ungeschlechtlich und geschlechtlich sich

fortpflanzenden Generationen stattfindet, was nach den vorliegenden Erfahrungen keineswegs unwahrscheinlich wäre, oder ob dies nicht der Fall ist.

Zur Reparation des Vorderendes.

I. Standpunkt und allgemeine Uebersicht.

Seit ich meine Studien über die Reparationsprocesse der höhern Würmer (Anneliden) mit *Lumbriculus* begonnen und über die ersten Ergebnisse dieser Untersuchungen vorläufig berichtet habe (1893), ist auf dem in Rede stehenden Forschungsgebiet in so fern eine erfreuliche Wendung eingetreten, als demselben in stetig steigendem Maasse ein allgemeineres Interesse zugewendet wird. Dies erklärt sich aus der seither erwachten Theilnahme, die auf embryologischer Seite der Frage nach dem Verhältniss der monogonen und reparativen Neubildung thierischer Organe zu deren ontogenetischer Entstehung entgegengebracht wird. Bedeutet doch die Anerkennung dessen, dass jenes Verhältniss überhaupt eine (noch dazu) offene Frage in sich schliesse, gegenüber den noch vor wenigen Jahren als ganz selbstverständlich hingenommenen Anschauungen, nach welchen, wie Semper aussprach, „kein Glied eines Thierkörpers auf zweierlei typisch verschiedene Weisen innerhalb homologer Gruppen entstehen könne“, schon eine wesentliche Sinnesänderung in den betheiligten Kreisen. So wurden nun in rascher Folge von verschiedenen Seiten her Untersuchungen in Angriff genommen, deren Absicht von vorn herein mit vollem Bewusstsein auf den springenden Punkt des Problems gerichtet war, auf die Frage, ob die Keimblätterlehre, die auf dem Gebiete der ontogenetischen Forschung eine, wie es scheinen mochte, unbestreitbare Herrschaft errungen hatte, auch für die Processe der monogonen und reparativen Organogenese Gültigkeit beanspruchen dürfe. Bedauerlicher Weise kann nun freilich nicht gesagt werden, dass die bezüglichen neuern Arbeiten, wenigstens im Bereich der Oligochäten, ja nicht einmal für die uns hier zunächst interessirende Gruppe der Limicolen, zu einem auch nur einigermaassen befriedigenden Einvernehmen unter den betheiligten Forschern geführt hätten; man muss im Gegentheil constatiren, dass fast jede neue Abhandlung auf diesem Felde Angaben und Deutungen bringt, welche mit den vorher gewonnenen Erfahrungen und Einsichten wenig oder

gar nicht in Einklang gebracht werden können, ja gar nicht selten mit diesen geradezu in Widerspruch stehen. Es bedarf keiner besondern Begründung, dass so weit gehende Differenzen in den Beobachtungsergebnissen nicht leichthin mit der Verschiedenheit der zur Untersuchung herangezogenen Objecte erledigt werden dürfen; die Gründe für jene unerfreulichen Differenzen liegen tiefer und zwar wohl in erster Linie in den nicht unerheblichen Schwierigkeiten, welche der Gegenstand selbst in reichem Maasse der Untersuchung und damit natürlich auch der Deutung der erhaltenen Befunde darbietet, so dass in letzterer Hinsicht hier mehr als anderswo der subjective Standpunkt des Autors zur Geltung kommen kann. Vorsicht und Zurückhaltung in der Bestimmtheit und Zuversicht, mit welchen die gewonnenen Resultate dargestellt und verwerthet werden, scheinen mir daher bei unserm Gegenstande durchaus unerlässlich zu sein. Ich möchte hoffen, wenigstens in dieser Hinsicht mich in der folgenden Darstellung von Verfehlungen frei gehalten zu haben.

Wie schon bemerkt wurde, ist in den letzten Jahren eine grössere Anzahl von Arbeiten, die sich mit Reparationsprocessen bei Würmern beschäftigen, veröffentlicht worden; es ist nun selbstverständlich nicht möglich, auf alle diese Untersuchungen hier sofort einzugehen, ich muss vielmehr aus nahe liegenden Zweckmässigkeitsgründen für die folgende Schilderung der reparativen Vorgänge bei *Lumbriculus* mich auf diejenigen Arbeiten beschränken, welche von limicolen Oligochäten berichten und meinen Gegenstand unmittelbar berühren[1]). Die übrige hierher gehörige und bereits recht umfangreiche Literatur sowie sonstige einschlägige Abhandlungen werden daher erst im zweiten Theil dieser Studien entsprechende Berücksichtigung finden. Für das Folgende kommen demnach hauptsächlich die Arbeiten der jüngsten Zeit, die von Rievel, Hepke und Haase, in Betracht, auf deren Angaben ich auch steten Bezug nehmen werde.

Ehe ich die Vorgänge der reparativen Neubildung bei *Lumbri-*

---

1) Deshalb habe ich auch die Bezugnahme auf die von den regenerativen Processen (bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung) gewisser limicoler Anneliden, wie *Chaetogaster* und *Nais* (Semper), *Ctenodrilus* (v. Kennel und Graf Zeppelin), *Aeolosoma* (Vejdovský) und neuestens wieder *Chaetogaster* (v. Bock) handelnden Arbeiten dem zweiten Theil vorbehalten, was ich, um Missverständnissen vorzubeugen, hiermit ausdrücklich anmerke.

culus, zunächst im Bereich des Vorderendes, schildere, habe ich an dieser Stelle noch einige allgemeine, auf die Reparation des Kopfstücks bezügliche Bemerkungen vorauszuschicken.

Oben wurde bereits hervorgehoben, dass Wärme, guter Ernährungszustand und bedeutende Grösse die Reparation in zweifacher Hinsicht befördern, indem bei solch günstigen Verhältnissen sowohl der Eintritt der Neubildungsvorgänge früher erfolgt, als auch diese selbst rascher verlaufen. In letzterer Beziehung vornehmlich bestehen überdies neben jenen Einflüssen noch beträchtliche Schwankungen individueller Natur, die offenbar lediglich von der persönlichen Qualification (Disposition der einzelnen Würmer) abhängen. Die zahlreichen Angaben Bonnet's und Bülow's lassen dies bereits erkennen, wenn auch nicht in der erheblichen Amplitude, die sich mir darbot und eine Zeitspanne von einer Woche bis zu einem Monat und auch darüber umfassen kann. Diese Grenzbestimmung bezieht sich allerdings nur auf die Reparation, in so fern durch dieselbe das neue Vorderende gebrauchsfertig hergestellt wird und auch thatsächlich in Function tritt. Im Ablauf der Reparation lassen sich indess allgemein zwei Perioden unterscheiden, von welchen die erstere die specifischen Reparationen, also die reparative Organogenese umfasst (organogenetische Periode). Spricht man von Reparation schlechtweg, so meint man damit in der Regel die erstere Periode. Die Egalisirungsperiode bietet hinsichtlich ihres zeitlichen Umfangs zwar ebenfalls beträchtliche Schwankungen dar, erfordert aber merkwürdiger Weise einen nicht selten sogar erheblich grössern Zeitaufwand als die eigentlichen Reparationen. Der Zeitpunkt des Abschlusses der Egalisirung lässt sich bei *Lumbriculus* für den Kopftheil leicht feststellen, weil das normal gestaltete Vorderende dieser Würmer durch dunkelgrünes Pigment eine charakteristische Färbung erhält, die, wie schon Vejdovský angab, constant ist, weil unabhängig von der Beschaffenheit des Aufenthaltsortes, wodurch die sonstige Körperfärbung unserer Thiere bekanntlich in hohem Maasse beeinflusst wird.

Die mannigfachen Schwankungen, welche die Reparationsvorgänge bei Herstellung eines neuen Vorderendes zeigen, machen es natürlich unmöglich, einen sicheren Zeitpunkt anzugeben, in welchem man dieses oder jenes Organ auf einer bestimmten Stufe der Ausbildung antreffen könne; deshalb ist es stets mehr oder weniger ein Spiel des Zufalls, ob man nach ungefähren Schätzungen zu einer bestimmten Zeit den gewünschten Befund auch thatsächlich in den Schnitten vor-

findet[1]). Indess wäre es irrig, aus den angeführten Verhältnissen abzuleiten, dass die Reparationsprocesse sich nicht in durchaus gesetzmässiger Folge vollzögen, vielmehr giebt sich im Ablauf derselben ganz ausnahmslos eine unverrückbare Zeitfolge kund, die allerdings im Einzelnen jene strengere Regelmässigkeit vermissen lässt, die die ontogenetische Entwicklung auszeichnet, ein Verhalten, welches auch HESCHELER an den von ihm untersuchten terricolen Oligochäten wahrgenommen hat: „Ich habe durchaus den Eindruck" — sagt unser Autor von den Vorgängen der Reparation —, „dass diese letztern sich nicht mit der Regelmässigkeit abspielen, die uns eine embryonale Entwicklung zeigt." Jene Zeitfolge besteht bei *Lumbriculus* in der Hauptsache darin, dass nach Verschluss der Wunde (Wundheilung) zunächst ein Wucherungsprocess beginnt, der andauernd reichliches, zur Reparation der Organe dienendes Zellenmaterial liefert. Dieses wird in der Weise verwendet, dass zuerst die Neubildung des Nervensystems, insbesondere des Gehirns eingeleitet wird, sodann Schlund und Mund (Vorderdarm) hergestellt werden, und endlich unter Vorantritt des neuen Bauchmarks die Segmentirung des Reparats erfolgt. Da diese Processe meist längere Zeit zu ihrem Vollzug bedürfen, ist es natürlich unvermeidlich, dass sie mannigfaltig in einander greifen. Mancherlei Abweichungen bedingen dabei die verschiedenartigsten Combinationen, die nun wieder ihrerseits die Gestaltung des Gesammtbildes der Reparation beeinflussen[2]); überall indess ist wenigstens der Rhythmus des reparativen Geschehens derselbe, die reparative Organogenese beginnt mit der Bildung

1) Ich habe daher auch in der folgenden Darstellung Zeitangaben durchaus unterlassen; die daraus resultirende Unbestimmtheit der zeitlichen Verhältnisse im Ablauf der mannigfaltig in einander greifenden Reparationsvorgänge entspricht eben dem thatsächlichen Verhalten. Um dies besonders deutlich hervortreten zu lassen, habe ich übrigens in die Tafelerklärung genaue Altersangaben der den Abbildungen zu Grunde liegenden Reparate aufgenommen.

2) Insbesondere gilt dies vom Bauchmark, dessen Reparation, obgleich sie frühzeitig in Angriff genommen wird, zur völligen Fertigstellung doch weitaus die längste Zeit erfordert, so dass die Ausbildung desselben bald mehr, bald weniger bis nahe an den Abschluss der organogenetischen Periode heranreicht. Auch der Zerfall des Bauchmarks in discrete Ganglienpaare kann auf sehr verschiedenen Entwicklungsstufen dieses Organs erfolgen. Kleine zeitliche Verschiebungen im Zusammenspiel der reparativen Processe sind überhaupt so allgemein, dass keine Reparation der andern völlig gleicht.

der Gehirnganglien und schliesst mit der Segmentirung des Reparats ab — was noch folgt, sind, wie gesagt, fast lediglich einfache Wachsthumsvorgänge behufs Egalisirung auf die normale Grösse und Beschaffenheit. Dabei ist allerdings an die oben schon in anderm Zusammenhang gemachte Aussage zu erinnern, dass das Wachsthum des Reparates nicht selten den Differenzirungsprocessen vorauseilt — nur ganz ausnahmsweise ist das Umgekehrte der Fall —, so dass aus der Grösse der Reparate ein sicherer Schluss auf den Grad ihrer innern Ausbildung nicht gezogen werden kann.

Aus dem Gesagten ergiebt sich der Gang unserer folgenden Darstellung von selbst. Der erste Abschnitt hat die Wundheilung zu schildern, ein zweiter den Zellenwucherungsprocess, der das Material für die Reparation der Organe liefert, darzulegen, ein dritter ferner die reparative Organogenese selbst in ihrer gesetzmässigen Zeitfolge vorzuführen, ein vierter endlich die Egalisirungsperiode kurz zu charakterisiren.

II. Die Reparationsprocesse.

1. Wundheilung.

Die in Folge der Zerschneidung entstandenen, des Vordertheils entbehrenden, also kopflosen Wurmstücke sinken meist sofort nach der Operation zu Boden und bleiben auf dem Grunde des Gefässes manchmal so ruhig liegen, dass man sie am folgenden Morgen genau an denselben Stellen und in derselben Lage wiederfindet, in welchen sie Tags zuvor verlassen worden waren. Sobald die Wunde vollkommen geheilt ist und die Reparation begonnen hat, wird das Gebahren der Thiere allmählich lebhafter, doch sind die Bewegungen noch erheblich träger als im normalen Zustand. Ausnahmslos ist das die Wundfläche tragende Ende beim Schwimmen und Schlängeln nach vorn gerichtet, somit die Polarität des Wurmstückes stets gewahrt. Ist die Reparation so weit vorgeschritten, dass wieder Nahrung aufgenommen werden kann, so benehmen sich die Thiere sehr bald wie unverletzte.

Unmittelbar nach der Durchschneidung der Würmer bieten die Schnittflächen — und das gilt in gleichem Maasse von den Schnittflächen des vordern wie hintern Stückes — offene Wunden dar, die aber nicht der ganzen Ausdehnung des Querdurchmessers entsprechen, sondern einen erheblich kleinern Umfang zeigen (Taf. 41, Fig. 1). Dies kommt daher, dass in demselben Augenblick, in dem der durchtrennende Schnitt vollzogen

ist, die freien Wundränder durch die Thätigkeit des Hautmuskelschlauchs einander rasch genähert werden und so die Ausdehnung des Wundareals reducirt wird. Dieses Verhalten erklärt zunächst die Thatsache, dass die Einbussen an Körpersubstanz, welche mit der operativen Durchtrennung unvermeidlich verbunden sind, bei *Lumbriculus* in der Regel geringfügig sind. Der Blutverlust ist meist recht unbedeutend und die Einbusse an geformten Bestandtheilen auf wenige Zellen des Körper- und Darmepithels sowie etliche Bindegewebselemente und Chloragogenzellen beschränkt, also ebenfalls nicht sehr erheblich. Das angegebene Verhalten der Schnittränder bedingt ferner naturgemäss eine Verlagerung gewisser Organtheile unmittelbar hinter der Schnittfläche; hier erscheint der Hautmuskelschlauch, insbesondere die freien Enden seiner Längsmuskeln, und im Gefolge desselben die Epidermis der Hauptaxe (Längsaxe) zu einwärts gekrümmt und der Stumpf des Bauchmarks dorsalwärts gegen den Darm hin verlagert (Taf. 41, Fig. 1 u. 2).

Es ist klar, dass die Durchschneidung eines Wurms einen plötzlichen und ungemein tief greifenden Eingriff in dessen Bau und Leben bedeutet, indem ein bestehender und unerlässlicher Gleichgewichtszustand jäh vernichtet wird; kann es demnach nicht wunderbar erscheinen, wenn auch die Reaction des Thiers eine entsprechende ist, so erweist sich diese noch überdies alsbald nutzbringend für den Wurm, da durch das Zusammenschnellen der Wundränder ein, wenn auch unvollkommner, Verschluss der Wunde bewirkt wird, immerhin ausreichend, um schädigende grössere Substanzverluste hintan zu halten.

Ein fast gleiches Verhalten wie *Lumbriculus* — wenigstens in der Hauptsache — zeigt nach Rievel *Nais proboscidea* und nach Hepke *Nais elinguis.* Der letztere Autor äussert sich darüber ausführlicher: „Zunächst findet eine heftige Contraction der Circularmuskelfasern statt, welche in der Nähe der Durchschneidungsstelle gelegen sind. In Folge dessen werden die Wundränder der Körperwand, die in ihrer Gesammtheit ungefähr einem Kreise entsprechen, einander so sehr genähert, dass die Leibeshöhle des Thiers gegen das umgebende Medium hin vollständig abgeschlossen erscheint. Einige Zellen der Epidermis, welche durch den Schnitt etwas gelockert worden waren, dem Wundrand ein zerfetztes Aussehen verleihen und auch dem sofortigen festen Verschluss der Wunde hinderlich sind, werden bald abgestossen, so dass von denselben schon nach wenigen Stunden nichts mehr zu sehen ist und das betreffende Körperende dann eine

mehr oder weniger glatte Aussenfläche besitzt.“ Anders ist nach den Beobachtungen Haase's das Bild, das der durchschnittene *Tubifex* gewährt. „Nach der Operation tritt kein sehr baldiger Wundverschluss ein, was wohl mit der weniger stark ausgebildeten Musculatur von *Tubifex* zusammenhängt. Beobachtet man durchschnittene Thiere unter der Lupe, so bemerkt man sehr deutlich, dass bei der Operation ein ziemlich erheblicher Bluterguss stattfindet; allem Anschein nach hält die Blutung noch eine geraume Zeit an, da man in ganz jungen Stadien immer verhältnissmässig grosse Reste geronnenen Blutes findet.“

Die Zusammenziehung der Wundränder führt Hepke, wie oben mitgetheilt ist, auf die „heftige Contraction der Circularmuskelfasern“ zurück; für Rievel dagegen ist es besonders die Längsmusculatur, welche jene Contraction bewirkt; „hierdurch werden die Blutgefässe so comprimirt, dass der Körper wenig an Säften verliert“. Von *Tubifex* berichtet Haase, dass derselbe Effect hier dadurch erzielt wird, „dass das Körperepithel sich einwärts krümmt, sich gegen den Darm legt und damit die Oeffnung abschliesst, ferner, dass das austretende Blut gerinnt und damit ein Weiterausströmen verhindert“. Nach meinen Erfahrungen an *Lumbriculus* beruht die Verengerung der Wundöffnung in erster Linie auf der Action der Ringmusculatur, wobei jedoch eine unterstützende Wirkung durch die Contraction der Längsmuskelfasern keinesfalls in Abrede gestellt werden kann, wenngleich der Antheil der letztern an der Wundverkleinerung zweifellos ein beträchtlich geringerer ist als der der Circularmusculatur. Bei diesen Vorgängen wird das Körperepithel passiv durch den Hautmuskelschlauch nach einwärts gezogen.

Von besonderm Interesse ist das Verhalten des Darms an der Wundstelle unmittelbar nach der Durchschneidung. Die Schnittränder des Verdauungsrohrs nähern sich einander ebenfalls wie die der äussern Körperwandung — was durch die Contraction der Darmmuscularis, nebenher wohl aber auch passiv durch die kräftige Contraction der Ringmusculatur bewerkstelligt werden mag — und kommen meist rasch zur Berührung, weshalb man niemals ein richtiges Klaffen des Darms an der Wundfläche wahrzunehmen vermag (Taf. 41, Fig. 1 u. 2). Die durch den operativen Eingriff erzeugte Darmöffnung wird also fast sofort und zwar zunächst durch die Schnittränder des Darmrohrs selbst verschlossen. Abweichungen von diesem Verhalten sind selten und beziehen sich lediglich darauf, dass der geschilderte Ver-

schluss, an sich ja unvollkommen, nur in sehr lockerer Form und etwas verzögert zu Stande kommt.

Das bezügliche Verhalten des Darms bei den Naiden stimmt mit dem von *Lumbriculus* im Wesentlichen überein. RIEVEL giebt ausdrücklich an, dass die durchtrennten Wände des Darms von *Nais proboscidea* sich an einander legen, und HEPKE berichtet über *Nais elinguis*: „Gleichzeitig mit dem schnellen Verschluss dieser Wundränder findet auch eine Contraction des Darms statt, welche zur Folge hat, dass das Lumen desselben durch Zusammentreten seiner Wundränder, die auch hier einen Kreis repräsentiren, ausser Communication mit der Leibeshöhle tritt.“ *Tubifex* zeigt hierin nach HAASE ein etwas abweichendes Verhalten, indem bei diesem Wurm durch die starke Contraction des Hautmuskelschlauchs die Körperwand so sehr verkürzt wird, „dass der Darm ein Stück über dieselbe hinausragt“. Wesentlich ist dieser Unterschied nicht, denn auch bei *Lumbriculus* kann man gelegentlich ein geringes Vorquellen des Darms gleich nach der Operation beobachten, wenngleich derartige Vorkommnisse hier Ausnahmen darstellen.

Seltsamer Weise befinden sich meine Beobachtungen zum grossen Theil gerade mit den Angaben derjenigen Forscherin in scharfem Widerspruch, die sich mit demselben Object wie ich, mit *Lumbriculus*, beschäftigt hat. H. RANDOLPH sagt: „The contraction is most marked in the longitudinal muscles, and the effect is to draw over at their free end the other layers of the body-wall and of the wall of the alimentary canal to which they are attached. The outer wall is curved inward, and the wall of the intestine outward, so as to almost or quite shut in the coelomic cavity of the end somite. The flow of blood from the broken ends of the vessels is very quickly checked, a result possibly of the great contraction which may be imagined to extend also to the walls of the blood vessels.“ Angesichts des schroffen Gegensatzes, in dem die beiden ersten Angaben dieser Ausführungen zu meinen Erfahrungen stehen, scheint es mir ein ziemlich aussichtsloses Unternehmen, zwischen unsern beiderseitigen Angaben einen Ausgleich versuchen zu wollen; indess möchte ich immerhin darauf hinweisen, dass vielleicht gelegentliche erheblichere Differenzen in den Contractionsgrössen der Darmmuscularis und des Hautmuskelschlauchs, die wohl vorkommen könnten, die einander so entgegengesetzten Befunde von RANDOLPH und mir verständlich zu machen vermöchten.

Bald nach den geschilderten Vorgängen breiten sich die im Um-

kreis der Darmwunde heraus geflossenen zelligen Elemente und auch bei der Durchschneidung aus dem Zusammenhang gerathene Darmzellen — soweit derartige Theile nicht sofort abgestossen wurden — in wechselnder Zahl und Mischung als eine unregelmässig gestaltete Masse in Form einer dünnen Platte oder Haube wie eine schützende Hülle über die Wundstelle aus (Taf. 41, Fig. 1) und stellen so einen verhältnissmässig vollkommenen Wundverschluss her, der aber doch nur eine provisorische Bedeutung besitzt, weil die Elemente desselben in der Regel rasch zu Grunde gehen.

Oft schon nach wenigen Stunden erfolgt sodann der definitive Verschluss zunächst des Darmrohrs durch innige Aneinanderlagerung (Verklebung) der Wundränder desselben, wobei die Darmzellen an der kritischen Stelle sich so zu einander lagern, wie sie eben (Taf. 41, Fig. 3) gerade liegen, was an der Lage ihrer Kerne deutlich zu erkennen ist. Die Abgrenzung des Darmcanals im Bereich der Verschlussregion gegenüber dem übrigen Gewebe wird zu dieser Zeit besten Falls nur durch eine äusserst verschwommene Contour angedeutet (Taf. 41, Fig. 3), weil die äussere Begrenzung des Verdauungsrohrs an dieser Stelle lediglich von den freien äussern Flächen der Darmzellen gebildet wird, die natürlich keine charf contourirte Abschliessung des Darms nach aussen gestatten, zudem auch die Darmmuscularis hier fehlt. Bei der Operation wird ja auch diese durchtrennt und dadurch zur Contraction veranlasst. Die Zurückziehung der Muscularis bedingt aber nicht nur den eben bemerkten Mangel derselben an der Wundstelle, sie bewirkt auch, dass sich das Verdauungsrohr bald mehr, bald weniger weit von der Schnittfläche zurückzieht (Taf. 41, Fig. 3 u. 4). Dieses Verhalten des Darms wird niemals vermisst und stellt sich, wenngleich in solchem Falle als Folge andersartiger Kräftecombinationen, auch dort ein, wo der Darm ausnahmsweise bei der Durchschneidung etwas vorgequollen war.

Durch die Darmretraction wird selbstverständlich zwischen dem Vorderrand des Digestionscanals und der Leibeswandung ein freier Raum geschaffen, der alsbald mit der Leibeshöhle in Verbindung tritt und von dieser aus mit Cölomflüssigkeit und meist spärlichen Bindegewebszellen erfüllt wird. Damit ist die ganze Wundfläche durch gesundes Gewebe nach aussen abgeschlossen, ein Verschluss, der dadurch zu einem vollkommnen gestaltet wird, dass nach Abstossung der hinfälligen Schnittopfer die eben gekennzeichnete zähflüssige Mesodermmasse auf ihrer freien Oberfläche gewissermaassen die Gleitbahn abgiebt, auf welcher sich concentrisch von

den Schnitträndern des Körperepithels her die alte Epidermis vorschiebt (Taf. 41, Fig. 2) und so durch Herstellung eines zusammenhängenden, über die ursprüngliche Wundfläche hinweg ziehenden Epithels die Heilung der Wunde vollendet (Taf. 41, Fig. 3). Bei diesem Vorgang ist keinerlei Zellenvermehrung in der Oberhaut nachzuweisen, so dass man annehmen muss, dass die Epidermiszellen durch Verschieben und Strecken thätig sind, was zum Theil wenigstens vielleicht dadurch ermöglicht wird, dass diese Elemente, im Umkreis der Schnittfläche der strengern Verbindung mit dem Hautmuskelschlauch ledig, zu freierer Bewegung befähigt sein mögen. Jeden Falls erweist sich das die Wundfläche überziehende Epithel durchaus der Epidermis conform. Gegen die Leibeshöhle hin ist dieser Theil der Oberhaut selbstredend ebenso wenig scharf abgegrenzt wie der Darm, denn es fehlt im Umkreis jener Stelle sowohl der Hautmuskelschlauch wie auch der Peritonealüberzug des Cöloms selbst.

Das geschilderte Verfahren beim Wundverschluss und der daraus resultirenden Wundheilung lässt schon erkennen, dass im Bereich der Wundregion vorerst keine vom normalen Verhalten abweichende Ansammlung von Zellen bindegewebiger oder sonstiger Natur stattfindet: ein sogen. Narbengewebe tritt bei *Lumbriculus* nicht auf.

So weit das typische Verhalten; Abweichungen davon sind selten und beziehen sich auf untergeordnete Punkte. So bleibt manchmal ein Theil der dem Untergang verfallenen Schnittopfer im Wurmkörper zurück; die betreffenden Zellen zerfallen dann dort und werden resorbirt (Taf. 41, Fig. 3 u. 4). Ferner kann man gelegentlich beobachten, dass das die Wundfläche überkleidende Oberhautepithel statt der gewöhnlichen glatten eine unregelmässige, mit buckelförmigen Ausbuchtungen versehene Begrenzung darbietet (Taf. 41, Fig. 4). Da man derartigen Vorkommnissen in spätern Stadien nie wieder begegnet, so handelt es sich dabei wohl nur um eine vorübergehende Fältelung, die bald wieder ausgeglichen wird. Dass ich in Folge der Operation gelegentlich ein mässiges Vorquellen des Darms gesehen habe, wurde schon hervorgehoben; ebenso, dass dies ein überdies sehr rasch vorübergehender Befund ist, der mit der niemals ausbleibenden Darmretraction auch hierbei alsbald in denselben Endzustand übergeführt wird, der beim typischen Verhalten erreicht wird, wie denn überhaupt — ich wiederhole es — zeitliche Verschiebungen in den Einzelheiten der Wundheilung wie der eigentlichen Reparationen aller Wegen vorkommen.

Ein Vergleich der vorstehenden Angaben mit denjenigen der frühern Forscher über limicole Oligochäten lehrt, dass, von bedeutungslosen zeitlichen Differenzen abgesehen, überall die Wundheilung in gleicher Weise verläuft, insbesondere was das Verhalten des Darms und des Körperepithels betrifft. So theilt Hepke mit, dass bei seinen Naiden eine Retraction des Darms stattfindet, „welche bewirkt, dass sein Ende etwas centralwärts zurücktritt. In Folge dessen erscheint nun das Ende des nicht contractilen Nervenstrangs dem Körperende etwas näher gelegen als das des Darms, und es ist dadurch ausserdem zwischen der Durchschneidungsstelle der Körperwand einerseits und der des Darms andrerseits ein freier Raum geschaffen, welcher nunmehr der Leibeshöhle angehört, an dessen Stelle sich aber früher das Darmrohr befand.“ Und Haase giebt bezüglich *Tubifex* an: „Inzwischen hat auch der Darm begonnen sich zurückzuziehen, wodurch er nunmehr völlig in das Innere des Körpers zu liegen kommt und das Körperepithel über ihn hinwegzieht.“ Eine erhebliche Differenz besteht hinsichtlich des Auftretens, resp. Fehlens eines dem Wundverschluss dienenden Narbengewebes, das bei den terricolen Oligochäten allerdings ein allgemeines Vorkommniss zu sein scheint. Haase spricht von „einer durchsichtigen Kappe von Narbengewebe“ beim Wundverschluss von *Tubifex*; wenn es angeht, das „Granulationsgewebe“ Rievel's — wenigstens bedingt — hierher zu stellen, würde auch bei *Nais proboscidea* ein ähnliches Verhalten vorliegen. Hepke weiss nichts von einem Narbengewebe bei seiner Naidenspecies zu berichten; auch geht aus seiner Darstellung hervor, dass nach dem jeden Falls ohne Intervention eines solchen Gewebes vollzogenen Wundverschluss die reparativen Vorgänge selbst beginnen, so dass es mir höchst wahrscheinlich ist, dass die von Rievel als „Granulationsgewebe“ bezeichnete Bildung nicht so sehr ein Narbengewebe als bereits reparatives Anlagematerial darstellt. Sei dem indess so oder anders, entsprechend meiner obigen Darstellung muss ich dabei bleiben, dass bei *Lumbriculus* ein Narbengewebe nicht auftritt.

2. Die Zellenwucherungsvorgänge.

Sobald durch den Ablauf des vorstehend gekennzeichneten Heilungsprocesses der Wunde diese gegen die umgebende Aussenwelt vollkommen abgeschlossen ist, sind für den Eintritt der Reparation günstige Bedingungen geschaffen. Diese folgt in der That, wenigstens in der Regel, dem Wundverschluss auf dem Fusse. Der erste Schritt dabei gilt der Production von Bildungsmaterial;

den Boden hierfür liefert die Epidermis. Im Bereich der ehemaligen Wundstelle, und in der Hauptsache auf diese beschränkt (Taf. 41, Fig. 7), tritt innerhalb des Oberhautepithels ein sich rasch lebhafter gestaltender Wucherungsprocess von neuen Zellen auf, die schon wegen der räumlichen Verhältnisse nicht am Ort ihrer Entstehung verbleiben können, sondern aus dem epithelialen Verbande der Epidermis ausscheiden und ins Innere des Körpers, die Leibeshöhle, einwandern müssen. Da in der fraglichen Region der Hautmuskelschlauch fehlt, steht dieser Einwanderung nichts im Wege. Der Bildungsvorgang von neuen Zellen, die wir fernerhin als Reparationszellen bezeichnen wollen, nimmt zunächst seinen Ausgangspunkt von dem ventralen Theil der Epidermis und zwar von dessen seitlichen Partien (Taf. 41, Fig. 5), während der Antheil der medianen Theile beträchtlich geringer ist. Bald breitet sich der Wucherungsprocess jederseits bis zur Höhe der Seitenlinien und selbst darüber hinaus auf die dorsale Seite aus. In der letzt genannten Region ist aber das Bild der Zellenbildung ein anderes als auf der ventralen Fläche, da es sich dort nicht wie hier um eine typische Wucherung handelt, sondern um eine diffuse und mehr vereinzelte Entstehung von Reparationszellen (Taf. 41, Fig. 6).

Durch diese Vorgänge wird im Umkreis des vordern Darmendes zwischen diesem und der Leibeswandung, also in der Leibeshöhle, ein beträchtliches Zellenmaterial vornehmlich auf der Bauchseite angehäuft (Taf. 41, Fig. 8), das aber hier nicht liegen bleibt, sondern alsbald zur Anlage des Centralnervensystems für das nun zur Reparation gelangende neue Kopfstück des Wurms Verwendung findet. Aus diesem Grunde erscheinen schon kurze Zeit nach Beginn der Zellenproduction insbesondere die seitlichen und in geringerm Maasse auch die dorsalen Theile der Leibeshöhle in der Wundregion von Reparationszellen mehr oder weniger erfüllt (Taf. 41, Fig. 6).

Meist erst erheblich später, als die epidermoidale Zellenproduction in Fluss gekommen ist, findet man im Darmepithel innerhalb seines Verschlussgebiets und wohl auch noch in dem nächst benachbarten Territorium die ersten Mitosen (Taf. 43, Fig. 20 u. 21), doch ist hier die Zellenbildung zu keiner Zeit eine lebhafte. Was aber der Zellenvermehrung im Darmepithel an Intensität gebricht, das wird wenigstens zum Theil durch die lange Dauer ausgeglichen, während welcher hier neue Elemente hervorgebracht werden. Man kann im Epithel des Verdauungsrohrs noch Mitosen nachweisen, wenn die sämmtlichen Theile des Nervensystems schon nahezu fertig ausgestaltet sind, der

Kopflappen seine normale Form und Organisation erhalten hat und die Segmentirung des Reparates in vollem Gange ist, ja selbst noch über diese Zeit hinaus während der Egalisirungsperiode. Die neu gebildeten Darmzellen bleiben am Ort ihrer Entstehung im Verbande des Epithels, so dass es nirgends zu einer besondern Anlage für den Darm kommt. Selbstverständlich bedingt die Zellenvermehrung im Darmepithel ein Wachsthum des Verdauungsrohrs in der Längsaxe, das wie bei allen derartigen während der Reparation auftretenden Wachsthumserscheinungen naturgemäss in der Richtung nach vorn erfolgt.

Der angegebene Wucherungsprocess der Epidermis dauert während der ganzen Organogenese fort, indess nimmt seine Intensität mit dem Fortgang der Reparation mehr und mehr ab; dabei ändert sich auch einigermaassen das Bild desselben. Wenn die Bildung der Gehirnganglien und des Schlundrings beendet und die Reparation des Bauchmarks in vollen Gang gekommen ist, sind zwar auch die medialen Theile der ventralen Epidermis an der Zellenproduction wieder hervorragend betheiligt, nun aber nimmt auch die mediane Partie meist lebhaftern Antheil an der Bildung von Reparationszellen — wenngleich niemals in beträchtlichem Umfange —, in den seitlichen und dorsalen Territorien dagegen, namentlich den letztern, hat die Zellenerzeugung nahezu völlig aufgehört (Taf. 42, Fig. 9, 10, 12—14).

Die sofortige Verwendung der erzeugten Reparationszellen zur Organbildung bringt es mit sich, dass die Umbildung der neuen Zellen aus dem indifferenten Zustand zu histologisch determinirten Elementen rasch, oft schon auf der Wanderung anhebt; andrerseits erklärt sich aus demselben Verhalten auch die weitere Thatsache, dass Reparationszellen nicht selten am Ort ihrer Bestimmung noch durch mitotische Theilung sich vermehren (Taf. 41, Fig. 8).

Abgesehen vom Darmtractus, stammt, soweit ich zu sehen vermag, das Anlagematerial für die Reparation des Vorderendes bei *Lumbriculus* von der Epidermis ab. Zu keiner Zeit habe ich in dem Gebiet, in welchem sich die reparativen Vorgänge abspielen, Anhäufungen von Bindegewebszellen gefunden, die aus dem intacten Wurmtheil in die Reparationszone eingewandert wären und dadurch auf eine Betheiligung solcher Elemente an dem reparativen Aufbau der zu bildenden Organe hätten schliessen lassen können. Mir war es jeden Falls

unmöglich, mich von einer derartigen Antheilnahme thatsächlich zu überzeugen [1]).

Es erübrigt noch, die Reparationszellen näher zu kennzeichnen. Dieselben sind ursprünglich von ansehnlicher Grösse und bieten, wenn sie aus dem Epithel auswandern, die mannigfaltigsten Formen dar. Der Protoplasmaleib ist stets mehr oder weniger granulirt, der Kern gross, rund oder gestreckt, hell und fast immer mit einem ansehnlichen Kernkörperchen ausgestattet, das sich intensiv färbt. In Folge der regen Theilungen werden die Zellen rasch kleiner; dabei wird das Protoplasma homogener und die Kerne stärker imbibitionsfähig für Farbstoffe, während der Nucleolus meist völlig verschwindet. Im Besondern unterliegen die Differenzirungen der Reparationszellen den weitest gehenden Verschiedenheiten, je nach dem, was aus der einzelnen Zelle wird. Bei der Massenhaftigkeit der producirten Zellen sind die Verhältnisse viel zu verwickelt, um die Umbildung der Reparationszellen in die verschiedenen definitiven, histologisch determinirten Gewebselemente verfolgen zu können, zumal man vielfach auf Combinationen angewiesen ist und, was aus einer Zelle wird, meist erst zu erkennen vermag, wenn sie schon nahezu fertig ist.

Randolph hat bekanntlich am reparirenden und normalen Schwanzende von *Lumbriculus* besonders grosse Zellen beobachtet, die sie mit dem Ausdruck „Neoblasten“ belegte und mit den „Chordazellen“ Semper's homologisirte. Da Rievel bei seiner *Nais* auch im Kopfstück in gewissen Zellen des „Granulationsgewebes“ die gleichen Elemente erblicken will, dieselben sogar „in frühen Stadien in überwiegender Menge da sind, um später mehr und mehr zurückzutreten“, so will ich ausdrücklich hervorheben, dass bei der Reparation des Vordertheils von *Lumbriculus* ebenso wenig wie im normalen Zustande Neoblasten auftreten. Diese Elemente sollen nach Randolph, wie bekannt, die Erzeuger der sog. mesodermalen Organe am reparirenden Schwanzende sein, ihr Fehlen bei der Reparation des Vordertheils würde sonach diese Quelle für die Entstehung der bezeichneten Bildungen von vorn herein ausschliessen.

1) Wenngleich ich keineswegs die reparative Genese aller Organe verfolgt habe und daher eine Betheiligung der (alten) Gewebstheile des Stammes (Bonnet) selbstredend nicht in bestimmte Abrede stellen kann, so möchte ich doch hervorheben, dass mir keine Beobachtung vorgekommen ist, die eine solche Mitwirkung wahrscheinlich machte oder gar erwiese. Diese Frage ist übrigens im Hinblick auf die sonstige Sachlage bei *Lumbriculus* von untergeordneter Bedeutung.

Die Angaben, welche über die in diesem Abschnitt mitgetheilten Vorgänge bislang vorliegen, sind spärlich. Da die Untersuchungen Rievel's wie Haase's vornehmlich auf die Reparation des Darms, resp. dieses und des Nervensystems gerichtet waren, war ihr Interesse natürlich speciell auf diese Verhältnisse concentrirt. Immerhin geht aus der Darstellung des ersten Autors hervor, daß in seinem „Granulationsgewebe" das Bildungsmaterial für gewisse mesodermale Organe vorliegt, und da ist die Angabe von Interesse, dass dieses Gewebe „aus den vorhandenen Mesenchymelementen" abgeleitet wird. Was die Befunde Haase's betrifft, so unterliegt es keinem Zweifel, dass bei *Tubifex* eine Zellenwucherung von der Epidermis her stattfindet, die mindesens den gesammten nervösen Apparat aufbaut. Bestimmter lauten die Angaben Hepke's, nach welchen das Zellenmaterial für die Reparation bei *Nais elinguis* durchweg vom Ektoderm, der Epidermis, geliefert wird. Die bezüglichen Mittheilungen dieses Autors über die ersten reparativen Vorgänge („Initialstadium") lauten folgendermaassen: „Dieselben beginnen sowohl am Kopf- als auch am Schwanzende damit, dass an der Stelle, an welcher sich die Wundränder der Epidermis vereinigt hatten, eine lebhafte Neubildung von Zellen zwischen den alten Epidermiszellen stattfindet. Diese Zellen documentiren sich als neu entstanden dadurch, dass ihre Kerne dichter gedrängt stehen und auch stärker gefärbt sind als die der übrigen Epidermiszellen, denen sie in ihrem sonstigen Aussehen ziemlich gleichen. Dieser neue Zellhaufen ist zuerst einschichtig und besitzt die Form einer schwach gewölbten Platte, welche mit ihrer concaven Innenfläche den freien Raum der Peritoncalhöhle im Verein mit den andern dazu gehörigen Gewebsarten umgrenzt und von der aus sehr früh einzelne Zellen in das Innere der Leibeshöhle zu wandern beginnen."

„Kaum aber hat diese ektodermale Zellplatte eine gewisse Grösse und Wölbung erreicht, so dass sie nunmehr als ‚Ektodermkappe' bezeichnet werden kann, so beginnt sie auch schon in die Dicke zu wachsen, und ausserdem vergrössert sich die Menge der von ihr aus in die Leibeshöhle einwandernden Zellen." Für die Entstehungsweise des Mesoderms giebt Hepke an, dass dieses „seinen Ursprung allerdings an der Stelle nimmt, wo Ektoderm und Entoderm in einander übergehen; da aber die Bildungsstätte des Mesoderms doch noch in einer Zellenregion liegt, deren Elemente ihrem Aussehen nach ausgesprochen ektodermalen Charakter tragen, so sehe ich mich veranlasst, das Mesoderm als einen Abkömmling des Ektoderms auf-

zufassen.“ Man ersieht aus dem Vorstehenden, dass, wenngleich die Art des Wucherungsprocesses bei *Nais elinguis* und *Tubifex* unter sich und *Lumbriculus* gegenüber eine verschiedene ist, doch eine principielle Uebereinstimmung vorhanden ist, indem hier wie dort die Beschaffung des Reparationsmaterials von der Epidermis besorgt wird.

3. Reparation des Nervensystems.

Trotz aller oft nicht unbeträchtlichen Schwankungen im Ablauf der Reparationsprocesse ist es doch das Nervensystem, dessen Ausbildung ausnahmslos zuerst in Angriff genommen wird. Am Vorderende sind es bekanntlich drei Theile, welche für das Nervensystem in Betracht kommen, der centrale Theil, das Gehirn (= oberes Schlundganglienpaar), der Nervenschlundring und der Anfangstheil des Bauchmarks. Von diesen ist es nun das Centralorgan, dessen Reparation, man möchte fast sagen, mit zielbewusster Raschheit eingeleitet und durchgeführt wird. Die Herstellung eines nervösen Mittelpunkts scheint demnach die erste und dringendste Aufgabe der Reparation zu sein und lässt so die fundamentale Wichtigkeit des Gehirns als leitenden Factors im Organismus besonders deutlich erkennen.

Die reparative Genese des Nervensystems beginnt für alle Theile desselben fast gleichzeitig, so dass die einzelnen Bildungsvorgänge unter einander wohl in einem gewissen Zusammenhang stehen, der aber zwischen Gehirn und Schlundring von Anfang an ein sehr inniger ist, während er zwischen diesen und dem im Werden begriffenen Bauchmark längere Zeit hindurch sogar sich recht locker gestaltet. Dies hängt mit den beträchtlichen Verschiedenheiten in dem Zeitaufwand zusammen, dessen es bedarf, um in den einzelnen Theilen des Nervensystems vom Initialstadium zu der definitiven Gestaltung vorzurücken. In Folge dessen geschieht es, dass, wenn das Gehirn und auch der Schlundring bereits völlig ausgebildet sind, das Bauchmark noch weit ursprünglichere Verhältnisse darbietet, ein Gegensatz, der noch dadurch verschärft wird, dass die das Bauchmark reparirenden Bildungszellen — an sich durch besondere Grösse ausgezeichnet — von den schon differenzirten Ganglienzellen naturgemäss beträchtlich abweichen (Taf. 42, Fig. 10 u. 12—14). Zuerst und ungemein rasch wird also, wie schon hervorgehoben wurde, das Gehirn reparirt; ihm folgt in geringem Abstande der Nervenschlund-

ring, und dann erst und ganz erheblich später kommt es zum Abschluss der Reparation des Bauchmarks. Demnach ist die Stufenfolge, in welcher die reparative Neubildung der verschiedenen Theile des Nervensystems erfolgt, von der Dorsal- zur Ventralseite eine absteigende. Was dagegen den Antheil betrifft, den die Reparationszellen nach ihren Entstehungsorten an dem Aufbau des nervösen Organsystems nehmen, so sind es gerade die ventral erzeugten Elemente, welche hierzu, für die Herstellung des Bauchmarks sogar nahezu ausschliesslich, im weitesten Umfange verwendet werden, indem sie sich alsbald, nachdem sie in den Leibeshöhlenraum gelangt sind, zu beiden Seiten des vordersten Darmabschnitts dorsalwärts weiter schieben (Taf. 42, Fig. 9).

Das Nervensystem von *Lumbriculus* ist nach seiner reparativen Genese von Anfang an eine bilateral-symmetrische Bildung, was allerdings nicht in allen Phasen seiner allmählichen Ausgestaltung immer mit gleicher Deutlichkeit erkennbar ist.

Was nun zunächst die Reparation des Centralorgans angeht, so präsentirt sich die Anlage desselben als ein Anfangs bescheidener, aber rasch umfänglicher werdender Zellenhaufen, der sich über und namentlich seitlich von der dorsalen Darmwand gegen die Rückenfläche hin ausbreitet. Da die Elemente dieser Zellenanhäufung zum grössten Theil von der ventralen Epidermis herstammen und von dort in dieser Zeit ein continuirlicher Nachschub an Reparationszellen stattfindet, so erhält man auf Querschnitten das Bild zweier seitlich vom Darm, rechts und links von der Bauch- zur Rückenfläche ziehender Zellenstränge, in deren Verlauf die in der Epidermis seitlich und dorsal entstandenen Elemente hinzutreten (Taf. 41, Fig. 6, u. Taf. 42, Fig. 9 u. 10). Sobald so genügendes Zellenmaterial angehäuft ist, differenziren sich in demselben immer deutlicher 2 gleichartige, seitlich und dorsalwärts vom Darm gelegene Zellenpolster, die unmittelbar über dem Darm durch eine kurze Zellenbrücke mit einander verbunden sind (Taf. 42, Fig. 14). Einen weitern Schritt zur Ausgestaltung bedeutet in nächster Folge die Consolidirung der angehäuften und geformten Zellenmassen in der Art, dass sich die einzelnen Elemente in den beiden Polstern fester an einander schliessen, diese dadurch compacter werden und sich von der Umgebung schärfer abheben. Im Fortschreiten dieses Processes tritt dann die Gehirnanlage als distinctes Ganglienpaar immer deutlicher hervor (Taf. 42, Fig. 13 u. 14).

Um diese Zeit etwa setzen die feinern histologischen Differenzirungen ein, indem ein Theil der zelligen Elemente der medianen Brücke in Fasersubstanz (LEYDIG'sche Punktsubstanz) umgebildet wird, die zunächst als eine sehr schmale und feine Lage zarter Fibrillen die beiden seitlichen, das Ganglienpar des Gehirns constituirenden Zellenpolster verbindet (Taf. 42, Fig. 13). Dieser Differenzirungsvorgang geht stets von der ventralen Schicht des medianen Zellenlagers aus und schreitet von da ziemlich schnell dorsal und namentlich seitlich in die Ganglienpolster hinein und weiterhin über diese hinaus in den Schlundring fort (Taf. 42, Fig. 12). Die natürliche Folge dieses Processes ist, dass die ventrale Begrenzung des neuen Centralorgans, von der Medianebene nach beiden Seiten hin sich ausbreitend, nicht mehr von den Zellen, sondern eben von der Fasersubstanz hergestellt wird (Taf. 42, Fig. 10, 13 u. 15). Nur im Bereich der beiden Ganglien selbst gestalten sich die Verhältnisse anders, weil die Fibrillenmasse, wenn auch dem ventralen Rande der Ganglien merklich näher als dem dorsalen, in diesen Ganglien selbst verläuft, so dass immerhin eine Anzahl Ganglienzellen an der Begrenzung der ventralen Fläche der Fasersubstanz in diesen Regionen betheiligt ist (Taf. 42, Fig. 13). Später freilich reducirt sich auch dieser Zustand im Gefolge der immer umfangreichern Umbildung von Zellen in Fibrillen, so dass im fertigen Zustand auch im Bereich der Ganglien der ventrale Abschluss des Gehirns, in der Hauptsache wenigstens, von der Fasersubstanz bestritten wird (Taf. 42, Fig. 15).

Im Verlauf der histologischen Differenzirung umgiebt ein zarter, bindegewebiger Ueberzug, der aus zunächst vereinzelten, weiterhin aber zahlreicher den Ganglienpolstern sich anlagernden Zellen[1]) hervorgeht, die Oberfläche des Gehirns. Auch diese Bindegewebshülle, die von den gestreckten, schlanken Kernen ihrer Bildungszellen durchsetzt wird, findet man immer zuerst an dem ventralen Gehirnrand vor, wo sie eine ungemein scharfe Abgrenzung herstellt (Taf. 42, Fig. 10 u. 15), auch eine etwas derbere Beschaffenheit annimmt, als dies auf der Rückenseite der Fall ist; ihre Anwesenheit sondert das Gehirn erst vollkommen von den umgebenden Theilen und lässt es als selbständiges Organ scharf und deutlich hervortreten.

1) Die Herkunft dieser (und ähnlicher) Elemente ist nicht zweifelhaft; sie gehen aus demselben indifferenten Anlagematerial hervor wie die Ganglienzellen.

Mit der Ausbildung der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns erscheint die Reparation des Centralorgans im Wesentlichen beendigt; was noch folgt, betrifft Wachsthumsvorgänge, die allerdings die Configuration der Gehirnganglien und ihrer Verbindungsbrücke, der Commissur, noch beträchtlich verändern. Dies beruht hauptsächlich darauf, dass im Bereich der Faserbrücke die im dorsalen Theil derselben noch vorhandenen Zellen mehr und mehr aufgebraucht oder in die seitlichen Ganglien abgedrängt werden, die Commissur selbst aber gleichzeitig lang ausgezogen und dadurch erheblich schmäler wird; damit steht wieder im Zusammenhang, dass die Ganglien nunmehr weiter von einander abstehen und die Bilateralsymmetrie scharf zum Ausdruck bringen. Damit ist das Verhalten erreicht, das im normalen Kopftheil vorliegt.

Bülow hat in seiner zweiten Arbeit über *Lumbriculus* berichtet, dass vom Gehirn 6 Paar Nervenstämme abgehen, die allerdings nicht alle mit selbständigem Ursprung aus den Cerebralganglien hervorgehen. Die Richtigkeit dieser Angabe wurde von Vejdovský mit dem Hinweis, dass er „ein stärkeres Nervenpaar und 2—3 feinere Nerven aus jeder Gehirnhälfte“ entspringen sehe, bestritten. Ohne mich auf diesen Punkt näher einzulassen, möchte ich nur bemerken, dass mir die Darstellung Vejdovský's zutreffender erscheint, und hinzufügen, dass ich im reparirenden Kopfstück fast regelmässig und verhältnissmässig frühzeitig immer nur dasjenige Nervenpaar auffinden konnte, welches sowohl die Wand des Kopflappens wie auch die dorsale Mundpartie versorgt, indem jeder der beiden Nerven nach kurzem Verlauf sich in 2 Aeste gabelt, von welchen der eine nach vorn eben in den Kopflappen, der andere ventral zum Munde führt. Im fertigen Reparat ist von den Gehirnnerven allerdings mehr zu sehen, indess blieb für mich der Einblick in diese Verhältnisse ein zu unvollkommner, weil zu lückenhafter, als dass ich darüber Bestimmtes zu berichten vermöchte.

Mit der Gehirnbildung in nächstem Zusammenhang steht die Reparation des Schlundrings, an dessen Aufbau neben ventralen auch seitliche Epidermisabkömmlinge in erheblichem Maasse betheiligt sind. Zunächst wieder lediglich aus Zellen bestehend, die strangartig rechts und links das Centralorgan mit dem in fortgesetzter Wucherung begriffenen ventralen Epidermispartien verbinden (Taf. 42, Fig. 10 u. 11), erweist sich der Schlundring in seiner weitern Ausbildung dem bezüglichen Verhalten des Gehirns conform. Im Anschluss an die cerebrale Fasersubstanz erfolgt auch hier eine fort-

schreitende Umwandlung der zelligen Elemente in Punktsubstanz (Taf. 42, Fig. 12), die zu beiden Seiten des Darms auf die Bauchseite herabzieht und dort in den Anlagen des neuen Bauchmarks ausläuft. Die histologische Differenzirung des Schlundrings vollzieht sich demnach von der dorsalen zur ventralen Fläche.

Die reparative Genese des Bauchmarks geht, wie schon erwähnt, bedeutend langsamer vor sich als die des übrigen Nervensystems, was zum Theil wenigstens wohl mit dem erheblich grössern Umfang der hier neu zu bildenden Theile zusammenhängen mag. An dem Aufbau des Bauchmarks sind vornehmlich Zellen, die von der ventralen Epidermis geliefert werden, betheiligt, und es scheint mir, dass eine gewisse Zeit hindurch alle aus diesem Wucherungsbezirk hervorgehenden Elemente für die Herstellung des Bauchmarks verwendet werden. Auffallend ist die ungewöhnliche Grösse der hier in Betracht kommenden Bildungszellen, ihre vielfach wechselnden Formen und die sehr häufig vorhandene eigenthümliche Sonderung ihrer Plasmakörper, die darin besteht, dass der nach der Körperoberfläche hin gekehrte Theil des Zellkörpers grob körnelig, der abgekehrte Theil fein granulirt bis nahezu homogen erscheint, wobei nicht etwa eine scharfe Grenze zwischen beiden Partien zu Tage tritt, vielmehr ein allmählicher Uebergang zwischen beiden statt hat (Taf. 42, Fig. 12 u. 14). Die relativ kleinen Kerne liegen meist in der nach innen gewendeten Zellhälfte und beherbergen in der Regel ein deutliches Kernkörperchen. Durch rege Theilungen entstehen aus dem gekennzeichneten Bildungsmaterial die zahllosen Ganglienzellen, die späterhin im Bauchmark angetroffen werden; hierbei ist aber besonders hervorzuheben, dass der Zeitpunkt dieser Theilungen ausserordentlich schwankt, so dass man gelegentlich auf späten Stufen der Reparation das Bauchmark noch aus den grossen charakteristischen Bildungszellen bestehend findet, während in verhältnissmässig recht jungen Stadien die Bildungselemente dieses Organs schon vollständig zu Ganglienzellen geworden sind (Taf. 43, Fig. 20). Dem entsprechend verhält es sich auch mit dem Auftreten der Fibrillensubstanz. Die Bildungsweise des Bauchmarks lässt ebenso wie die des Gehirns und Schlundrings von vorn herein eine bilateralsymmetrische Anordnung erkennen (Taf. 42, Fig. 10 u. 12), die freilich manchmal ziemlich undeutlich wird (Taf. 42, Fig. 13 u. 14), um so deutlicher aber hervortritt, je weiter die Reparation vorschreitet.

Das Bauchmark ist selbstredend in allen seinen Theilen ekto-

dermalen Ursprungs; eine Betheiligung des alten Bauchmarks an der Hervorbringung des neuen habe ich niemals beobachten können. Dass von der Fasersubstanz des alten Bauchmarks an der Stumpfstelle gelegentlich einzelne Fibrillen in die Bildungsstätte des neuen Bauchmarks ausstrahlen, ist nicht zu leugnen (Taf. 42, Fig. 16, u. Taf. 43, Fig. 20), kann aber füglich nicht als eine Antheilnahme des erstern an der Reparation angesehen werden, zumal derartige Fälle nicht eben häufig vorkommen (vergl. auch Taf. 42, Fig. 17). Ich befinde mich in diesem Punkt in erfreulicher Uebereinstimmung mit Hepke und Haase. Der erstere Autor giebt an, er habe bei *Nais elinguis* „an der Durchschneidungsstelle des Bauchstrangs niemals auch nur eine einzige von ihm neugebildete Zelle entdecken können, sondern stets gefunden, dass sich das Bauchnervensystem immer nur aus denjenigen Zellen regenerirt, welche ihm von der bauchständigen Neuralanlage geliefert werden". Und Haase kommt für *Tubifex* zu dem Ergebniss: „Die Regeneration der Bauchkette erfolgt durch die Zellen der ventralen Wucherung; eine Neubildung von Zellen am alten Bauchmark und damit ein Wachsthum desselben gegen das Körperepithel hin habe ich nicht beobachtet." Von Interesse ist ferner, dass auch Haase „verschiedentlich" gesehen hat, „wie sich von dem alten Bauchmark aus Bündel von Nervenfasern noch eine Strecke weit gegen das vordere Körperepithel hin erstreckten". Zu den vorstehenden Darstellungen in wesentlichem Gegensatz befinden sich die allerdings nur nebenher geprüften Befunde Rievel's an *Nais proboscidea.* Diesem Autor „scheint sich das untere Schlundganglion durch Theilung der Zellen zu ergänzen, welche noch von dem Ganglion übrig geblieben sind", wenigstens hat er „Kerntheilungsfiguren in den dort gelegenen Ganglienzellen beobachtet".

Hinsichtlich der Beziehungen des werdenden Bauchmarks zu der ventralen Wucherungszone möchte ich bemerken, dass, während mit dem Wachsthum des Reparates naturgemäss auch die Wucherungszone sich ausbreitet, das die Anlage der Bauchganglienmasse darstellende Zellenlager zunächst noch im Zusammenhang mit der proliferirenden Epidermis verbleibt und erst später, wenn die histologische Differenzirung begonnen hat, sich von der Unterlage abspaltet. Die Umwandlung von Zellen in Fibrillen erfolgt augenscheinlich im Anschluss an den Faserstrang des Schlundrings und betrifft die dorsalen Schichten des bauchständigen Zellenlagers. Indem dieser Process von den oberflächlichen Straten tiefer greift,

wird die Masse der Fasersubstanz umfangreicher, die der Zellen geringer (Taf. 43, Fig. 22—24). Man kann sagen, dass ungefähr die dorsale Hälfte des ursprünglichen Zellenlagers in Fibrillen umgewandelt wird, während die ventrale ihre zellige Zusammensetzung bewahrt. Dabei ist allerdings zu beachten, dass zwischen beiden Hälften keine glatte Scheidung bewirkt wird, sondern sowohl das ventrale Zellenlager an den beiden Seitenrändern und in der Medianebene — hier stets in geringerm Maasse — sich hoch in die Fibrillenmasse hinauf erstreckt, als auch diese letztere in den beiden Zwischenpartien sich tiefer in das darunter liegende Zellenpolster hineinsenkt. Dadurch wird die Fasersubstanz auch seitlich von den Ganglienzellen umklammert und gleichzeitig eine der Mittellinie entlang verlaufende, in die Fibrillenmasse vorspringende Zellenleiste geschaffen, Verhältnisse, welche den normalen Befund vorbereiten (Taf. 42, Fig. 18).

Sowie die Ausbildung der Leydig'schen Punktsubstanz in der Bauchmarkanlage in Gang gekommen ist, tritt zunächst an der freien dorsalen Fläche der ganzen Bildung als dorsaler Abschluss des nervösen Faserstrangs eine von angelagerten Zellen gebildete, Anfangs zarte, späterhin kräftiger erscheinende, scharf sich abgrenzende bindegewebige Hülle auf (Taf. 42, Fig. 18 u. 19, und Taf. 43, Fig. 22—24), gleich derjenigen, die wir bei der Gehirnbildung angegeben haben. Auch das Bauchmark wird selbstredend durch die Bindegewebsumhüllung isolirt und von den umgebenden Theilen mehr und mehr abgehoben. Erst beträchtlich später erfolgt der gleiche Vorgang auf der ventralen Seite, dort wohl im Zusammenhang mit der reparativen Neubildung des Hautmuskelschlauchs.

Nach Ablauf all dieser Processe »würde« das neue Bauchmark einen einheitlichen breiten, longitudinalen, in seiner ganzen Ausdehnung gleich gestalteten Strang darstellen, dessen basale Partie aus Zellen besteht, während die dorsalen Lagen von den Faserzügen der Fibrillensubstanz eingenommen werden, wobei die Bilateralsymmetrie dadurch zum Ausdruck kommt, dass die bauchständige Zellenmasse besonders seitlich rechts und links, dann aber auch in der Medianebene etwas umfangreicher ist und tiefer in die Fibrillenschicht hineinragt. Ich sagte „würde", weil dieses Verhalten thatsächlich kaum jemals rein zur Beobachtung kommt, da schon vorher der Zerfall des Bauchmarks in auf einander folgende Ganglienpaare, also die Segmentirung vollzogen wird (Taf. 43, Fig. 25—27). Dieselbe erfolgt wohl von vorn nach hinten, so dass zuerst das untere

Schlundganglienpaar und von da nach hinten die weitern Ganglienpaare der Bauchkette hervortreten. Dies geschieht aber so rasch, dass ich den Vorgang im Einzelnen nicht zu verfolgen vermochte. Um diese Zeit findet man auch die ersten Spuren der sog. Neurochordröhren an dem dorsalen Rande der Fibrillenmasse, ich vermag aber auch da nicht anzugeben, wie sie entstehen.

Während der histologischen Differenzirung des Bauchmarks erfolgt auch bei diesem Organ eine Concentration, durch welche die Elemente des Bauchmarks fester zusammengefügt werden. Im Gefolge dieses Vorgangs wird die Höhenausdehnung des ganzen Organs unter gleichzeitiger Verkürzung des Querdurchmessers erheblich gefördert, womit das typische Verhalten hergestellt erscheint (Taf. 42, Fig. 19).

Die im Vorstehenden geschilderte Reparation des Nervensystems von *Lumbriculus* zeigt mit den über limicole Oligochäten in dieser Hinsicht schon vorliegenden Angaben eine Reihe wichtiger Uebereinstimmungen, daneben allerdings auch einige nicht unerhebliche Differenzen, die keineswegs lediglich auf die Verschiedenheit der Objecte zurückgeführt werden können. Indess will ich mich an dieser Stelle auf das Wesentliche beschränken.

Was da zunächst die Notizen Rievel's über *Nais proboscidea* angeht, so habe ich schon oben angeführt, dass dieselben nebenher abfielen. In Folge dessen sind sie so lückenhaft und unsicher, dass ich es vorziehe, dieselben hier bei Seite zu lassen. Ausführlich behandelt Hepke seinen Gegenstand. Unsere beiderseitigen Beobachtungen stimmen in zwei wichtigen, weil principiellen Punkten überein, erstlich dass das Reparationsmaterial überhaupt und daher auch dasjenige für das gesammte Nervensystem ektodermalen Ursprungs ist, aus dem Epidermisepithel durch einen Wucherungsprocess hervorgeht, sodann dass dieses Material ausschliesslich ohne Mitwirkung des Bauchmarkstumpfs die Reparation bewerkstelligt. Im Einzelnen ergeben sich indess Verschiedenheiten, die durch einen Vergleich mit dem folgenden kurzen Resumé Hepke's leicht zu erkennen sind; unser Autor sagt: „Auch der gesammte Nervenapparat einschliesslich der ‚Spinalganglien' entsteht aus dem Ektoderm, und zwar bildet sich am Kopfende das Gehirnganglion aus zwei knospenartigen Verdickungen der neuen Ektodermkappe, welche etwas dorsolateral von der Längsaxe des Thierkörpers liegen und sich später erst vereinigen; an diese Gehirnanlagen schliessen sich die der beiden Schlundcommissuren jederseits als wulstartige Ektodermver-

dickungen an und gehen dicht hinter dem Schlunde in eine stärkere neurale Ektodermverdickung über, welche die Anlage des Bauchstrangs repräsentirt. Die Zellen dieser letzt genannten Ektodermverdickung treten mit dem alten Bauchstrang, der seinerseits, im Gegensatz zu dem alten Darm, keine neuen Zellen producirt hat, an der Amputationsstelle in feste Verbindung. Von diesen Anlagen entsteht die cerebrale und neurale zuerst, die der Commissuren dagegen etwas später." Die erheblichste Differenz scheint mir hiernach darin zu bestehen, dass nach HEPKE's Beobachtungen bei seiner Naide die reparative Genese des Nervensystems eine discontinuirliche ist, d. h. die einzelnen Theile dieses Apparats getrennt angelegt werden und erst secundär sich zu einer Einheit zusammenschliessen, während nach meinen Befunden an *Lumbriculus* bei diesem Wurm alle Theile des Nervensystems, wenn auch mit verschiedener Intensität, von Anfang an in wechselseitigem Zusammenhang reparirt werden. Meinen Erfahrungen an *Lumbriculus* conformer sind die weitern Angaben HEPKE's, denen zu Folge sich die spätern Schicksale des Neuralapparats derart gestalten, „dass die gesammte Anlage sich vollständig vom Ektoderm abschnürt und an ihr Nervenfasern auftreten, welche in den Gehirnanlagen ungefähr central, in der Anlage des Bauchstrangs dorsal von dem zelligen Theile derselben liegen und in den Commissuren nur von wenigen Zellen bedeckt sind. Diese Nervenfasern verbinden sich an der Amputationsstelle mit denen des alten Bauchstrangs".

Mit HAASE's Angaben betreffs *Tubifex* kommen HEPKE's und meine Beobachtungen in den oben bezeichneten zwei principiellen Punkten ebenfalls überein, so dass sich die erfreuliche Thatsache ergiebt, dass nunmehr in der beregten Sache von drei verschiedenen Seiten und an drei verschiedenen Limicolen das gleiche Ergebniss gewonnen und damit eine bedeutungsvolle Congruenz festgestellt ist.

Die Uebereinstimmung meiner Befunde an *Lumbriculus* mit denjenigen HAASE's an *Tubifex* geht indess noch erheblich weiter, in so fern auch bei dem letztern zuerst das Gehirn, dann der Schlundring und erst zum Schluss das Bauchmark reparirt wird, diese Theile überdies wie bei *Lumbriculus* in stetem Zusammenhang mit einander, und ferner die ersten Anlagen des Centralorgans „auffallender Weise in einer ganz ventral gelegenen Wucherung des Körperepithels auftreten und nicht, wie man eigentlich der Lagerung des ausgewachsenen Gehirns entsprechend vermuthen sollte, an der dorsalen Seite". Im

Uebrigen freilich gehen die Wege der Reparation da und dort mannigfach aus einander, Differenzen, auf die an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden kann, die auch, zum Theil wenigstens, gewiss auf die beträchtlichen Verschiedenheiten zurückzuführen sind, die diese beiden Formen weit mehr von einander unterscheiden als *Nais* und *Lumbriculus*, die sich ungeschlechtlich fortzupflanzen vermögen.

Bezüglich der Reparation der Seitenlinien kann ich nur Folgendes berichten. Bei der Bildung des Nervenschlundrings treten jederseits in der Höhe, die den Seitenlinien entspricht, immer ein Paar Zellen, die sich in nichts von Ganglienzellen unterscheiden und zweifellos gleichen Ursprungs mit diesen sind, aus dem Zusammenhang mit den übrigen Zellen des Schlundrings seitlich nach aussen hervor und legen sich unmittelbar der Epidermis an (Taf. 42, Fig. 9 u. 15). Meist findet man an den betreffenden Stellen der Oberhaut auch eine allerdings unansehnliche Kernvermehrung. Hinter der Region des Schlundrings wiederholen sich diese Befunde, natürlich mit den durch die veränderten Verhältnisse gebotenen Abänderungen. Es ergiebt sich demnach, dass die erste Anlage der Seitenlinien jederseits vom Nervenschlundring aus vermittelt wird, wohl unter beschränkter Antheilnahme der Epidermis. An diese, gewissermaassen die Wurzel darstellende Anlage aggregiren sich, nach hinten hin fortlaufend, kleine Zellengruppen derart, dass rechts und links je ein schmaler Zellenstrang zur Sonderung kommt. Die weitern Schicksale dieser Bildung habe ich nicht verfolgen können.

4. Reparation des Ernährungsapparats.

Bei der Reparation des Ernährungsapparats haben wir zweierlei zu unterscheiden, die Neubildung der Mundöffnung und die Herstellung des vordersten Darmabschnitts. Wie bereits früher angegeben wurde, nimmt die letztere vom vorhandenen Darmepithel in der Region der ehemaligen Wundfläche ihren Ausgangspunkt.

Die früher geschilderte Art des Darmverschlusses bringt es mit sich, dass das in Rede stehende Organ von den Vorgängen, die rings um dasselbe sich abspielen, vorerst völlig unberührt bleibt. Die Zellenvermehrung ist auf das Darmepithel im Umkreis der Schnittfläche etwa beschränkt, erfolgt diffus, langsam, wenn auch stetig, und die entstandenen neuen Elemente ordnen sich in das alte Epithel ein, wo sie eben zu liegen gekommen sind. Nur ausnahmsweise zeigt die Zelltheilung vereinzelt da oder dort im Darmepithel ein rascheres Tempo,

und man findet dann local beschränkte Zellennester (Taf. 43, Fig. 23). Mit dem Process der Zellenvermehrung geht natürlich ein Wachsthum des Verdauungsrohrs einher, das nach vorn gerichtet ist und mit dem Auswachsen des ganzen Reparats ungefähr correspondirt. Zunächst in der That geradeaus in der Medianebene vorwachsend, ändert der Darm indess bald seine Wachsthumsrichtung, indem er etwas schief ventralwärts abbiegt, bis sein vorderster Zipfel mit der Epidermis zur Berührung kommt (Taf. 43, Fig. 21), zwischen deren Elemente er sich mehr oder weniger einsenkt. Die Stelle, an welcher dies geschieht, ist keine zufällige oder willkürliche, sondern fest bestimmt, es ist die Stelle, an welcher das hochzellige Epithel des mittler Weile allmählich hervorwachsenden Kopflappens in die gewöhnliche Beschaffenheit der Epidermis übergeht, eine Stelle, die allerdings um diese Zeit noch keineswegs, wie im fertigen Zustand, vollkommen ventral gelegen ist; schon frühzeitig wird sie durch eine zwar sehr seichte, aber fast immer merkliche Epidermisdelle — Mundbuchteinziehung — gekennzeichnet.

Hinsichtlich der Einsenkung des Vorderrandes des Darmrohrs in die Epidermis der Mundbucht kommen zweierlei Befunde vor; entweder verdrängt der Darm an der Berührungsstelle die Epithelzellen der Oberhaut in der Weise, dass er sich zwischen diese Zellen einkeilt, sie verdrängt[1]) und so nahezu unmittelbar nach aussen hervortritt, oder es kommt dort nur zu einer mehr oder weniger innigen Aneinanderlagerung von Haut- und Darmepithel, wobei das letztere stets von der Epidermis überkleidet bleibt (Taf. 43, Fig. 20). Das letztere Verhalten scheint die Regel zu sein, pflegt wenigstens ungleich häufiger einzutreten als das erstere.

Ich komme nun zur Mundbildung, einem Punkt, hinsichtlich dessen ich mich im Laufe meiner Untersuchungen an *Lumbriculus* schon zweimal, aber in verschiedener Weise geäussert habe. Ursprünglich gelangte ich zu der Vorstellung, dass der neue Vorderdarm (Kopfdarm) lediglich vom vorhandenen Entoderm gebildet werde und mit glatter Oeffnung durch die Haut nach aussen durchbreche, mithin „auch nicht eine Zelle des Ektoderms" an der Herstellung des Kopfdarms betheiligt sei. Durch einen glücklichen Zufall erhielt ich hier in Giessen Schnittserien von Vorderendenreparaten unbestimmten, weil nicht controlirten Alters, die der eben angeführten Darstellung direct zuwiderliefen, mir aber bis dahin noch

1) Die Lage der Kerne in der Epidermis an der betreffenden Stelle lässt dies deutlich erkennen.

nicht zu Gesicht gekommen waren. Ich berichtete darüber unter Beigabe einer Abbildung kurz im »Zool. Anz.« folgendermaassen: „Meine jüngsten Studien . . . . lehrten mich, dass mit dem Durchbruch der als Mund bezeichneten Oeffnung an der Berührungsstelle des Ektoderms der Oberhaut mit dem regenerirten und an die Oberhaut etwas ventralwärts herangewachsenen entodermalen Darmabschnitt der Regenerationsprocess des Vorderdarms keineswegs abgeschlossen ist, diese Vorgänge vielmehr nur eine provisorische Bedeutung besitzen. Späterhin, wenn der Kopflappen auswächst und die charakteristische Kegelform annimmt, verlöthen sich nämlich Ektoderm und Entoderm an der ursprünglichen Durchbruchsstelle neuerdings, wodurch natürlich auch die vorher gebildete Oeffnung wieder beseitigt wird. Und nun erfolgt an dieser Stelle eine deutliche und unverkennbar fortschreitend tiefer greifende trichterförmige Einsenkung des Ektoderms der Oberhaut, durch welche die neue Verlöthungsstelle immer mehr nach innen verlagert wird. Damit ist die Bildung eines typischen Stomodaeum eingeleitet und ein definitiver Mund entwickelt, welcher mit der früher bestandenen provisorischen Mundöffnung nichts gemein hat.“ Daraus schloss ich dann, dass „nunmehr erst der ganze Vorgang der regenerativen Neubildung des Vorderdarms erkannt“ sei, ferner aber auch — und das war für mich das Wesentliche — dass „der in Rede stehende Vorgang aus der Liste derjenigen Regenerationsprocesse, die dem embryonalen Geschehen nicht entsprechen, zu streichen“ sei. Begreiflicher Weise habe ich auf die besprochenen Verhältnisse seither mein besonderes Augenmerk gerichtet und eine grössere Anzahl neuer Schnittserien daraufhin studirt, um speciell auch darüber mir Klarheit zu verschaffen, ob der Zusammenhang, in den ich die Erfahrungen, welche meiner ersten Publication zur Grundlage dienten, mit denjenigen brachte, die zu meiner zweiten Mittheilung Anlass boten, dem thatsächlichen Verhalten auch wirklich entspräche. Ich kann nicht leugnen, dass mir die Vorstellung einer provisorischen Mundbildung, auch abgesehen davon, dass für dieselbe bei andern Oligochäten jedes Analogon fehlt, a priori wenig plausibel erschien. Und da will ich gleich bekennen, dass ich über jenen Zusammenhang gegenüber der in meiner zweiten Notiz zum Ausdruck gebrachten Auffassung allerdings zu einer wesentlich andern Anschauung gelangt bin. Ich bin zu der Ueberzeugung gekommen, dass jene Befunde, die meine ersten Angaben verschuldeten, gerade in dem entscheidenden Punkte auf Artefacten beruhen, die, sei es durch die Einwirkung zu heisser Sublimatlösung,

sei es durch Druckwirkung hervorgerufen worden sind. Eine künstliche Trennung der Darmzellen von den Elementen des Integuments an der Berührungsstelle kann ja schon durch geringen Druck bewirkt werden, zumal im kritischen Stadium, in dem es sich um nichts weiter handelt, als ein Auseinanderweichen verklebter Zellen von zweierlei Art zu bewerkstelligen, ein Process zudem, der ja nach der Mundbildung, um das Darmrohr wegsam zu machen, sich so wie so einstellen muss. Es liegt in der menschlichen Natur, dass man bei den eigenen Fehlern nicht gern verweilt, und so möchte auch ich mir eine umständlichere Erörterung des eben in Verhandlung stehenden Gegenstandes erlassen und nur bitten, mir zu glauben, dass eine provisorische Mundbildung im normalen Ablauf der Reparation bei *Lumbriculus* keinen Platz findet.

Ich kehre zur Darstellung der Mundbildung zurück. Dieselbe erfolgt im Grunde der Mundbucht durch eine Einsenkung der Epidermis (Taf. 43, Fig. 22—24), die aber nicht einen Trichter, sondern einen (zur Medianebene) queren Spalt darstellt, dessen Tiefe übrigens unbeträchtlich ist, da die Zahl der Zellen, welche von der Epidermis hierzu geliefert werden, sehr gering ist. Die Integumenteinsenkung wird höchst wahrscheinlich passiv bewirkt, wenigstens gewähren die um diese Zeit stattfindenden und später noch näher zu schildernden intensiven Wachsthumsvorgänge zur Herstellung des Kopflappens den Anschein, als ob die Epidermis an der Mundbucht vom Darme passiv eingezogen würde. Mag dem nun so sein oder nicht, jeden Falls wird durch die Hauteinsenkung die Verlöthungsstelle von Darm und Epidermis aus ihrer frühern oberflächlichen Lage etwas ins Innere des Körpers verschoben. Im Anfang sind die trennenden Contouren zwischen den beiderseitigen Epithelien noch deutlich erkennbar, im weitern Verlaufe verwischen sie sich aber mehr und mehr, werden undeutlich und verschwinden schliesslich ganz. In diesem Zustand sind indess die Elemente des Darms von denjenigen der Epidermis noch immer an der Färbung gut zu unterscheiden. Bald weichen hierauf an der Verlöthungsstelle die Zellen aus einander und reihen sich in die gegebenen Epithellagen, das zwischen ihnen nun neu entstandene Lumen begrenzend (Taf. 43, Fig. 26); damit ist die Communication des Darmrohrs mit der Aussenwelt hergestellt, eine Verbindung, die allerdings nur eine mittelbare ist, in so fern durch das neue Lumen wie durch eine Pforte zunächst der hinter der frühern Verbindungsstelle von Darm- und Hautepithel gelegene eigentliche Verdauungscanal mit der jener Stelle nun vorgelagerten, durch

die spaltförmige Epidermiseinsenkung geschaffenen Höhlung in Verbindung tritt und diese erst durch die Mundöffnung die weitere Communication mit dem äussern Medium vermittelt. Diese Unterscheidung mag auf den ersten Blick bedeutungslos und daher überflüssig erscheinen, ich möchte aber doch Werth darauf legen und zwar aus Gründen, die aus der weitern Entwicklung des Verdauungsrohrs hervorgehen werden. Ich werde in der Folge das durch die Epidermiseinsenkung entstandene Lumen „Mundhöhle“ und den unmittelbar hinter der frühern Löthstelle (Pforte) gelegenen Darmtheil „Schlund“, diese Stelle selbst aber „Schlundpforte“ nennen. Wie weit sich der Schlund nach hinten erstreckt, wird aus den nunmehr zu schildernden Umbildungen im Bereich dieses Darmabschnitts hervorgehen.

Nachdem nämlich durch die Entstehung der Schlundpforte der Ernährungstractus wegsam geworden ist, stellt sich in der fernern Gestaltung des Schlundepithels zwischen der dorsalen und ventralen Partie eine wesentliche Verschiedenheit heraus, deren Anfänge allerdings schon vor der Herstellung der Mundhöhle nachweisbar zu sein pflegen. Zum bessern Verständniss dieser Differenzirungen empfiehlt es sich, kurz das normale Verhalten des Ernährungsapparats am Vorderende von *Lumbriculus* zu betrachten; ich thue dies an der Hand der zutreffenden Darstellung Bülow's, wozu ich nur bemerken muss, dass diesem Forscher die von mir oben getroffene Scheidung des Vorderdarms in Mundhöhle, Schlundpforte und Schlund selbstverständlich fremd ist und für ihn daher der Mund direct in den Schlund führt, der demnach im Sinne Bülow's auch Mundhöhle und Schlundpforte mit inbegreift. Bülow sagt: „Der Mund führt in den Schlund, der eine kurze Strecke gerade nach oben steigt und dann erst nach hinten umbiegt; . . . . Dasjenige Stück des Verdauungscanals, welches ich als den hintern Theil des Schlundes bezeichne, erstreckt sich vom Ende des aufsteigenden Theils ungefähr bis zum dritten borstentragenden Segment und zerfällt in einen obern und untern Raum. Beide sind durch zwei Falten, die sich von beiden Seiten her gegen die Mitte hin vorschieben, von einander geschieden, ohne dass indess eine wirkliche Trennung zu Stande gebracht ist. Die Zellen des ventralen Schlundraums sind ungefähr ebenso hoch als breit und besitzen einen runden Kern; von ihnen unterscheiden sich scharf die der obern Schlundabtheilung, da sie lang gestreckte Form haben und einen Nucleus von gleicher Gestalt besitzen. Ziemlich allmählich geht dieser Theil des Schlundes in den Kopfdarm über, dessen Wandungen keine kleinen Zellen mit rundem Kern enthalten. Hier ist nur noch

die andere Form vertreten, welche von da an bis hinten hin ausschliesslich das Darmgewebe bildet. Kopfdarm[1]) und ihm folgender Körperdarm unterscheiden sich so von einander, dass der Querschnitt jenes eine mehr runde Form, der des letztern eine gleichschenklig dreieckige hat (die Basis des Dreiecks liegt dorsal)." Unter Bezugnahme auf diese Darstellung BÜLOW's kann ich mich im Folgenden kurz fassen. Die Processe, um die es sich nunmehr noch handelt, sind vornehmlich histogenetischer Natur und zielen eben, allerdings bei gleichzeitiger Fortdauer des Längenwachsthums, auf die Herstellung desjenigen Zustands, der sich uns am fertigen, normal gestalteten Thiere präsentirt. Die Elemente des ventralen Epithels — an sich nicht hoch — verflachen sich noch mehr, nehmen cubische Form an, wodurch der Boden des Schlundrohrs, der immer einschichtig bleibt, zu einer recht dünnen Lage wird. Auf der dorsalen Seite dagegen, wo auch die Stätte ist, an der manchmal Zellennester zu beobachten sind, erweist sich das Epithel meist schon früh (Taf. 43, Fig. 22) ungemein reich an Zellen, die sich in ihrer lang gestreckten Form, und mit gleich gestalteten Kernen ausgestattet, scharf von den bauchständigen Epithelelementen unterscheiden. Während demnach der Boden der Schlundhöhle sehr dünn ist, erscheint die Decke erheblich verdickt (Taf. 43, Fig. 26 u. 27). Werden schon durch diese Differenzirungen Verhältnisse angebahnt, die dem fertigen Zustande beträchtlich nahe kommen, so wird dies noch deutlicher durch die Ausbildung eines Paares dorsolateraler Falten innerhalb des hochzelligen Darmepithels (Taf. 44, Fig. 28), die gegen das Darmlumen hin vorspringen und so eine scharfe Scheidung von dem flachen und ventralen Epithel bewirken. Durch diese Faltenbildung wird natürlich von dem einheitlichen Darmlumen ein Paar seitlicher Taschenräume abgegrenzt, die indess immer in offener Verbindung mit dem centralen Lumen verbleiben. Die geschilderte Anordnung erstreckt sich von der Stelle, an welcher das Verdauungsrohr unter einem nahezu rechten Winkel umbiegt und sich nach hinten wendet, durch etwa 3 Segmente, conform der Angabe BÜLOW's für das normale Verhalten; weiterhin flachen sich die Epithelfalten mehr oder weniger rasch aus, und der Querschnitt des Darms zeigt dann wieder eine annähernd kreisrunde Gestalt (Oesophagus), die noch weiter nach hinten in die dann den ganzen Körper hindurch constant bleibende (ungefähre) Dreiecksform

1) BÜLOW's Bezeichnung für den Oesophagus.

übergeführt wird (Körperdarm). Wie Bülow richtig erkannt hat, besteht das Darmepithel hinter der Region der beschriebenen Falten gleichförmig durch Speiseröhre und Körperdarm hindurch ausschliesslich aus den hohen Elementen.

Stets findet man, dass sich der vordere Abschnitt der Schlundhöhle blasenartig erweitert, so dass der ganze Pharynx ungefähr die Gestalt einer Retorte erhält (Taf. 43, Fig. 26). Innerhalb dieser erweiterten Schlundregion liegen die Epithelfalten, hier ist der Boden dünn, die seitlichen und dorsalen Wandungen sind verdickt. Nach der hintern Schlundregion hin gleichen sich diese Unterschiede allmählich aus, die Elemente des ventralen Darmepithels nehmen mehr und mehr hohe Form an, während gleichzeitig diejenigen der lateralen und dorsalen Wandungen sich etwas verkürzen, so dass das Verdauungsrohr nunmehr allseitig von einem ebenmässigen Cylinderepithel ausgekleidet erscheint, ein Verhalten, das, wie schon bemerkt, für den weitern Verlauf des Darmcanals typisch bleibt.

Sobald Mundhöhle und Pharynxlumen zu einer Einheit verschmolzen sind, ist natürlich die Schlundpforte als solche beseitigt; ihre Zellen, die ja zum Theil der Epidermis, zum Theil dem Darmepithel entstammen, werden dem entsprechend einerseits in das Epithel der Mundhöhle, andrerseits in das des Schlundes einbezogen. Mit dem Fortschreiten der histologischen Differenzirung werden die Unterschiede dieser beiden Zellarten in der Grenzregion, die zunächst noch und nicht selten geraume Zeit an der Färbung der Kerne hervortreten, theilweise ausgeglichen; namentlich gilt dies von der ventralen Partie, innerhalb welcher sich das Epithel der Mundhöhle und des vordern Schlundabschnitts weiterhin ziemlich gleichartig erweist. Auf der dorsalen Seite macht die Ausbildung der hohen Zellen der Decken- und Seitenwände einen derartigen Ausgleich natürlich unmöglich; immerhin greift auch hier mit dem Wachsthum und der Streckung des ganzen Reparats eine Milderung der ursprünglichen Gegensätze Platz. Während aber die Zellen des Pharynx sich früher oder später mit einem dichten Flimmerkleid ausstatten, wird diese Erscheinung an dem Epithel der Mundhöhle stets vermisst. Diese Thatsache entspricht dem normalen Verhalten, bei dem nach den Untersuchungen Vejdovský's das Epithel der Mundhöhle von dem des Pharynx durch das Fehlen der Wimpern unterschieden ist.

Schon frühe, während der histologischen Ausbildung des Darm-

rohrs hat sich als Product angelagerter Zellen[1]) auch die Muscularis eingestellt und die äussere Begrenzung des Verdauungstractes fixirt; ihre Entstehung im Einzelnen habe ich nicht zu verfolgen vermocht.

Sehr bald, nachdem der Ernährungscanal wegsam geworden und die Darmmuscularis ausgebildet ist, erweisen sich die Thiere zur Nahrungsaufnahme befähigt, und man kann die peristaltischen Wellen des Darmrohrs entlang dessen ganzer Ausdehnung verfolgen.

Ich brauche kaum besonders zu bemerken, dass auch die Reparation des Ernährungsapparats selbstredend mancherlei individuelle Abweichungen von dem geschilderteu Verhalten darbietet, insbesondere was die Zeitverhältnisse im Vollzug der verschiedenen hier erfolgenden Einzelvorgänge betrifft. Es lohnt sich indess nicht, darauf einzugehen.

Die im Vorstehenden mit, wie ich hoffe, genügender Ausführlichkeit dargelegte reparative Genese des Vorderdarms von *Lumbriculus* lässt sich in die folgenden kurzen Sätze zusammenfassen:

1) Die Reparation des Vorderdarms wird mit Ausnahme der Mundöffnung und der Mundhöhle vom Darm selbst bewerkstelligt.

2) Das Material hierzu wird durch diffuse, aber lang anhaltende Zellenvermehrung des Darmepithels im Umkreise der Wundränder hervorgebracht.

3) Niemals wird eine solide Zellenknospe gebildet, sondern Darmepithel und Darmlumen wachsen gemeinschaftlich in gleichem Tempo aus, zuerst gerade nach vorn, dann ventral sich etwas senkend bis zur Berührung des Darmepithels mit der Epidermis.

4) Mundöffnung und Mundhöhle entstehen durch eine quere, spaltförmige Einsenkung der Oberhaut an der bezeichneten Berührungsstelle.

5) Die Mundhöhle ist ein seichter Spaltraum, dessen Wandung nur von relativ wenigen Zellen gebildet wird.

6) Der unmittelbar hinter der Mundhöhle erweiterte Schlund erstreckt sich durch die drei ersten Rumpf-

---

1) Diese sind meist reichlich vorhanden, von gestreckter Form und oft fast wie ein zusammenhängendes Epithel über die äussere Darmfläche ausgebreitet; dabei sind sie freilich, wie die Lage der Kerne zeigt, dem Darmrohr mit ihren Langseiten angelagert (Taf. 42, Fig. 9 u. 10). Ihre Herkunft von eingewanderten Reparationszellen scheint mir ausser Frage zu stehen.

segmente und erfährt in seinem vordern Abschnitt eine Fältelung, mit der umfassende histologische Differenzirungen einhergehen.

7) Schlund- und Körperdarmepithel sind entodermalen Ursprungs, das Epithel der Mundhöhle und höchst wahrscheinlich auch die Darmmuscularis sind ektodermaler Abkunft.

Ueber die reparative Entstehung des vordern Darmabschnitts bei limicolen Oligochäten liegen ausführliche Angaben vor, da neben dem Nervensystem gerade der Verdauungsapparat, seitens Rievel's sogar nahezu ausschliesslich, im Vordergrund des Interesses steht und daher einlässlich untersucht worden ist, ein Umstand, der durch meine erste Mittheilung über *Lumbriculus* veranlasst wurde. Leider gilt aber hier in hohem Maasse der alte Spruch „tot capita, tot sensus"!

Rievel hatte seine Reparationsstudien an Ringelwürmern „mit der Ueberzeugung unternommen, die von Wagner vertretene Ansicht [1]) widerlegen zu können", war aber zu einer Bestätigung meiner Aussage geführt worden. Seine Angaben bezüglich *Nais proboscidea* lauten: „Der Darm ist an seinem Vorderende geschlossen; er schiebt sich allmählich weiter nach dem Körperepithel zu, an welchem an der Spitze der Knospe eine Verdickung der Zellagen um das Zwei- bis Dreifache eintritt. In weitern Stadien bemerkt man nun das Auftreten der intra vitam schon wahrgenommenen birnförmigen Verdickung des Darms an seinem Vorderende, während im Innern sich ein schmaler Hohlraum bemerklich macht. Man erkennt die Mitteldarmzellen deutlich an ihrer differenten Farbe, sie sind dunkler gefärbt als das äussere Epithel, und an der Lage und Richtung der Zellkerne; diese sind nämlich parallel der Axe des Mitteldarms gerichtet, während die Kerne der äussern Epithelien parallel der Oberfläche gelegen sind und nur am innern Rande durch den vordringenden Darm etwas zur Seite geschoben sind." Weiterhin heisst es dann: „In spätern Stadien sieht man, wie der Darm immer mehr in das Körperepithel hineinragt, und wie nun auch im Alter von 4 Tagen eine deutliche Verdickung der Darmwand im vordern Theile eingetreten ist, in welcher sich Höhlungen bilden — es ist dies als Schlundkopfanlage aufzufassen. Nach meinen Untersuchungen wird der Schlundkopf bei der Regeneration vom Entoderm gebildet, während er bei der Embryonalentwicklung bekanntlich ziemlich übereinstimmend auf das Ektoderm zurückgeführt wurde."

---

1) Rievel bezieht sich da auf meine erste Mittheilung über *Lumbriculus*.

„Nachdem sich der Schlundkopf“ — fährt unser Gewährsmann fort — „noch mehr differenzirt hat, wobei namentlich seine dorsale Wand sich bedeutend weiter nach oben zu vorwölbt, so dass sie nur durch eine kleine Schicht Mesenchymgewebe vom Körperepithel getrennt ist und in Folge dessen das vordere Ende mehr und mehr zugespitzt wird, sieht man, wie die Spitze des Mitteldarms sich durch das äussere Körperepithel durchschiebt und nach aussen mündet, indem es die Epithelzellen einfach zur Seite drängt. Die weitere Ausbildung des Schlundkopfs rührt von einer lebhaften Theilung der Zellen her, wie es zahlreiche Kerntheilungsfiguren beweisen. Es kommt also in diesem Falle zu einer Bildung des Vorderdarms einzig und allein aus dem Mitteldarm, während sich das Körperepithel nur passiv verhält und keine Spur von einer Einstülpung erkennen lässt.“

Aus dieser Darstellung ist ersichtlich, dass dieselbe gerade in dem wesentlichen Punkte, der Mundbildung, eine Bestätigung meiner ersten Angabe über *Lumbriculus* bietet. Da sich diese letztere aber seither als irrig herausgestellt hat, so erscheint die bezügliche Uebereinstimmung hinfällig, und muss es weitern Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob hier in der That eine principielle Differenz vorliegt oder etwa, was ja nicht unmöglich wäre, Unvollständigkeit in der Beobachtungsdauer. Es ist indess noch eine weitere Differenz zwischen Rievel's und meinen Befunden vorhanden, die mir im Hinblick auf die gleich zu besprechende Schilderung Hepke's für seine Naidenspecies von Bedeutung erscheint, zumal es sich um nächst verwandte Formen handelt. Diese Verschiedenheit besteht darin, dass bei *Nais proboscidea* am Vorderende eine Verdickung auftritt, die in ihrer ersten Anlage eine solide Knospe darstellt und erst hinterher, wenn auch rasch, ein Lumen gewinnt, während bei *Lumbriculus* die epitheliale Anordnung der Darmzellen als Wandung eines Hohlraums zu keiner Zeit vermisst wird.

Hepke fasst die Ergebnisse seiner bezüglichen Untersuchungen an *Nais elinguis* in folgende Sätze zusammen: „Der neue Verdauungstractus entsteht als eine knospenartige Anlage, am Schwanzende in der Mittelaxe des Körpers, am Kopfende etwas mehr ventralwärts, aus dem Ektoderm und wächst dann zu einem soliden Strang aus, dessen freies Ende die Richtung nach der Durchschneidungsstelle des alten Darms einschlägt, der dort seinerseits ebenfalls einige neue Zellen gebildet hat. Das freie Ende jenes erstern erreicht schliesslich den Darm und vereinigt sich mit ihm, so dass dieser nun mit der Ektodermkappe durch einen soliden Strang verbunden ist, zu dessen

Entstehung der Hauptsache nach das neue Ektoderm und nur in äusserst geringem Maasse der alte Darm selbst beigetragen hat. Dieser Strang bekommt späterhin ein Lumen, welches bald mit einer im Ektoderm entstehenden Einbuchtung confluirt, so dass nun am Kopfende der Mund mit dem Pharynx und am Schwanzende der Anus mit dem Enddarm regenerirt und dadurch die vollständige Communication der Darmhöhle mit dem umgebenden Medium wieder hergestellt ist."

Es wäre ein aussichtsloses Beginnen, nach dieser Schilderung Hepke's das Verhalten seiner Naide mit dem von *Lumbriculus* vergleichen zu wollen, denn es ist in der That nicht ein einziger, beiden Formen gemeinsamer Zug nachweisbar. Dagegen finde ich trotz der ganz erheblichen Differenzen, die hier bestehen, eine gewisse Beziehung der Befunde Hepke's zu den Angaben Rievel's in so fern, als bei beiden *Nais*-Arten die erste Anlage des Vorderdarms durch eine solide Zellenknospe hergestellt wird, hinsichtlich deren Entstehung allerdings die beiderseitigen Aussagen sofort diametral aus einander gehen, da nach Rievel diese Knospe vom Darm selbst, also vom Entoderm geliefert wird, während Hepke ihre ektodermale Abkunft auf das bestimmteste behauptet. Es scheint mir ausgeschlossen, dass sich zwei Species derselben Gattung in Bezug auf die hier in Rede stehenden Reparationsprocesse so entgegengesetzt verhalten können, wie dies nach den vorliegenden Angaben der Fall sein müsste; ich halte daher eine erneute Untersuchung in dieser Richtung für unerlässlich.

In erfreulich weitgehender Uebereinstimmung, abgesehen von gewissen Verschiedenheiten in Einzelheiten, die auf die Verschiedenheit der vorgelegenen Objecte zurückzuführen sind, befinde ich mich mit Haase. Dieser Autor giebt für *Tubifex* an, dass die Reparation des Vorderdarms damit beginnt, dass die am Vorderrand des alten Darms gelegenen Zellen sich zur Theilung anschicken. „Langsam nähert sich der Darm dem Körperepithel, bis er nur noch durch einen schmalen Zwischenraum von ihm getrennt ist. Im Darmepithel sind noch immer Mitosen in grösserer Zahl vorhanden. Die Auftreibung und Wandverdickung, welche wir sehr bald als die Anlage des Pharynx kennen lernen werden, hat sich bedeutend vergrössert und tritt jetzt deutlicher hervor. Auch der bisher noch vorhandene Zwischenraum zwischen Körperepithel und Darm schwindet allmählich, und der Darm legt sich nunmehr unmittelbar an das Körperepithel an."

„Kurz bevor dies jedoch eintritt, fängt das Körperepithel an

dieser Stelle der Ventralfläche an, sich ein wenig nach innen einzusenken. Diese leichte Einsenkung wird bald etwas tiefer, bis sie mit dem ihr entgegenwachsenden Darm in Verbindung tritt. Die Zellen des Körperepithels heben sich scharf von denen des Darms ab, einestheils dadurch, dass die Grenze durch eine feine Linie bezeichnet wird und sodann durch ihr stärkeres Färbungsvermögen, ...“

„Während der geschilderten Vorgänge ist die Entwicklung des Pharynx bedeutend vorgeschritten. Vor allen Dingen tritt an der dorsalen Wand des vordern Darmabschnitts eine starke Verdickung auf, die durch eine reichliche Vermehrung der Zellen an dieser Stelle entstand. Die Darmhöhle erweitert sich in dieser Gegend beträchtlich und zwar hauptsächlich dadurch, dass sie in die dorsale Zellenwucherung eine nach hinten zu gerichtete Ausbuchtung hineinschickt. Auf diese Weise entsteht eine von hinten nach vorn gerichtete Falte an der dorsalen Wand. Durch diese Umbildung der Darmwand tritt der Pharynx allmählich recht deutlich hervor.“

„Mit fortschreitender Regeneration entwickelt sich der beschriebenen Falte gegenüber an der ventralen Seite des Darms ebenfalls eine, aber viel weniger beträchtliche Zellenwucherung. Ein ähnlicher Vorgang wie an der dorsalen Seite wiederholt sich hier, indem ebenfalls eine Falte zur Ausbildung gelangt, die der dorsalen gegenüber, aber etwas weiter nach hinten liegt. Ausser diesen beiden bilden sich im Verlauf der Regeneration noch mehrere kleine Falten, die indessen nicht immer so deutlich hervortreten wie die beiden eben beschriebenen.“

„Die Einstülpung des Körperepithels senkt sich, wie erwähnt, etwas mehr in die Tiefe. Die Zellen des Darms sind in diesen spätern Stadien durch ihre stärkere Färbbarkeit deutlich vom Körperepithel zu unterscheiden. Ausserdem lässt ein noch immer vorhandener feiner Contour die Erstreckung des Darms hervortreten.“

Weiterhin bemerkt Haase: „Zu dieser Zeit, wenn sich die Mundöffnung zu bilden im Begriff steht, beginnen sich die vorher erwähnten Unterschiede zwischen Darm und Körperepithel zu verwischen. Die feine Linie zwischen beiden muss naturgemäss wegfallen, und der Unterschied in der Färbung bleibt zwar noch eine Zeit lang erhalten, wird aber doch bald recht unbestimmt. Immerhin kann man auch an solchen Sagittalschnitten, welche bereits die Verbindung der Darmhöhle mit der Aussenwelt zeigen, unter Umständen noch das Darmepithel von dem eingestülpten Körperepithel unterscheiden.“

Endlich äussert sich Haase: „Man darf mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass nach dem erfolgten Durchbruch der Mundöffnung ein weiteres Hineinwachsen oder Einsenken des Körperepithels nicht mehr

stattfindet, denn der Pharynx ist fertig ausgebildet, und überhaupt zeigt das jetzt erreichte Stadium bereits eine völlige Uebereinstimmung mit dem normalen Verhalten des unverletzten Wurms." „Aus meinen Untersuchungen" — schliesst unser Gewährsmann — „ergiebt sich mit Bestimmtheit, dass der Pharynx nach Verlust der vordern Darmpartien aus dem entodermalen Theile des Darms neu gebildet wird. Zu dem entodermalen Pharynx kommt eine nur wenig umfangreiche Einstülpung des (ektodermalen) Körperepithels hinzu, welches die Mundhöhle bildet." Bemerkenswerth ist noch, „dass die Ektodermeinstülpung in manchen Fällen etwas tiefer, in andern weniger tief sein kann", niemals aber ist sie beträchtlich.

Ich habe mit Absicht die Aussagen Haase's in voller Ausführlichkeit citirt, um die weitgehende Uebereinstimmung unserer beiderseitigen Darstellungen möglichst deutlich hervortreten zu lassen. Man kann allerdings nicht in Abrede stellen, dass Haase's Schilderung auch manche Congruenz mit den Angaben Rievel's erkennen lässt, insbesondere im Punkte der Pharynxbildung, dagegen steht sie gleich meinen eigenen Erfahrungen an *Lumbriculus* und in hohem Maasse auch denjenigen Rievel's in einem unversöhnlichen Gegensatz zu der Darstellung Hepke's.

In seiner Auseinandersetzung mit meiner zweiten Mittheilung über *Lumbriculus* sagt Haase: „Davon, dass die zuerst gebildete Oeffnung eine provisorische ist, die sich später wieder schliesst, worauf nunmehr erst die Einsenkung des Ektoderms und damit die Bildung der bleibenden Mundöffnung erfolgt, wie von Wagner den Vorgang für *Lumbriculus* darstellt, ist bei *Tubifex* sicher nichts vorhanden." „Abgesehen hiervon bringen meine Untersuchungen an *Tubifex*, wie gesagt, eine Bestätigung von von Wagner's Angaben über *Lumbriculus*, wenn ich mich auch nicht mit der ihnen im Schlussatz gegebenen Deutung einverstanden erklären kann, ..." Mit der in der vorliegenden Arbeit gegebenen Richtigstellung meiner seinerzeitigen Aussage entfällt natürlich der auf den „provisorischen Mund" bezügliche Differenzpunkt, und ich freue mich, auch hinsichtlich der theoretischen Deutung — was ich hier, den Ausführungen des zweiten Theils vorausgreifend, gleich bemerken will — der Auffassung Haase's durchaus beitreten zu können, „dass der Vorderdarm mit Ausnahme einer kleinen vordersten Partie entodermaler und nicht wie in der Ontogenie ektodermaler Herkunft ist"[1]).

---

1) Der oben vertretene Standpunkt erfuhr neuerdings eine er-

5. Bemerkungen bezüglich der Reparation anderer Organe. — Segmentirung.

Wenn ich an die im Vorstehenden beschriebene Reparation des Nervensystems und Verdauungsapparats noch ein paar Worte über die reparative Genese einiger anderer Organe anfüge, so muss ich hierbei an die schon in der Einleitung gemachte Bemerkung erinnern, dass die Untersuchung dieser Vorgänge nicht im Vordergrund meines Interesses stand. Dazu kommen die schon mehrfach hervorgehobenen Schwierigkeiten, welche durch die Complication der auf einen engen Raum zusammengedrängten und sich mannigfaltig verschlingenden Reparationsprocesse einer tiefer dringenden Einsicht entgegen gesetzt werden, ein Umstand, der es mit sich bringt, dass bei *Lumbriculus* (und fast allen andern daraufhin untersuchten limicolen Oligochäten) jene beneidenswerthe, jeden Zweifel bannende Bestimmtheit und Klarheit, die nach der Darstellung HEPKE's die reparativen Vorgänge seiner Naiden auszuzeichnen scheinen, durchaus vermisst wird. Mit Rücksicht auf die eben bezeichnete Sachlage habe ich mich im Folgenden besonderer Vorsicht und Zurückhaltung befleissigt; auch handelt es sich dabei naturgemäss nur um einzelne Angaben, keineswegs um eine irgendwie erschöpfende Darstellung.

Was zunächst den Hautmuskelschlauch betrifft, so beginnt dessen Neubildung zu einer Zeit, in welcher das Bauchmark bereits in voller Entwicklung begriffen ist, und erfolgt entsprechend den zwei Muskelschichten, die ihn zusammensetzen — der innern, weitaus mächtigern Längsfaserlage und der äussern dünnen, den Basen der Epidermiszellen angelagerten Ring- oder Circulärmuskelschicht — gewissermaassen auch in zwei, allerdings in keiner Weise scharf geschiedenen Etappen, indem zuerst die innere Längsmusculatur und hernach die Ringmuskellage ausgebildet wird. Das Material für die Reparation des Hautmuskelschlauchs wird wiederum von den aus der Epidermis herstammenden Reparationszellen geliefert. Da innerhalb dieses Zellenmaterials eine Sonderung in distincte Anlagen für bestimmte Organe nicht vorhanden oder doch wenigstens nicht erkennbar ist, so kann man selbstredend nicht von vorn herein bestimmte Zellen als diejenigen bezeichnen, welche zur Bildung des Hautmuskelschlauchs Verwendung finden werden, dieselben werden vielmehr als

freuliche Bestätigung durch den jüngst von R. W. HOFFMANN erbrachten Nachweis, dass der Pharynx von *Allolobophora putris* HOFFM. ontogenetisch „zweifellos“ vom Ektoderm gebildet wird.

Muskelbildungselemente erst kenntlich, wenn sie durch ihre Lage oder Ausgestaltung bereits deutlich ihren künftigen Charakter zum Ausdruck bringen. Die Histogenese der Muskelzellen ist an der Entstehung der innern Längsmuskellage des Hautmuskelschlauchs auf günstigen Querschnitten noch am besten zu verfolgen; man kann da sehen, wie sich die betreffenden Zellen an der Innenfläche der Ringfaserschicht palissadenartig anordnen, in die Länge strecken und zu schmalen Bändern ausziehen (Taf. 44, Fig. 29), womit jeden Falls die Umwandlung ihres Protoplasmas in contractile Substanz Hand in Hand geht. Die elliptischen, später mehr gestreckten Kerne liegen vorerst fast durchweg an den proximalen Enden der Zellen, kommen aber in Folge ungleichmässigen Auswachsens der Zellkörper weiterhin in verschiedene Höhen zu liegen, womit das für den normalen Zustand giltige Verhalten angebahnt ist.

Die Reparation des Hautmuskelschlauchs folgt dem des Bauchmarks so, dass dieses jenem immer einen Schritt voraus ist, ein Verhältniss, das insbesondere bei der Ablösung der in Rede stehenden Organe von ihrem gemeinsamen Mutterboden, der Epidermis, klar zu Tage tritt.

Aus der einschlägigen Literatur habe ich hier nur die Angaben Hepke's zu erwähnen. Nach den Beobachtungen dieses Autors nimmt die Reparation des Hautmuskelschlauchs bei *Nais elinguis* zwar in letzter Linie wie bei *Lumbriculus* ebenfalls vom Ektoderm, d. h. der Epidermis ihren Ausgangspunkt, zeigt aber im Einzelnen hinsichtlich der beiden in Betracht kommenden Muskelschichten eine verschiedene Entstehungsweise. Die Bildung der Circulärfaserschicht stimmt in der Hauptsache noch mit der bei *Lumbriculus* überein. Hepke resumirt seine bezüglichen Erfahrungen in folgendem Satze: „Die Ringmuskelfasern entstehen gleichfalls aus dem Ektoderm, nachdem die Abschnürung der Neuralanlage stattgefunden hat, und zwar auf die Weise, dass einzelne Zellen aus dem Ektoderm in das Innere der Leibeshöhle treten, sich an die Innenfläche desselben anlegen und quer zur Längsaxe des Thiers in lange Muskelzellen auswachsen.“ Die Entstehung der Längsmuskellagen hingegen bietet ein durchaus abweichendes Bild dar, denn sie erfolgt von dem sog. „neuen Mesoderm“, einer der vielen besondern Anlagen, die Hepke wie die Cerebral-, Intestinal-, Neuralanlage bei seinem Untersuchungsobject stets deutlich zu unterscheiden vermochte, bei *Lumbriculus* aber, wo überhaupt jede schärfere Ausprägung specifischer Anlagen fehlt, vermisst wird. Dieses neue Mesoderm entstammt ursprünglich ebenfalls der Oberhaut, ist mithin, wie

schon bemerkt wurde, auch ein Derivat des Ektoderms, sondert sich aber bald in Form zweier seitlicher Längsplatten zu einer distincten paarigen Anlage, die weiterhin eine der Segmentirung des Bauchmarks merkwürdiger Weise vorausgehende Gliederung erfährt. Aus den so entstandenen Mesodermplatten bilden sich nun neben andern Organen, wie beispielsweise Borstenbeutel, Segmentalorgane, Dissepimente, Blutgefässe u. s. w., auch und zwar zuerst die Längsmuskelfasern, zunächst ebenfalls in Form von segmentalen Platten. Die Reparation geht, wie HEPKE sagt, „genau in derselben Weise vor sich, wie im wachsenden normalen Schwanzende der Naiden, nur mit dem Unterschied, dass dieser Regenerationsprocess am Kopfende nach Wiederherstellung der vier Kopfsegmente seinen Abschluss erreicht", eine Beschränkung, die für das Hinterende selbstredend in Fortfall kommt.

Aus dem Vorgetragenen lassen sich die tief greifenden Differenzen in der Bildungsweise des Hautmuskelschlauchs bei *Lumbriculus* und den Naiden unschwer erkennen, Verschiedenheiten, die schliesslich, wie gesagt, nur dadurch eine gewisse Vermittlung erhalten, dass in beiden Fällen das zum Aufbau verwendete Material von gleichem Ursprung ist, eben der Epidermis entstammt.

Bezüglich des Blutgefässystems vermag ich keine bestimmten Angaben zu machen. Die betreffenden Verhältnisse waren für mich wenigstens zu subtil, um zu einer hinreichend gesicherten Einsicht über die reparative Genese dieses Organsystems vordringen zu können, und Vermuthungen auszusprechen, mögen sie mir auch wahrscheinlich dünken, möchte ich an dieser Stelle vermeiden. Nur Eins will ich nicht unbemerkt lassen, und das sind die beträchtlichen individuellen Schwankungen, welchen man bei *Lumbriculus* hinsichtlich der Blutmenge begegnet, die sie enthalten; es ist dieser Umstand nicht ohne jede Bedeutung für die Reparation, in so fern man bei derselben in Bezug auf den Umfang der in der Reparationszone vorhandenen und weiterhin im Reparat zur Ausbildung kommenden Gefässe erhebliche Verschiedenheiten beobachten kann, die fast zu der Vorstellung drängen, dass es bei diesen Würmern auch blutarme und vollblütige Geschöpfe giebt (Taf. 41, Fig. 4). Auf den unvermeidlichen Blutverlust bei der Operation haben die bezeichneten Verhältnisse übrigens keinen nennenswerthen Einfluss, wohl in Folge der Art und Weise, in welcher die Thiere, wie oben dargelegt wurde, auf die Durchschneidung reagiren.

Nicht als der letzte Bildungsvorgang, wohl aber durchweg den spätern Stadien der Reparation angehörig erweist sich die Gliede-

rung des Reparats in Segmente; dieselbe wird durch die Entstehung und Ausbildung der Dissepimente hervorgerufen. Der erste Schritt zur Segmentirung des Reparats geht allerdings, wie schon oben berichtet wurde, vom Bauchmark aus, indem dasselbe in discrete Ganglienpaare zerfällt, immerhin aber erfährt die Leibeshöhle ihre charakteristische Kammerung und damit die dem normalen Verhalten entsprechende Ausgestaltung erst durch die Dissepimentbildung. Dazu kommt noch der weitere Umstand, dass die fortschreitende Ausbildung der Dissepimente die Metamerie des reparirten Wurmstückes auch äusserlich mehr und mehr zum Ausdruck bringt, noch ehe dieselbe durch nach aussen hervortretende, segmental angeordnete Borstengruppen kenntlich wird.

Die Dissepimente (Taf. 43, Fig. 25—27) stellen sich als musculöse, zwischen Darm- und Körperwand ausgespannte quere Membranen dar, die Anfangs an den Verbindungsstellen mit der Darmmuscularis und dem Hautmuskelschlauch dicker erscheinen als in ihrer mittlern Ausbreitung; sie bilden sich aus lose an einander gelagerten Reparationszellen, die aber als solche in demselben Maasse rasch verschwinden, in dem das Dissepiment zur Vollendung kommt. Im fertigen Zustand sind die Dissepimente zarthäutige, dabei aber straffe, membranöse Scheidewände, welchen die Kerne ihrer Bildungszellen äusserlich dicht aufgelagert sind; die Kerne selbst haben ihre ursprüngliche Gestalt eingebüsst und präsentiren sich nun als lang ausgezogene, schmal spindelige Gebilde. Die Dissepimente sind von Anfang an nicht solide Wände, sondern von Oeffnungen durchbrochen, die der Leibeshöhlenflüssigkeit und den in ihr suspendirten zelligen Elementen die Circulation von Metamer zu Metamer ermöglichen. Die Zahl der zur Ausbildung gelangenden Segmente entspricht stets der Anzahl der Ganglienpaare, in welche sich das Bauchmark gesondert hat.

Während die Dissepimentbildung dem Abschluss zuneigt, erscheinen in metamerer Anordnung, ebenfalls von vorn nach hinten fortschreitend, die Borstensäcke mit den Anlagen der Borsten. Die reparative Entstehung dieser (und einiger anderer) Theile zu schildern, behalte ich mir für den zweiten Theil dieser Arbeit, die Reparation des Hinterendes, vor.

6. Kopflappenbildung und Egalisirung.

Mit den in ihren wichtigsten Erscheinungen im Vorausgegangenen geschilderten Reparationsprocessen geht natürlich ein stetiges Wachsthum des Reparats Hand in Hand. Dieses bedeutet

zwar im Wesentlichen immer ein Auswachsen nach vorn, ist aber weder in allen Theilen des Reparats, noch zu allen Zeiten der Reparation ein gleichmässiges und bedarf daher einer nähern Darlegung, zumal durch die besondern Wachsthumsvorgänge gerade die normalen Formverhältnisse hervorgebracht werden.

In den frühen Stadien der Reparation ist, wie wir wissen, die ventrale Fläche der Hauptschauplatz der Zellenproduction; von hier werden die ersten und besonders wichtige Differenzirungen, ich erinnere nur an das Nervensystem, in die Wege geleitet. Später nun verschiebt sich dieser Zustand mehr und mehr derart, dass im ganzen Umkreis des Vorderendes eine erhebliche Zellenwucherung auftritt, die, vor der Mundöffnung beginnend, über den Vorderrand ein wenig auf die dorsale Seite hinübergreift und ein intensiveres Wachsthum dieser Partie erkennen lässt (Taf. 42, Fig. 11, 17 u. 20). Da mittlerweile Gehirn, Schlundring, Bauchmark und die vordern Abschnitte des Verdauungsapparats fertig gestellt, bezw. in ihrer Ausbildung doch beträchtlich vorgeschritten sind, so ist es leicht zu verstehen, dass das weiterhin vor sich gehende Wachsthum über die durch die Mundöffnung und das Gehirn bezeichnete Querebene erheblich hinausgreift und einen Anfangs mehr abgerundeten, später immer deutlicher eine conische Form annehmenden Fortsatz zur Ausbildung bringt, in dem man alsbald die Anlage des prästomialen Kopflappens erkennt. Durch das Auswachsen des Kopflappens sind verschiedene Lageverschiebungen bedingt. Am klarsten äussern sich dieselben darin, dass die vorher nahezu endständige Mundöffnung nunmehr völlig auf die ventrale Seite zu liegen kommt und gleichzeitig vom Vorderende beträchtlich abrückt, wobei jedoch das Lageverhältniss zum Gehirn intact erhalten bleibt, so dass Mund und nervöses Centralorgan nach wie vor derselben Querebene angehören. Dieses auf den ersten Blick hin befremdliche Verhalten erklärt sich indess unschwer aus einer weitern wichtigen Verlagerung, die den obern terminalen und besonders den vordern dorsalen Integumentalabschnitt betrifft. Diese Theile rücken nämlich mit dem Auswachsen des Kopflappens an die Vorderkante, bezw. auf die Bauchseite, so dass die definitive Spitze des Kopflappenkegels von einer Stelle gebildet wird, die ursprünglich dorsal lag, die Stelle aber, welche Anfangs dieser Lageveränderungen vorübergehend das Vorderende des sich entwickelnden Kopflappens darstellte, im fertigen Zustand nun auf der ventralen Fläche sich befindet. Besser als meine Schilderung veranschaulichen diese gegenüber der Verlagerung der Mundöffnung

weniger unmittelbar sinnenfälligen Verschiebungen die beigegebenen Schemata (Taf. 44, Fig. 30), in welchen ich die relativen Lagebeziehungen dreier Punkte zu einander in den auf einander folgenden Stadien der Kopflappenbildung zur Darstellung gebracht habe.

Die beschriebenen Lageveränderungen sind Ergebnisse der besondern Art des Wachsthums, das am Vorderende des Reparats vor sich geht. Ich bemerkte oben, dass in den fortgeschrittenen Stadien der Reparation im Bereich des Vorderrandes und in der angrenzenden dorsalen Partie des Reparats die Epidermis eine lebhafte Zellenwucherung zeigt, durch welche eben die Bildung des Kopflappens eingeleitet wird. Die hierbei producirten Elemente wandern nun nicht aus, sondern verbleiben am Ort ihrer Entstehung, im epithelialen Verbande der Oberhaut, die dadurch innerhalb des Wucherungsgebiets mächtig verdickt erscheint, und zwar in der mittlern Partie mehr als an den Rändern, wo sie allmählich in ihre normale Beschaffenheit übergeht und sich als einschichtiges Epithel cubischer Zellen darstellt (Taf. 42, Fig. 10 u. 17). In der verdickten Zone erscheint die Oberhaut zwei- bis mehrschichtig; die einzelnen Zellen liegen dicht gedrängt, fast immer regelmässig parallel an einander gelagert, und sind hoch und schmal und mit entsprechend geformten Kernen versehen. Dieser Zellenbildungsvorgang dauert einige Zeit an, bis der Kopflappen eine gewisse Grösse erreicht hat und genügendes Material für seine definitive Gestaltung producirt ist; sein weiteres Wachsthum besteht dann in einer Streckung und Dehnung der verdickten Epidermisstrecke, wodurch schliesslich wieder ein einschichtiges Epithel hergestellt wird, dessen Bau dem normalen Verhalten entspricht. Dem gemäss bewahren die Elemente des Kopflappenepithels den Charakter hoher und schmaler Cylinderzellen, wenigstens am freien Ende der ganzen Bildung.

Bekanntlich hat Leydig angegeben, dass bei *Lumbriculus* an der Spitze des Kopflappenkegels ein verschliessbarer Porus vorhanden sei, durch welchen der ansehnliche Lymphraum des prästomialen Segmentes des Kopfes unmittelbar mit dem umgebenden Medium communiciren könne, eine Beobachtung, deren Richtigkeit von Bülow auf das entschiedenste in Abrede gestellt worden ist; dieser Autor will vielmehr an der betreffenden Stelle unter der Epidermis und dem Hautmuskelschlauch in einer übrigens geringfügigen Anhäufung von Zellen „ein unzweifelhaftes Sinnesorgan“ gefunden haben, „zu dem zwei starke Nervenäste treten“. Dem gegenüber hat Vejdovský „nachdrücklich die Existenz der Kopfporen nicht nur bei den Enchy-

träiden aufrecht halten, sondern auch die Beobachtungen LEYDIG's über *Lumbriculus* bestätigen" müssen. Auch BEDDARD stimmt hierin mit VEJDOVSKÝ überein. Was meine eignen Erfahrungen in dieser Sache betrifft, so unterliegt es für mich keinem Zweifel, dass LEYDIG seiner Zeit vollkommen richtig gesehen hat. Sowohl am lebenden Thier, als auch an passend conservirten Lumbrikeln kann man sich unter günstigen Umständen mit aller wünschenswerthen Sicherheit von dem Vorhandensein des Kopfporus überzeugen; auf Schnitten diese Oeffnung nachzuweisen, ist allerdings nicht möglich, und zwar deshalb, weil sie, worauf schon VEJDOVSKÝ hingewiesen hat, „durch die Thätigkeit der Leibesmusculatur ganz verschlossen erscheint". Ich muss übrigens noch einen Schritt weiter gehen und die Existenz des angeblichen subdermalen Sinnesorgans an der Stelle des Kopfporus überhaupt entschieden in Abrede stellen. Hätten wir es mit einer solchen Bildung zu thun, müsste sie doch ein constantes Vorkommniss darstellen, was durchaus nicht zutrifft, da nur in vereinzelten Fällen an jenem Ort mehr Zellen als anderswo im Bereich des Kopflappens liegen, überdies auch an andern Stellen gelegentlich unbedeutende Zellenanhäufungen beobachtet werden können. BÜLOW wurde offenbar durch das zufällige Zusammentreffen einer kleinen Zellenanhäufung an der bewussten Stelle und das Hinzutreten von Nervenfasern irre geführt und zu seiner Angabe veranlasst. Letzteres will ich übrigens keineswegs leugnen, doch entspricht das Verhalten der betreffenden Nerven sicherlich nicht der Abbildung, welche BÜLOW davon in seiner fig. 25 (auf tab. 5) gegeben hat. Alle vom Gehirn nach vorn ausstrahlenden Nervenstämme lösen sich nach sehr kurzem Verlauf pinselförmig auf, und die feinen Nervenfäserchen verlieren sich in das Kopflappenepithel, zumal in dessen terminale Bezirke, wo auch die Zellen durch ihre hohe und schmale Gestalt eine andere Beschaffenheit zeigen, als es sonst bei der Epidermis der Fall ist. Demnach erweist sich der Kopflappen als eine Bildung, die reichlich mit Nervenfasern ausgestattet ist und in ihrem vordern Endabschnitt von einem hohen Cylinderepithel bekleidet erscheint, das zweifellos als Sinnesapparat dient; kann man sich doch leicht durch Beobachtung des lebenden Thiers davon überzeugen, dass das Vorderende des Kopflappens thatsächlich der sensibelste Theil des ganzen Wurms ist, so dass selbst die leiseste Berührung des Kopfendes oft hinreicht, um das Thier zu einer plötzlichen und energischen Reaction zu veranlassen[1]).

1) Bekanntlich ist das Kopflappenepithel von *Lumbriculus* durch

Mit der Wiederherstellung des Kopflappens sind die Bildungsvorgänge, welche bei der Reparation des Vorderendes von *Lumbriculus* beobachtet werden, in der Hauptsache beendet; jetzt erscheint auch das Reparat nicht mehr wie bislang vom übrigen Körper des Wurms abgesetzt[1]), wie ein knospenartiges Appendix dem letztern anhängend, sondern mit diesem zu einem ebenmässigen Continuum vereinigt, an welchem man aber den reparirten Abschnitt deutlich an der auffallend hellern Färbung unterscheiden kann[2]), ein Zustand, der wohl immer eine längere Zeitspanne erhalten bleibt, als der Ablauf der ganzen eigentlichen Reparation (Organogenese) in Anspruch nimmt. So ergeben sich die beiden, schon oben charakterisirten Perioden der Reparation, die organogenetische und die egalisirende, deren Grenze freilich nicht eine besonders scharfe genannt werden kann, in so fern sowohl histologische Differenzirungen — ich führe hier nur die Chloragogenzellen an — als auch allerdings unerhebliche Processe der Zellenbildung in die Egalisirungsperiode noch mehr oder weniger weit hineinreichen; im Wesentlichen aber handelt es sich bezüglich der letztern doch um einfache, auf Streckung und Dehnung beruhende Wachsthumsvorgänge, die auf die Erreichung der normalen Dimensionen seitens der reparirten Theile hinzielen, insbesondere auch die Herstellung der für *Lumbriculus* gesetzmässigen Relation von Dicke und Länge zur Aufgabe haben. Deshalb geht bei der Reparation mit der Streckung des Reparats auch eine solche des übrigen Wurmkörpers einher, wodurch erst eine vollkommene Egalisirung aller Segmente unter einander bewirkt und das normale Verhältniss der Längen- und Breitenausdehnung hergestellt wird.

Die Umwandlung der Reparate zu vollkommen normalem Ansehen erfolgt sehr langsam und allmählich. Lange Zeit hindurch bleibt daher der reparirte Abschnitt — wie bekannt — durch seine hellere Färbung deutlich erkennbar, ein Zustand, der durch die Ausbildung der Chloragogenzellen nur in verhältnissmässig geringem Maasse verwischt wird. Erst die Entstehung

besonders zahlreiche feine Tasthärchen ausgezeichnet, die schon Leydig gekannt hat.

1) Ueber die äussern Gestaltverhältnisse der Reparate vom Abschluss der Wundheilung bis zur Fertigstellung des Kopflappens orientirt Fig. 31 auf Taf. 44.

2) Diese Erscheinung kommt dadurch zu Stande, dass die Blutgefässe durch die Epidermis deutlich hindurchschimmern; erst mit der Ablagerung von Pigment in der Haut verschwindet die Durchsichtigkeit der letztern.

des für das Vorderende von *Lumbriculus* charakteristischen, niemals fehlenden Pigments giebt dem Reparat und damit nun dem ganzen Wurm sein richtiges typisches Aussehen. Die Pigmentbildung schliesst also die Reparation (im weitesten Sinne) des Vorderendes unseres Thieres erst definitiv ab, und derartig fertig reparirte Würmer unterscheiden sich natürlich in nichts mehr von ihren intacten Genossen.

III. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Nachdem ich am Ende meiner Darstellung angelangt bin, erübrigt mir noch, aus der geschilderten reparativen Organogenese des Vorderendes von *Lumbriculus* diejenigen Ergebnisse kurz zusammenzufassen, die mir an und für sich und für die Zwecke späterer theoretischer Erörterungen von Wichtigkeit zu sein scheinen.

1) Die Reparationsprocesse beruhen in erster Linie auf der Bildungsfähigkeit der Epidermis, unter bestimmten Umständen in lebhafte Wucherung eintreten und dadurch die eben benöthigte Menge indifferenten Bildungsmaterials (Reparationszellen) hervorbringen zu können, sodann aber auch auf dem Vermögen des Darmepithels, innerhalb seiner eignen Ausdehnung und ohne Störung seiner bestehenden Organisation in dem jeweils nothwendigen Ausmaasse zur Erzeugung neuer Elemente im Stande zu sein.
2) Die reparirten Organe und Organtheile sind — abgesehen vom Darmcanal — (höchst wahrscheinlich durchaus) ektodermalen Ursprungs.
3) Der Darmtractus entsteht per reparationem fast in seiner ganzen Ausdehnung vom Entoderm, nur der vorderste, der spaltförmigen Mundöffnung unmittelbar benachbarte, übrigens sehr kurze Abschnitt (Mundhöhle) macht davon eine Ausnahme, da er gleich jener aus einer Einsenkung der Epidermis hervorgeht, mithin ektodermal veranlagt ist. Der Antheil des Ektoderms ist dabei auffallend gering, so dass nur eine unerhebliche Anzahl Zellen in Betracht kommt. Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass das ektodermale Mundhöhlenepithel nicht flimmert, die Zellen des entodermalen Abschnitts dagegen sehr bald mit Cilien versehen sind.
4) Eine besondere Mesodermanlage wird nicht gebildet; ebenso wenig sondern sich die einwandernden Reparationszellen in distincte Aggregate für die einzelnen Organe.

5) Die im Ablauf der mannigfach in einander greifenden Reparationsprocesse zu Tage tretenden Gesetzmässigkeiten bestehen hauptsächlich in folgenden Thatsachen:

a) Nach vollendeter Wundheilung, die der Operation unmittelbar folgt, tritt die Epidermis in einen lebhaften Zellenwucherungsprocess ein, dem der Beginn der Reparation auf dem Fusse nachfolgt.

b) Im Ablauf der Reparation lassen sich zwei Perioden unterscheiden, die organogenetische und die egalisirende, von welchen die erstere vornehmlich der Organbildung dient, die letztere hauptsächlich Wachsthumsvorgänge umfasst, durch welche die Egalisirung des Reparats zum normalen Verhalten bewirkt wird.

c) Das Nervensystem ist stets das erste zur Reparation gelangende Organsystem; von den Theilen, die dieses zusammensetzen, ist es das Centralorgan (Gehirn), dessen Fertigstellung allen andern vorausgeht, ihm folgt sehr rasch der Schlundring und erst erheblich später die Ausgestaltung des Bauchmarks. Die Theile des Nervensystems entstehen im Zusammenhang mit einander, Gehirn und Schlundring aber in weit innigerm als diese und das Bauchmark.

d) Der reparirende Darmtheil wächst zuerst in der Längsaxe gerade aus nach vorn, weiterhin unter leichter Biegung gegen die Ventralseite. Wenn nach Bildung der ektodermalen Mundeinsenkung die Verbindung derselben mit dem herangewachsenen Darmabschnitt unter Verschmelzung der beiderseitigen Lumina stattgefunden hat, liegt die Mundöffnung terminal, doch der Bauchseite etwas genähert; späterhin wird sie mehr und mehr vom Vorderende, an welchem der Kopflappen zur Ausbildung gelangt, abgerückt und dem normalen Verhalten entsprechend völlig auf die ventrale Fläche gebracht.

e) Der Kopflappen nimmt seinen Ursprung aus einer Epithelwucherung im Bereich der terminalen und der diesen unmittelbar benachbarten dorsalen Partien der Epidermis und wächst als kegelförmiger Fortsatz nach vorn zu seiner typischen Gestalt aus, wodurch erhebliche Lageverschiebungen bewirkt werden (cf. sub d).

f) Die Segmentirung des Reparats wird vom Bauchmark durch Zerfall desselben in metamere Ganglienpaare eingeleitet

und durch die alsbald folgende Ausbildung der Dissepimente vervollständigt, späterhin auch äusserlich deutlich erkennbar (Borsten).

g) Die Egalisirung beruht zunächst auf dem Auswachsen der reparirten Segmente zu ihrer normalen Grösse; hierdurch sowie durch das Fortschreiten der Kopflappenbildung wird ein Zustand geschaffen, in dem das Reparat vom übrigen Wurmkörper nicht mehr abgesetzt erscheint, sondern mit diesem ein Continuum bildet. Ihren Abschluss findet die Egalisirungsperiode in der Regel erst nach längerer Zeit und zwar durch die Entwicklung des für das Vorderende charakteristischen Pigments. Nun gleicht der reparirte Wurmabschnitt dem ursprünglichen „Stamm" (Bonnet) so vollkommen, dass eine Unterscheidung beider nicht mehr möglich ist.

December 1899.

Literaturverzeichniss.

'95. Beddard, F., A monograph of the order of Oligochaeta, Oxford.

'82. Bülow, C., Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus Gr.), in: Arch. Naturg., Jg. 49, V. 1.

'83. — Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes, in: Z. wiss. Zool., V. 39.

'93. Cori, J., Ein Fall von partieller Doppelbildung bei Lumbriculus variegatus und über die Knospungsweise bei Syllis ramosa, in: Lotos, (N. F.) V. 14.

'86. Dieffenbach, O., Anatomische und systematische Studien an Oligochaetae limicolae, in: 24. Ber. Oberhess. Ges. Giessen

'44. Grube, E., Ueber den Lumbricus variegatus Müller's und ihm verwandte Anneliden, in: Arch. Naturg., Jg. 10, V. 1.

'98. Haase, H., Ueber Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum Lam., mit besonderer Berücksichtigung des Darmcanals und Nervensystems, in: Z. wiss. Zool., V. 65.

'97. Hepke, P., Ueber histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprocessen der Naiden, in: Z. wiss. Zool., V. 63.

'96. Hescheler, C., Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden, I. Theil, in: Jena. Zeitschr. Naturw., V. 30.
'98. — Dasselbe, II. Theil, ibid. V. 31.
'94. Hesse, R., Die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus Grube, in: Z. wiss. Zool., V. 58.
'88. v. Kennel, J., Ueber Theilung und Knospung der Thiere, Dorpat.
'97. Korschelt, E., Ueber das Regenerationsvermögen der Regenwürmer, in: SB. Ges. Beförd. ges. Naturw., Marburg.
'64. Leydig, F., Vom Bau des thierischen Körpers, Tübingen, V. 1.
'95. Morgan, T. H., A study of metamerism, in: Quart. J. micr. Sc., V. 37.
'97. — Regeneration in Allolobophora foetida, in: Arch. Entw.-Mech., V. 5.
1771. Müller, O. F., Von Würmern des süssen und salzigen Wassers, Kopenhagen.
'92. Randolph, H., The regeneration of the tail in Lumbriculus, in: J. Morph., V. 7.
'96. Rievel, H., Die Regeneration des Vorderdarms und Enddarms bei einigen Anneliden, in: Z. wiss. Zool., V. 62.
'76. Semper, C., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere, III. Strobilation und Segmentation, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 3.
'82. Vejdovský, F., Ueber Drilophaga bucephalus n. g., n. sp., ein parasitisches Räderthier, in: SB. Böhm. Ges.
'83. — System und Morphologie der Oligochäten, Prag.
'90. v. Wagner, F., Zur Kenntniss der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen über Theilung und Knospung im Thierreich, in: Zool. Jahrb. V. 4, Anat.
'93. — Einige Bemerkungen über das Verhältniss von Ontogenie und Regeneration, in: Biol. Ctrbl., V. 13.
'97. — Zwei Worte zur Kenntniss der Regeneration des Vorderdarms bei Lumbriculus, in: Zool. Anz., V. 20.

Tafelerklärung.

Tafel 41—44.

Für sämmtliche Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

ab altes Bauchmark
b Bauchmark
bgh Bindegewebshülle
cl Chloragogenzellen
co Commissur
d Darm
di Dissepiment
ep Epidermis
epst Epidermiseinstülpung
fs Fibrillensubstanz
gh Gehirn
gl Ganglion
glz Ganglienzellen
hm Hautmuskelschlauch
k Kerntheilung
kl Kopflappen
kle Kopflappenepithel
lm Längsmusculatur
mb Mundbucht
mh Mundhöhle
pf Schlundpforte
ph Schlund
rm Ringmuskellage
rpz Reparationszellen
sf Schlundfalten
sl Seitenlinien
sr Schlundring
wd Wundstelle
wu Wucherungsstelle
z Zellennest.

Die Gefässe sind roth dargestellt. Wo keine andere Vergrösserung angegeben ist, versteht sich Obj. 3 und Oc. II Seibert.

Tafel 41.

Fig. 1. Frontalschnitt, gleich n. d. Oper.

Fig. 2. Sagittalschnitt, $4^1/_2$ Stund. n. d. Oper.

Fig. 3. Sagittalschnitt, 17 Stund. n. d. Oper., *so* zerfallene, zur Resorption kommende Schnittopfer.

Fig. 4. Frontalschnitt, 27 Stund. n. d. Oper., *so* wie vorstehend, hier vornehmlich Chloragogenzellen.

Fig. 5. Sagittalschnitt, 62 Stund. n. d. Oper., bei *wu* erster Beginn der Epidermiswucherung.

Fig. 6. Querschnitt, 50 Stund. n. d. Oper., fortgeschrittenes Stadium der Epidermiswucherung, bei *do* Einwanderung vereinzelter, dorsal entstandener Reparationszellen, bei *rg* Ansammlung der Reparationszellen für die Gehirnbildung.

Fig. 7. Frontalschnitt, 49 Stund. n. d. Oper., jüngeres Stadium der Epidermiswucherung, viele Mitosen.

Fig. 8. Frontalschnitt, 49 Stund. n. d. Oper., Ansammlung und Vermehrung von Reparationszellen am Vorderende zwischen Darm- und Körperwand.

Tafel 42.

Fig. 9. Querschnitt, 114 Stund. n. d. Oper., Bilateralsymmetrie in der Anlage des ganzen Nervensystems, Gehirn und Schlundring nebst Anlage der Seitenlinien schon deutlich, Bauchmark eben in Bildung.

Fig. 10. Querschnitt, 164 Stund. n. d. Oper., Gehirn und Schlundring nebst Seitenlinien in vorgerücktem Stadium, Bilateralsymmetrie in dem entstehenden Bauchmark deutlich.

Fig. 11. Sagittalschnitt, 71 Stund. n. d. Oper., entspricht etwa dem Stadium der Fig. 9, erste Anlage des Kopflappens.

Fig. 12—14. Querschnitt desselben Objects, 71 Stund. n. d. Oper., Fig. 12 Region des Schlundrings, Fig. 13 Mitte des Gehirns, Fig. 14 hinterer, noch ausschliesslich zelliger Gehirnabschnitt.

Fig. 15. Querschnitt, 162 Stund. n. d. Oper., sehr vorgerücktes Stadium der Gehirnbildung.

Fig. 16. Frontalschnitt, 49 Stund. n. d. Oper., frühes Stadium der Bauchmarkbildung.

Fig. 17. Sagittalschnitt, 71 Stund. n. d. Oper., Verhältniss des alten Bauchmarks zu dem neuen, im Werden begriffenen.

Fig. 18. Querschnitt durch das Bauchmark, 146 Stund. n. d. Oper., vorgerücktes Stadium, Obj. 3 und Oc. III Seib.

Fig. 19. Querschnitt durch das Bauchmark, 184 Stund. n. d. Oper., dem normalen Verhalten schon genähert, Obj. 3 und Oc. III Seib.

Tafel 43.

Fig. 20. Sagittalschnitt, 90 Stund. n. d. Oper., bedeutende zeitliche Verschiebungen: Bauchmark schon in Ganglienzellen zerfallen, bei *x* an der stärkern Färbung ziemlich deutlich vom alten Bauchmark unterschieden, Kopflappen schon deutlich hervortretend, aber noch ohne Epidermiseinstülpung zur Mundbildung; Darm ohne Neigung ventralwärts gerade ausgewachsen!

Fig. 21. Sagittalschnitt, 120 Stund. n. d. Oper., die Darmzellen verdrängen an der Berührungsstelle mit der Epidermis deren Elemente.

Fig. 22. Sagittalschnitt, 144 Stund. n. d. Oper., Epidermiseinstülpung zur Mundbildung, Kopflappenepithel in starker Vermehrung.

Fig. 23. Sagittalschnitt, Alter ?, Mundeinsenkung tiefer gerückt, Kopflappen schon typisch geformt, Zellennest im dorsalen Schlundepithel.

Fig. 24. Sagittalschnitt, 132 Stund. n. d. Oper., Schlundpforte unmittelbar vor dem Durchbruch in den Schlund.

Fig. 25. Sagittalschnitt (combinirt und halb schematisch), etwas schief geführt, 151 Stund. n. d. Oper., Segmentirung; Reparation des Vorderdarms sehr zurückgeblieben, da Schlundpforte noch nicht durchgebrochen.

Fig. 26. Sagittalschnitt (halbschematisch), 186 Stund. n. d. Oper.

Fig. 27. Sagittalschnitt (combinirt und halb schematisch), 216 Stund. n. d. Oper.

Tafel 44.

Fig. 28a—c. Querschnitte durch den Pharynx zur Erläuterung der Schlundfalten, ungefähr 128 Stund. n. der Oper.

Fig. 29. Querschnitt durch ein Stück des in Bildung begriffenen Hautmuskelschlauchs, 144 Stund. n. d. Oper., Obj. 5 und Oc. II Seib.

Fig. 30a—e. Schemata zur Erläuterung der Lageveränderungen dreier Punkte (*e*, *i* u. *o*) im Gefolge des Auswachsens des Kopflappens, *o* Mundstelle.

Fig. 31. Schema zur Illustrirung der äussern Gestaltsverhältnisse der Reparate in sechs auf einander folgenden Stadien von dem Abschluss der Wundheilung (*1*) bis zur Beendigung der eigentlichen Reparationsperiode [organogenetische Periode] (*6*).

Observations on the Development of the Excretory System in Turtles.

By

Emily Ray Gregory.

With Plates 45—50.

The researches described in the following thesis were carried on at the Hull Biological Laboratory of the University of Chicago, under the direction of Professor William Morton Wheeler whose suggestions have been most valuable. To him and to Dr. C. O. Whitman, Head-Professor of the Department of Zoology, I wish to express my deep appreciation of the kindness shown me and my sincere gratitude.

Material.

Early in the spring of 1897 Prof. William Morton Wheeler advised me to make a careful study of the development of the excretory system of the Turtle. For this purpose the late Prof. George Baur gave me a number of embryos of *Aromochelys* and of *Platypeltis spinifer*, preserved in alcohol. On sectioning these, however, it proved that they were all too far advanced to show the origin of the excretory system, and it was necessary to seek more material, especially in the earliest embryonic stages. Through the courtesy of Prof. Carl H. Eigenmann of Indiana University I gained access to its Biological Station at Vawter Park, Indiana, on the north side of Turkey Lake. My first visit was from noon of Friday, June 25th, 1887, until Monday the 28th. In this short time, with the help of two of the students, I collected between three and four hundred eggs. Of these I killed a few, some in chromic acid, and some in saturated solution of corrosive sublimate. Packing the rest carefully in a basket

with sand and decayed wood, I carried them back to Chicago in my hand. Unfortunately, I was just then forced to leave Chicago for three months, but the eggs were, through Dr. WHEELER's kindness, kept in the laboratory for me, and the embryos killed from time to time during July and August. On sorting this material carefully, after my return in October, I found few very young stages of *Aromochelys* and no advanced stages of *Platypeltis*, so that many of the *Platypeltis* eggs must have come to some sad fate. This material busied me during the winter of 1897—98, and in the summer of 1898 I went again to Vawter Park, staying from July 5th until August 11th. For several reasons, mainly because it was a little late and the nesting places had already been searched by others, I did not procure many young stages of either kind of turtle, but secured a fine lot of embryos of *Platypeltis* from 10 mm long up to the hatching time, making with those of the year before quite a complete series of this species. Returning to the University, my time since August 11th 1898 has been given to the preparation and study of this material. It would seem that the turtle cannot be very sensitive to adversity even in its embryonic condition. Of twenty-seven series cut before the end of November, none had to be discarded and but two or three show injured tissues, or abnormal conditions.

During the past summer almost all my material was fixed in chromic acid, 1%, or in sublimate acetic (KAISER's formula). There was no running water at hand, so I was forced to wash the chromic material as best I could by using large quantities of water and changing it frequently. The sublimate material was washed in 70% alcohol, with iodine added and hardened in 95% or absolute alcohol. All the material was preserved in alcohol of 70% or 85%. A few embryos were killed in chrom. os. acetic, a few in nitric, and a number in picric acid. The sections, with few exceptions, were cut 10 μ thick. For my present purpose I have found iron haematoxylin followed by orange G the most satisfactory stain, although I have also used DELAFIELD's haematoxylin, borax carmine and picrocarmine.

The youngest stage (I) which I have preserved shows the beginning of the embryonic shield. Stage II consists of embryos of from 2.8 to 4.5 mm in length, which have from 9 to 15 somites. Stage III contains embryos 6.5—7 mm long with from 11 to many somites. The lens of the eye is invaginated and the head bending. Stage IV has embryos from 6.8 to 8 mm long, and somites are formed to the end of the body. In stage V the limb buds are conspicuous.

Stage VII is 8 mm long and the head is bent. Stage VIII is 9 mm long. The head and the tail are bent. Stage IX shows the first trace of pigment in the eye. Stage XVI has a carapace 7 mm long and a marked neck. The body is thick, the limbs slightly bent and the feet show the first signs of the formation of toes. The head is more than half as large as the body and the eyes are very large.

Individuals differ somewhat from the typical condition, especially in the younger stages. For here as in other forms, the size, particularly the length, does not accurately indicate the development of the organs, which varies considerably in individuals of apparently the same age. The stages are numbered with the Roman numerals beginning with the youngest. There are many gaps much greater than I could wish, chiefly in the younger stages. I have used the *Platypeltis* embryos almost exclusively in this study.

Researches.

In the study of the origin of the pronephros and of the pronephric duct, the embryo of the shark has been considered most valuable on account of the ancestral position of the shark in the Vertebrate phylum, and has been the object of much research. The turtle, also, as the one of the oldest of the Amniotes, is a very interesting form for the study of this subject. It should be good ground for solving the theoretical problem as to whether the entire excretory system, embryonic and adult, consists of three parts of one organ, or whether there are really three distinct organs, as well as the questions of origin which are involved in such a study.

In the present discussion I shall give first the results of my own observations, following the order of development, and beginning with the pronephros. A comparison of my results with those of other workers and the theoretical conclusions suggested by this study will follow.

Pronephros.

Stage II.

The basis of the pronephros in turtles is seen in my youngest embryos of stage II. It arises as solid outgrowths, at first like swellings, in the somatic region at the posterior end of the somites. These grow backward and overlie those following with which they soon fuse. The fourth somite (behind the ear) and the tenth seem to be the

anterior and posterior limits, respectively, of the organ. In only one case have I found clear indications of the pronephric basis between the third and fourth somites and a careful study of that embryo indicates that the segmentation towards the head has been retarded and that these somites, therefore, correspond to the fourth and fifth in other embryos. In none have I found the basis extending beyond the tenth somite. The individual embryos vary considerably as to the position of the anterior end of the basis, which on one side (it may be either one) almost invariably extends farther forward than on the other.

In *Aromochelys* II (3) the first slight swelling appears on one side at the end of the fourth somite. At the end of the fifth somite it is less distinct and only at the sixth is it pronounced on both sides. From this point it forms a conspicuous welt. The drawings of this embryo on Plate 45, Figs. 1—14, will make the condition quite plain. The first section of somite VI (Fig. 1) shows the very edge of the somite. There is no sign of any swelling on the somite and the side plates are quite flat. Section 5 of the same somite (Fig. 2) shows a wider connection between somite and middle plate. The upper part of this is due to the proliferation, from the somite, of cells for the pronephric basis. Two sections further back we see that the welt is a conspicuous feature, and by internal growth pushes up and against the ectoderm. Section 8 (Fig. 3) is near the end of the somite, but the ridge remains and even increases. Sections 9 and 10 (Figs. 4 and 5) show how this welt bridges over the space between the two somites, and beneath, as in two sections before, the cells which form the walls of the aorta can be seen slipping out from the splanchnic mesoderm and lying beneath the somite. In section 6 of somite VII (Fig. 6) we see the pronephric welt reenforced, for in this case the basis is still fused with the somite throughout. In section 10 (Fig. 8) we see the same bridge as before, although the right side is a little lower. The sixth section of somite VIII (Fig. 9) shows again most clearly how the basis of the pronephros is a direct outgrowth from the somite. The arrangement of the cells makes it still a part of the somite. Here, too, on the left, we see that this solid extension from the somite is gaining a lumen which will open into the coelom beyond. From this point the ridge gradually lowers, though we still clearly see it as a rudiment in the tenth somite. Beyond this the embryo is unsegmented, and on the right the last sign of the pronephric welt is seen. Section 10 of somite VI (Fig. 18) really lying

between the sixth and seventh somites, shows the relative position of pronephric and mesonephric bases. We see here the middle piece on the left, thickened and showing a mitotic figure. There is no sign yet of the pronephric duct, excepting as the basis of the part usually called the collecting duct, is involved in the ridge described. The same stage is seen in *Aromochelys*, II (1).

A slightly later stage, showing the beginning of the pronephric duct is seen in B, II (1) (Plate 46, Figs. 30—39). Here a complete ridge is not formed and we can follow the separate outgrowths more easily. In somite V, section 9 (Fig. 30), we see the first outgrowth, extending with a peculiar enlargement on the left in somite VI, section 1 (Fig. 31), to lie above the outermost cells of the second outgrowth in VI, 8 and 10 (Figs. 32 and 33). The second reaches over somite VII to the fifth section and probably the tip fuses with the third outgrowth seen in VII, 6—11 (Figs. 35—37). In somite VIII (Fig. 38) the fourth outgrowth is seen and from this the duct extends, the outgrowth dwindling in the ninth somite (Fig. 39). The enormous number of mitotic figures in this embryo is very striking. They have all been drawn in with the camera; the other cells were added free hand.

In this case, the fusion of the duct with the ectoderm is of considerable extent and very marked. In most of the cases I have so far observed it is not so easily detected. It is undoubtedly let into the ectoderm, having near the end a sheath of ectoderm over it on the inner side, while that seen anteriorly between ectoderm and duct has disappeared. Whether there is a genetic relation here between the ectoderm and the tip of the duct is not perfectly clear from the preparations studied hitherto. Mitsukuri says he has proved this fusion "beyond the possibility of a doubt". On Plate 45, Figs. 27 to 29 will be found drawings of the ends of the duct in two embryos.

In B, II (1) (Plate 46, Figs. 30—39) the origin of the first walls of the dorsal aorta from cells escaping from the sclerotome is again very distinct.

As we proceed to the later stages, however, a new factor comes in which greatly modifies these conditions. Before there is more than a hint of a lumen in the pronephric tubules, we see in some of the same somites (from the second pronephric tubule on), as well as further back, at the point where they pass into the middle plate, marked thickenings. These are the bases of the mesonephric tubules. See B, II, 1, somite VII (Plate 45, Figs. 15—17). They become more

and more distinct, until in some series we find the pronephric tubule and that of this mesonephric rudiment (now as distinct as the other), opening side by side into the body cavity, but further back and in older embryos, we find the pronephric funnels opening into these rudiments of the mesonephric funnels and through them into the coelom. These conditions may be seen in *Platypeltis*, II (5) and II (7). In embryo II (5) in somite V, section 9, we see the rudiments of the pronephric tubules (on the right apparently two) and of the mesonephric tubules from the middle plate opening into the coelom, while the splanchnic sheets then again bend in and push as far as they can under the aorta. In somite VI, sections 12 and 13, we see that these rudiments of the pronephros and mesonephros no longer have separate openings, but fuse and have but one opening. The great irregularities which occur may also be seen by a study of this series. The duct is present as a solid rod. In embryo II (7) (Plate 45, Figs. 19—26) similar conditions will be found, markedly in somite VII, sections 6 and 7 (Figs. 19 and 20), and in somite VIII, sections 5 and 7 (Figs. 21 and 22). Here too, the beginning of the duct is seen.

Thus it becomes clear that although the pronephros is distinct in origin, and arises as segmental outgrowths from the somites and extends over but few segments; the mesonephros, arising from the middle plate, extends almost as far forward as the pronephros and after the earliest stages have passed, the two are so fused that the parts cannot be distinguished. It is also clear that we have here the same relative positions as in the shark. It will be noticed also that, although of segmental origin, even at this early stage irregularities appear, and we frequently find more than one tubule in a somite. Thus in II (7) the seventh somite has two tubules on each side, and the eighth has two on the right side.

Stages III—VI.

At this time the anterior tubules, especially those which end blindly, are quite simple and straight, but the posterior ones become longer and somewhat twisted and S-shaped. The walls of the tubules are formed of thickly-packed, cylindrical cells, which stain very densely. There is no appreciable distinction between the cells of the duct where it appears and those of the tubule. Mitotic figures are also sometimes seen in the tubules, but not so frequently as we should expect from the great increase in size and length, which takes place after this time. The enormous growth in the size of the single cells

would alone account for a considerable amount of the growth in length but I doubt whether it will account for all of it.

To show the number of funnels not finally closed off from the coelom in these stages we may tabulate the conditions found in several embryos:

III (4)	Som. 5	6	7	8	9	10		
Funnels	R	2	3	3	2		Total	10
„	L		4	2	2		„	8
IV (1)	Som. 5	6	7	8	9	10		
	R	1	2	2	3	2 } ? 3	Total	10 or 11
	L	1	2	3	3	2 }	„	11 or 12
V (2)	Som. 5	6	7	8	9	10		
	R	1	3	4	3	2	Total	13
	L		1	3	2	1	„	7
VI (2)	Som. 5	6	7	8	9	10		
	R	1	3	3	5	2	Total	14
	L	1	3	2	4	2	„	12

From what has been said above it is obvious that beyond the sixth somite which seems to be the anterior limit of the mesonephros, one cannot say how many of these tubules are pronephric. On account of their segmental origin we should expect that there would be only six pronephric tubules, but as the fusion with the mesonephric elements comes in before the tubules are fully formed, it is impossible to say whether the increase in number is due to this factor alone or not.

In stages III—VI, Plates 46 and 47, there are in some cases several funnels (1—3) before there is any sign of a continuous duct. On the other hand, in some cases we find the duct continuous from the first tubule which appears. This may be on either side, as indicated by the irregular appearance of the basis, or, more rarely, the first tubules may be nearly opposite. The so-called "collecting duct" is therefore very imperfect, here, as a rule. In the pronephric region, the duct is evidently formed by the fusion of the tip of each tubule with the tubule following. Further back, the duct seems to develop by the division of its own cells or through genetic relation with the ectoderm as indicated above. As early as stage III the duct reaches and opens into the cloaca.

In the majority of embryos older than II, as noted before the pronephric tubules and the mesonephric tubules in the same region open into the coelom by a single funnel. This opening generally becomes more and more median and more contracted until at the end

of the pronephric region it has closed and the tubule is entirely cut off from the coelom. This fact will be considered again under the discussion of the mesonephros. There are, however, interesting exceptions to this fusion of pronephric and mesonephric elements and to the median position of the posterior funnels. First, in some embryos we find tubules with two distinct funnels, sometimes widely separated, evidently the pro- and mesonephric funnels, with but one opening into the duct and in one case, at least, the tubules remain separate although extending over almost the same sections, see embryo III (5), somite VII, sections 3—10 (Plate 46, Figs. 40—47). Again, where the funnel is single we find sometimes, notably in embryo VI (2), the tubule extending on one side to the duct and on the other towards the aorta, where we see clearly the widening of the end of the tubule to receive the glomerulus, at this time unformed or represented by irregular tufts of very typical cells.

Here, too, we find branches from the aorta running to the tubules and the formation of a glomus. The aortic branches start from the lower part of the aorta on each side. In two apparently normal embryos, III (4) and III (5), several of them are opposite each other, but in no case do the branches of the two sides correspond exactly, either in size or number. In III (4) there are nine on the right and five on the left. In Embryo III, 5, somite VI, 7, there may be seen two pocket-like evaginations from the aorta, opposite each other. Anterior to this there is but one tubule on the left side, but beyond this point they are on both sides. The aortic branches can be seen again in VII, 5, 6, 7 (Plate 46, Figs. 42—44), and in VIII, 13. In all there are seven branches on the right and nine on the left. The lacunae here are rather small, and may be seen in sections VI, 6, VIII, 3, and others. In both cases III (5) and III (4) the first aortic branch is in the sixth somite. In one, they end in the ninth, and in the other, in the tenth somite. In Embryo V, 2 the lacunae are much more conspicuous, noticeably in somites VIII and IX, see Plate 46, Figs. 31 and 32; and other series show them even more strikingly. Another embryo IV (1), also apparently normal but more advanced than the former, has fifteen aortic branches on the left, and only eight on the right, beginning in the fifth and ending in the tenth somite. Still another, IV (5), is very much behind in this respect. It has only one aortic branch on the right and five on the left, with the first point-like beginnings of others. These aortic branches, which begin as pointed or pocket-like evaginations from the aorta,

vary in width from ten to ninety mikra, more frequently from twenty to forty mikra. They extend down towards the inner ends of the tubules and push out the endothelium of the coelom, forming bubble-like lacunae around the tubule and chiefly about the opening of the funnel into the coelom. Towards the end of the pronephric region it is, at first, often difficult to tell whether the tubule has been cut off from the coelom or whether the opening is merely covered by the lacunae which are distended (perhaps temporarily) from either side until they meet (see Plate 47, Figs. 48—50). A careful study shows that even if the lacunae of the glomus meet across the funnel, liquid from the coelom could readily pass through their loosely built walls. Furthermore, at the tenth somite, the lining of the coelom, passing solidly across this region, with close-set cubical cells, not only closes the funnels but confines the lacunae of the glomus over the short distance they still continue. Therefore, this last condition alone can be considered as the actual closing off of the tubules (see Plate 47, Fig. 51). Exceptionally in the ninth somite of embryo IV (1) there is one closed funnel before the first open one and a second closed funnel between the first and second open ones.

In embryos of stage IV and older ones we see in the last somite of the pronephric region the first appearance of the glomeruli. They lie within the tubules and overlap for a short distance the glomus already described. This first appearance of the glomerulus is seen in Embryo V (2), somite X, section 9 (Plate 47, Fig. 51). The description will be found under the head of the mesonephros.

Stages VII—XVI.

The specimens now prepared of stages VII and VIII are clearly abnormal, and stages IX and X of *Platypeltis* are wanting. We will therefore next consider stages XI and XII. Here we find the following differences in the pronephric region. The coelom does not extend so far forward and we find the nephric elements at the extreme point of the coelom, and even extending into the sclerotome anterior to it. Embryo XII, 4, shows as the most anterior nephric element, the duct beginning on the left at the fourth section of the seventh somite, imbedded in the sclerotome. In the eleventh section we come to the end of the coelom, and here there is a rudiment of a tubule also. At the twenty third section, a distinct nephric basis is seen on the right side. The lacunae are more or less filled up with vascular tissue, giving the glomus the appearance of vascular tufts, extending into the coelom, or closed off by the endothelium at the tenth somite.

Some cilia can be found in stage VII and from stage XI they are always found. What cursory examination I have made of them indicates that each cell in and about the mouth of the funnel and for varying distances up the tubule (at times almost to the duct) has one large strong cilia. They can still be seen in embryo XVI (1) (Plate 50).

Even the most anterior tubules at this stage show the cells greatly increased in size, with clearer, lighter, more glandular appearance, and many of them containing dark staining granules. Many blood corpuscles are now found in the glomus. The increased size of the tubules and of the cells of necessity pushes out the endothelium, so that, except at the very anterior end, we have a decided kidney lobe. The development of the tubules and of the glomera may be seen in the drawings of *Platypeltis* embryo XII (3) [Plate 47, Figs. 52—56]. I have drawn somewhat more of the body than was necessary in order to show the relative position of the parts at this stage. It is somewhat difficult to follow the somites exactly by the time we have reached this stage, and thus the later history of the pronephric region is difficult to determine positively. It appears to me, however, that the whole is pushed back and crowded into a small space, as the head and neck develop, but that, nevertheless, the front end is overtaken by the sclerotome, and cut off from the coelom. This gradually degenerates though the arrangement of the cells may remain for a considerable time.

In a somewhat older embryo we find that all the tubules still showing an opening into the body cavity (although very small) lie within three somites. In stage XVI, what remains of the pronephric region may readily been seen in the sagittal drawing, Plate 50, which shows the pronephric glomera still hanging free in the body cavity at the anterior end of the mesonephric lobe. Other sections of the same series show four tubules opening into the coelom at this place.

Briefly, the pronephros is composed of tubules, arising segmentally from the somatic layer of somites 4—10, but early becoming more numerous, which on the median side open into the coelom and outwards either end blindly or open into the duct formed by the fusion of their ends. The funnels and lower parts of the tubules are surrounded by lacunae furnished with blood from the aorta, which may anastomose from point to point, and which in later stages acquire some tissue and push out into the body cavity as external glomera.

Mesonephros.

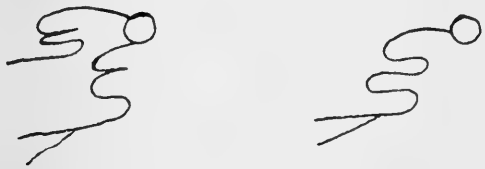
Owing to the fusion of the anterior part of the mesonephros with the pronephros, this region of the former has already been described. For the sake of clearness, however, we may repeat somewhat. The basis of the mesonephros in the turtle lies in the middle plate and may reach as far forward as the sixth somite, but the position of the anterior end seems to be variable. The first indications of its appearance may be seen in the camera drawings of the embryo B II (1) (Plate 46, Figs. 30—39) already referred to. In the pronephric region, the tubules of the mesonephros fused with those of the pronephros or lying alongside, as before stated, open into the coelom. These openings, or "funnels", as they are commonly termed, from a lateral position become ventral, and often finally as close to the median line as possible, the aperture at the same time decreasing in size. From the tenth somite on, the tubules are entirely cut off from the coelom, ending blindly near the aorta.

It is, perhaps, impossible to be certain of the reason for this, but it will be well to consider the conditions, which may be, at least in a measure, causal. The pronephric welt arises at a time when the embryo lies quite flat upon the yolk. The ectoderm extends only just over the middle plate, and is drawn up and back again above the embryo to form the amnion. The somatic layer of the mesoderm follows it closely, while the splanchnic layer is equally close to the entoderm. The result is that the two layers of the mesoderm thus stretched apart are quite widely separated even to the middle plate, where a notch marks the end of the splitting of the single mesodermal sheet. Besides there is as yet no distinctive endothelial layer, so there is little hindrance and every help to the opening of nephric tubules into the coelom. As the embryo grows, the development of the aorta and its increasing size raise it up above the yolk, and the outer corner of the somites comes to point almost ventrally, bringing the mesoderm with it. The folding together of the sides of the intestine draws the mesoderm still further in the median direction. This growth and development early overtakes and runs ahead of the nephric growth and at least favors, if it does not cause, the fusion of somatic and splanchnic layers at the point where they leave the middle plate. Then follows the gradual differentiation of the layer next the body cavity to form a single sheet, lining it and separating the mesonephric tubule basis from it.

The pronephric region ends with the tenth somite where we sometimes find the two overlapping elements clearly differentiated, therefore, we have in somite XI the beginning of the purely mesonephric part. This extends through the body to the opening of the Wolffian duct into the cloaca. In stage II (with perhaps one exception where the end is injured) the division into somites has not yet been completed and the duct does not reach the cloaca. Here the mesonephric basis may be distinguished as far as the somatic division extends and perhaps a little beyond, by the thickening of the middle plate and the large number of mitotic figures in it. In stage III the duct has reached the cloaca and the mesonephric blastema is clearly laid down to the end. There are no tubules with a lumen opening into the duct beyond the tenth somite, and from this point on, the blastema extends as a rod of concentric, densely packed cells, its round shape modified from point to point where the tubules are growing towards the duct. In these places there is often a small lumen, especially near the anterior end. In each of somites eleven and twelve of III (5) there seem to be two tubules developing and only the blastema beyond. In the posterior part of III (4) I also noted two tubules to a somite. In IV (1), however, which is more advanced, I counted ten on one side and on the other thirteen more or less rudimentary tubules beyond the pronephric region, but the arrangement was very irregular. The tubules continue to develop successively backwards and the continuity of the blastema as well as its original shape disappears. But the growth of the skeleton and other organs cramps the posterior end so that the tubules cannot develop and here for a short distance there remain only the solid rudiments of tubules and perhaps finally only a very small irregular, rod-like blastema.

Passing over, at least for the present, stages VII, VIII, IX and X, we come to XI and XII. Here we seem to have a regularly developed stage of the mesonephros but one not yet very complicated in its structure. The number of the tubules in a somite is variable. Taking *Platypeltis*, XII (3), of which the pronephric region is found on Plate 47, Figs. 52—56 for our type, we find the following conditions: In the eleventh somite there are five tubules on the right, and four on the left; in the twelfth, thirteenth and fourteenth, three on each side. In these somites, we find the form of tubule which has been typical up to this stage. On the right it is an S spreading into a funnel at its lower end to receive the glomerulus, and opening into

the duct at its tip. On the left, of course, it is the S reversed. Sometimes a second bend is found in the upper half. In the fifteenth somite there are four tubules on each side; the second on the right and the third on the left show a further differentiation. Here the tubules on each side are doubled, the lower is the same as those seen before, generally with the second bend, and just above is a smaller one. This doubling continues as a tubule or rudiment through the rest of the organ. In the sixteenth somite there are four double



tubules on each side and in the third on the left side a small glomerulus is seen in the upper tubule, but this is the only one seen in the smaller tubules at this stage. Somite XVII has five double tubules; the glomerulus of the primary tubule is dwindling, and the cells of the tubules are smaller. Somite XVIII has four, and somite XIX six double tubules. In these somites the glomerulus has not yet appeared. In the twentieth somite the four double tubules are rudimental. In somite XXI the five double rudiments can no longer be called tubules. In somite XXII the rudiment is sometimes single but more distinct and double apparently where tubules would form if they had a chance. Sections three and four of somite XXV show the last remnants of the mesonephric basis. The opening of the duct into the cloaca extends over sections three to eleven of this somite. At section six the ureter opens into the duct. Beyond this point I counted twelve somites, ten in the tail, making thirty-five in all. The kidney lobe has become quite large and its endothelial wall consists of long flattened cells.

In an embryo of stage XVI (Plate 49, Fig. 69) further development is seen. Here there are very constantly three tubules on a side, one over the other, and three glomeruli. Sometimes there appear to be more. The duct here lies against the wall of the mesonephros with the cardinal vein just above, and the tubules can be found opening into the duct at any point not so covered. Beyond this stage the tubules become so numerous, crowded and twisted, that it would be most difficult to count them. The sagittal section seen in the camera drawing on Plate 50 also shows its structure in this stage.

A study of *Platypeltis* embryo XII (3), and of the following stages, indicates very clearly that the secondary and later series of tubules arise *in situ* from part of the original blastema. The beginnings of the secondary tubules can be easily followed and their independent character demonstrated. In this embryo there still remains considerable blastemic tissue around the tubules in the kidney lobe. In stage XVI, however, on the outer and lower sides of the lobe we find only the large primary and secondary tubules with their glomeruli, with large irregular spaces lined by a single attenuated layer of endothelial cells. Frequently a few blood corpuscles may be seen in these spaces. On the upper and inner side of the lobe, however, we still find a dense mass of blastemic cells from which tubules and glomeruli are still developing. I am not disposed to say that tubules never branch but it appears rather from the above observations, that they arise independently, but in the course of growth may come into contact and fuse with other tubules. In stage XIX the cells of the lower part of the tubules have increased greatly in size and those of the lower and second curve are enormous compared with their original size. In most of them the large nucleus is clearly visible and some are filled with densely staining granules. The cells of the duct have grown comparatively little. This development seems always to begin at the lower end and to extend gradually upwards. The kidney lobe is large and its wall is composed of extremely flat, thread-like cells.

Glomerulus.

The blood supply of the first ten somites has been discussed under the head of pronephros and we may now consider more in detail the conditions which obtain further back. As mentioned before, in IV (1) in the tenth somite and for a short distance further, we find a vascular tuft within the tubule which we must consider the first appearance of the glomerulus. The first trace of this tuft is seen in a tubule at the end of somite nine before the lacunae of the glomus have disappeared. The two conditions, therefore, overlap. On the dorsal side of the median end of the tubule there is a thick mass of dense staining cells which extends into the lumen of the tubule as a projecting tuft. The cells are less dense at the outer edge and are seen to be very round and loosely held together, though there are no spaces. In some tubules the tuft looks like three or four bunches of grapes in a cluster. In most of the embryos of about this age, however, this tuft is not found regularly on the median

dorsal wall of the last tubules of the tenth somite, but similar cells in smaller groups may be seen projecting into the coelom, or irregularly placed about the end of the tubule. Beyond the tenth somite the glomerulus always arises at this point in primary tubules. In stage XII the wall of the end of the tubule where the glomerulus is found is formed by a single layer of flat, thread-like cells and is sometimes difficult to find. The cellular nature of the external glomera of the late stages of the pronephros is probably due to the fusion of these irregular advance cells of the glomerulus with the lacunae of the glomera.

At first there is only a single glomerulus on either side, but at stage XVI we find three, one above the other, and they undoubtedly continue to increase with the continued development of the tubules. They do not, however, develop so fast as the tubules; for in embryo XII (3) it will be noted that the glomeruli dwindle and cease while the tubules are still large. At this time and later their structure is slightly irregular, as may be seen from Fig. 69, Plate 49.

The earlier branches from the aorta to the lacunae stopped at the tenth somite, and it is not until some time later that the aortic branches to the glomeruli appear. Up to stage XVI they are very small and it sometimes seems almost as if the blood corpuscles push their way through the tissues from the aorta to the glomeruli. From this point on, one always finds many corpuscles in the glomeruli, so that at times the tissue can scarcely be seen at all.

The essential characteristics of glomus and glomerulus respectively may be classified as follows:

Glomus.	Glomerulus.
1. Origin: lacunar evaginations from the aorta.	1. Proliferation of cells from wall of tubule.
2. Extent: 6th—10th somites.	2. 10th somite to near cloaca.
3. Position outside and around tubules.	3. Within the end of the tubule.
4. Lacunae may anastomose and glomera become more or less united.	4. Glomeruli remain distinct.
5. In late stages becomes external.	5. Never external.

The mesonephros is composed of non-segmental tubules arising from the middle plate from about the 2nd somite to near the cloaca, which in the pronephric region generally fuse with pronephric tubules, and open into the coelom at the median end and the duct at the

other; through the remainder of the body they are closed off from the coelom and have a glomerulus, fed by branches from the aorta, dependent from the dorsal wall of the median bubble-like end; they early become S-shaped, but increase in number, irregularity and size of cells with development.

Metanephros.

The first indications of the coming metanephros are found in embryos of stages XI and XII. The *Platypeltis* embryo XII (4) [Plate 48 Figs. 63—68] shows the earliest stage of the branching of the ureter from the dorsal wall of the duct at its opening into the cloaca. Here the evagination of the dorsal wall at first shows only a less rounded contour, which is hardly noticeable and one would not remark the more pointed outline in the following sections except for what is seen in later stages. The small size of the blastema of denser staining cells just outside the wall of the evagination is very striking. Considered by itself one would almost certainly interpret it as arising from the division of the cells of the wall or to as due the stimulus (mechanical or chemical) of the cells pushing against it. The reduced and irregular blastema of the mesonephric tubules lies on the median side of the developing ureter. In *Platypeltis* embryo XII (2), if we follow a few sections beyond the first point of the opening of the Wolffian duct into the cloaca, we see a sudden outgrowth in the dorsal wall pushing directly up into a small but compact blastema of denser staining, concentrically arranged cells, lying just above the duct. Here, too, a careful study will separate the blastema of the metanephros from that of the mesonephric tubules, which is in contact with it. Following the blastema to the anterior end we find several cells in mitotic stages at a marked distance from the mesonephric rudiment, which is clearly not the centre of growth for the new blastema.

Plate 48 shows the condition in an embryo of stage XI (Figs. 57 to 60) and two sections also from one of stage XIV (Figs. 61 and 62). A most careful study of sagittal series of this and later stages gives similar results. As the ureter pushes forward and the blastema around it becomes larger, the end of the mesonephric blastema is for the space of two or perhaps three sections so closely connected with it that from such older stages it would be impossible to determine a separate origin for the metanephric blastema. From such series and from a more cursory glance at those just described, I was for months in doubt as to the true condition. The lack of sufficient reason for

the growth of the remnant of the mesonephric blastema in the opposite direction to its original development after it has become so very circumscribed, and the fact of the very short connection between the two blastemata (not more than three sections at most) led me to make a more careful examination, and I am now satisfied that the origin of the metanephric basis is not the mesonephric blastema, although it may receive a few cells from the latter.

In examining the development of the metanephros, sagittal sections, Plate 50, were found very valuable. Here one finds the dense blastema lying above the mesonephros in the connective tissue between the lining of the coelom and the vertebrae. It is sharply outlined, and separated from the mesonephros in the early stages by a considerable layer of connective tissue. The ureter pushes further and further forward, but it is always preceded by the blastema which ends in a typical cluster of concentrically arranged cells. The ureter extends over two thirds of the length of this blastema, though it does not appear so long in this drawing.

There are no signs of tubules until the blastema is about one third as long as the metanephros, and then there appear thickenings in the blastema alongside the ureter but distinct from it. These very closely resemble the mesonephric tubules in their early development except of course that the order is from behind forward instead of the reverse. They very soon come into contact with the ureter and open into it. On Plate 49, Figs. 70 and 71, are drawings from an embryo of stage XVI, at the posterior end of which metanephric tubules are developing independently, while further forward they seem to be branching from the ureter. Cross and frontal sections were also examined and confirmed the independent origin of the posterior tubules. With the continued growth of the metanephros, the whole mass extends ventrally and presses against the upper side of the mesonephros. After some of the tubules are clearly formed, however, there still remains the separating layer of connective tissue, and after the mass has become quite large, the two regions are readily distinguished by the difference in the size of the tubules and the character of the cells, although by this time it may be difficult to follow the exact line of separation in cross sections.

Here we see an organ growing backward, contrary to the laws indicated by a study of all the previous development from the time the embryonic layers were formed. It is impossible to avoid conjecture as to what is the cause of such a strange proceeding. Ponder-

ing about this, the following facts seemed to me to throw some light on the subject: 1) Even in stage XIX, while the metanephros is little more than a basis, the mesonephros appears to have reached the height of its development, the nephric lobe is very large, and leaves little space in the body cavity, the tubules consist of large cubical cells, certainly not capable of much further growth, and we see no mitotic figures. 2) In stage III, the neurenteric canal is but fifteen sections (150 μ) behind the opening of the Wolffian duct into the cloaca, therefore, this is the region from which the mesodermal sheet first grew forward, and where, if at all, we should expect to find embryonic cells. 3) The appearance of the tissue is that of embryonic material, with its close-packed, densely-staining elements.

If one may venture to speculate a little, it seems as if the growth of the embryo demanded a better excretory system. The mesonephros had reached its highest possible development and could not grow and meet the new demand, all the embryonic tissue in the anterior end of the body had been appropriated by the various organs and there was no room in the body cavity for another kidney. The point at which the new growth begins seems to be the only one where the increasing need, whatever the stimulus, could be met by the formation of another organ.

The conclusions reached by means of these researches may be summed up as follows:

1. The pronephros of the turtle arises as outgrowths from the posterior somatic region of the somites, having the fourth and tenth as its anterior and posterior limits, respectively, and shows such variation and irregularity as is to be expected in a rudimentary organ. The posterior tubules more or less fused with mesonephric elements, function as excretory organs.

2. The mesonephros of the turtle may extend anteriorly over much of the pronephric region and fuses with it so that the parts can only be distinguished in the earliest stages.

3. a) The metanephros has its origin where the ureter branches from the upper side of the Wolffian duct and in the blastema surrounding it.

b) Apart from this point of union, and perhaps a few cells from the mesonephric blastema the metanephros arises in entire independence of the mesonephros.

c) The tubules of the metanephros arise independently in the

blastema surrounding the ureter and probably also as branches from it.

4. If the foregoing hold true, then pronephros, mesonephros and metanephros are heterodynamous, not homodynamous organs, connected alone by their relations to the Wolffian duct.

5. The glomus of the pronephric region is distinct in origin, character, position and extent from the glomerulus of the metanephros.

Literature.

Among the most important papers on the urinogenital system of Reptiles are those of MAX BRAUN[1]), C. K. HOFFMANN[2]) and of R. WIEDERSHEIM[3]). MAX BRAUN used lizards and snakes and C. M. HOFFMANN lizards. MAX BRAUN gives a review of all the literature preceding his article, and is in turn, with others, reviewed by HOFFMANN. BRAUN was the first to establish the development of the ureter from the dorsal side of the Wolffian duct. The basis of the metanephros, he finds in disconnected strands of cells. He thinks they originate from the peritoneum, but as they extend beyond the region of the body cavity, HOFFMANN questions it. Both BRAUN and HOFFMANN find the metanephric tubules developing as branches from the ureter.

HOFFMANN has earlier stages and finds (p. 264) "die erste Anlage bei *Lacerta agilis* in der Bildung einer segmentirten Falte oder einer Reihe segmentaler Ausstülpungen der Somatopleura, welche sich dort bildet, wo der Somit in die Seitenplatte übergeht; dieselbe erstreckt sich unter 6—7 Somiten, die Zahl derselben scheint nicht immer constant zu sein", and on page 265: "Es scheint mir nun wohl nicht zweifelhaft, dass diese . . . die Anlage eines rudimentären Pronephros vorstellt." He finds also that the posterior of these grows backwards and forms the "Anlage" of the Wolffian duct and unites so closely with the ectoderm that it is difficult to tell whether it is a case of true fusion or not. The later stages of the pronephros seem to be quite different in lizards from the conditions I find in turtles. He finds the "Anlage" of the mesonephros just as it is de-

1) Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, 1877—78, V. 4.

2) Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien, in: Z. wiss. Zool., V. 48, 1889.

3) Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparats bei Crocodilen und Schildkröten, in: Arch. mikr. Anat., V. 36, 1890.

scribed by VAN WIJHE and RÜCKERT for sharks, and says (p. 271): "Among the lizards there are also mesonephric tubules in the region of the pronephros . . . they run into full connection with the pronephros", and he describes just such cases of two tubules side by side, as have been mentioned above. I am interested to see that I have interpreted them in the same manner, although I did not have his conclusions in mind at the time. Under the description of the mesonephros, he says (p. 275): "Schon in sehr jungen Entwicklungsstadien schickt der Theil der Wand eines MALPIGHI'schen Körperchens, der dem Ansatz des Halses gegenüber liegt, einen soliden zelligen Fortsatz medialwärts ab, der sich dann dorsal- und ventralwärts verlängert, die dorsale Verlängerung bildet die Anlage der Nebenniere", in the description of the metanephros itself (p. 290), however, he makes no such statement, and leaves the origin of the blastema unsettled.

WIEDERSHEIM had crocodiles and turtles for his material, but no very young stages, and so, although he argues from many points that the anterior region must be a pronephros, yet he, naturally, could not distinguish it from the mesonephros. In his conclusions he says (p. 461): "Vorniere und Urniere gehen ohne sichtbare Grenze in einander über und es war, an keinem Präparate auszumachen, wo jene aufhört und diese anfängt. Aus diesem Grunde konnte auch die Trichterzahl jedes Organs für sich nicht genau präcisirt werden." With regard to the origin of the tubules, however, WIEDERSHEIM claims that they are formed by abstriction from the coelom (p. 437 No 2): "und die wohl als Abschnürungen des Cöloms zu deuten sind." He says that the metanephros of the two species of turtle he examined, was exactly the same as in the crocodile. Of the metanephros of the crocodile, he says (p. 446): "Jene Zellen nun hängen mit dem Epithelgewebe des hintersten Urnierenabschnittes durch solide Stränge continuirlich zusammen. Eine Grenze zwischen beiden lässt sich nicht ziehen." . . "Das ganze Bild lässt sich nicht anders deuten als im Sinn einer vom hintersten Urnierenende in dorsaler Richtung vor sich gehenden Sprossenbildung mit secundärem Durchbruch in den Ureter." . . . . "die erste Anlage der drüsigen secernirenden Nierenelemente durch einen Anstoss von der Urniere, nicht aber vom Metanephrosgang, vom Ureter, aus erfolgt. Die Urniere und die bleibende Niere ist also . . . histogenetisch eines und dasselbe." It seems to me as if such a conclusion could be reached only by examining late stages.

The researches of HOFFMANN, WIEDERSHEIM and myself show interesting similarities in regard to the pronephric region; with regard to the basis of the mesonephros and the formation of tubules, my results correspond with HOFFMANN's save that in *Platypeltis* one does not see the early separation from the side plates found by him in *Lacerta*. HOFFMANN and WIEDERSHEIM derive the secondary tubules of the mesonephros by branching from the primary tubules, but my material shows at least one entirely independent series of secondary tubules. BRAUN and myself have obtained results entirely at variance with those of WIEDERSHEIM and HOFFMANN as to the origin of the metanephros finding no direct connection with the mesonephros, but the conditions in the form studied by BRAUN are entirely different from those I find in *Platypeltis*.

In comparison with the work on other orders, it will be seen that my results as to the origin of pro- and mesonephros are entirely in harmony with those of RÜCKERT and VAN WIJHE in their work on the shark, and support the same conclusions, although, as HOFFMANN also noticed, the lumina of the tubules, in our material do not correspond with those of the somites.

There is nothing in my material which would justify the title of "Vornierenkammer" as found by MAAS and SEMON in *Myxine*. Although the lacunae of the pronephros sometimes anastomose — they run irregularly through the body tissue near the tubules and are not circumscribed or confined by a wall of any sort except the wall of the coelom. When they acquire tissue, possibly from the combination with mesonephric elements, they seem to push out further into the body cavity and from more or less continuous external glomera, largest near the funnels.

From the fact that I find no glomerulus in the pronephros (save exceptionally in somite X as explained above) and no tubules opening into the body cavity in the mesonephros, it is clear that I find no "Innen- und Aussentrichter" as described by SEMON, '92 (tab. 3, fig. 7), and discussed by FELIX, in: Anat. Anz., V. 13.

It seems to me that the most important bearing which my work has on that of PRICE is in the fact that it shows how early the marks distinguishing pro- and mesonephros may be lost, though clear in the beginning, and that, therefore, since he says, '97, p. 212: "Even in the youngest embryo the myotomes are entirely separated from the unsegmented portion of the coelom and throughout the greater part

of the system the tubules are already formed"; it is plain that his material was not young enough to determine finally their homology.

With the imagination I can suppose that the external glomera may by entering the later closed off tubules become the glomeruli of the mesonephros, as is held by some. FELIX in the discussion over *Myxine* (in: Anat. Anz., V. 13, p. 593) says: "Die Vorniere kann also einen Glomerulus besitzen, der vollständig mit dem der Urniere übereinstimmt", but I can find no such relation in my material. If they were one and the same structure, at the point where the glomeruli first appear, they should be in the same condition as the glomus but such is not the case. The glomerulus appears as described above, as a large tuft of cells developing from the inner dorsal wall of the tubule. These cells are very round while outside of the tubules the glomera do not contain tissue.

Here I am in harmony with MAAS, who says, '97, p. 498: "Das Verhältniss, das die Vornierencanälchen zum Glomus haben, diesen letztern Beziehungen der segmentalen Urnierencanälchen zu den einzelnen Glomeruli homolog zu setzen, dürfte wohl unmöglich sein", and again, p. 501: "das 'Glomus' der Vorniere, so wie es entwicklungsgeschichtlich gefunden wird, und dessen Hineinragen ins Cölomdivertikel gerade zum Vergleich mit dem Glomerulus in der BOWMAN'schen Kapsel Anlass gegeben hat, eine ganz secundäre cänogenetische Bildung ist und mit dem Wesen einer Vorniere gar nichts zu thun hat." SEMON holds very strongly to the close relationship, but a study of his figures, '92, figs. 1 and 2, shows such dissimilar structures that it seems to me impossible to homologize them.

In connection with the Cölomtasche described by PRICE, '97, I may say that in some of my embryos when the basis of the anterior limb has grown and folded down so as to form a small and sharp corner with the kidney lobe, simulating a tubule, I find occasionally that the endothelium has thickened here and looks as if a second one would form or was forming there. This appearance is soon lost, however, and in no case could a true tubule be demonstrated.

Incidental Observations.

In the course of such a study and the examination of so many series of slides, I have necessarily noticed interesting points not related to my subject. It may be worth while to mention one or two of these.

The earliest stages were exceedingly interesting for cell study,

offering some apparently anomalous cases of division especially in the periderm; one case of division of a primitive ovum was observed.

More interesting, however, was it to find a structure apparently exactly like that recently studied by A. PRENANT, and which he compares to the hypocord of Ichthyopsida.

In view of the studies of coloration recently made by TH. EIMER and others, I will give briefly the development of the color in *Platypeltis.* The first indication of external color is the appearance of a single row of dots at regular intervals along each side of the spinal column. These become quite dark round spots before others come. Then similar markings appear at irregular intervals between these and the edge of the carapace. But the definite number seems to be established while the remainder of the embryo is perfectly white. At a somewhat later stage the whole of the embryo aside from these dots acquires suddenly a uniform pale gray tint which gradually becomes more opaque, but not dark. The dorsal side is darker than the ventral which at some time after hatching turns white. The original spots remain, but except on the head and around the edges each appears to spread so that before hatching it becomes a small circle of dots which may have one or a cluster in the middle. These seem to develop proportionately with the growth of the turtle and a turtle a foot long showed no change in the character of the color except that the under side of the carapace had become white. I have seen much older turtles, eighteen inches and more long, in which the general body color seemed to have deepened so as to conceal the markings for they appeared a very dark uniform brown or black, but I have not followed the changes here.

Some may care to know the order in which motion is developed. The first motion which I detected was the flexing of the head ventrally from the point where the neck joins the carapace. Later the mouth may gap and close but aimlessly. After the embryo has acquired color and seems quite a turtle, it draws back the head towards the carapace and opens and closes the mouth with definiteness. The fore feet complete their development first and immediately take the swimming motion if the animal is put in any liquid. The hind feet follow as soon as developed. From these facts it is clear that a turtle does not need to be taught how to draw in the head to bite or swim.

Bibliography.

'35. v. Baer, Karl Ernst, Entwicklungsgeschichte der Fische, Leipzig.
'75. Balfour, F. M., On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates, in: J. Anat. Physiol., V. 10.
'78. — Monograph. Development of Elasmobranch Fishes.
'79. Balfour, F. M., and Sedgwick, A., On the existence of a head kidney in the embryo chick, in: Quart. J. micr. Sc., V. 19.
'81a. Balfour, F. M., Handbuch der vergleich. Embryol.
'81b. — Die Kopfniere der ausgewachsenen Teleostier und Ganoiden, in: Biol. Ctrbl., V. 1.
'82. Balfour and Parker, On the structure and development of Lepidosteus osseus, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, (Vol. 173.
'87. Beard, J., The origin of the segmental duct in Elasmobranchs, in: Anat. Anz., V. 11.
'89. — On the early development of Lepidosteus osseus, in: Proc. Roy. Soc. London, V. 46.
'94. — The pronephros of Lepidosteus osseus, in: Anat. Anz., V. 10.
'87. Bonnet, R., Ueber die ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugethieren, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München.
'88. — Präparate und Zeichnungen zur Entwicklungsgeschichte des Schafes, in: Verh. anat. Ges.
'91. — Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere.
'90. Boveri, Ueber die Niere des Amphioxus, in: München. med. Wochenschr.
'77. Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 4.
'79. — Bau und Entwicklung der Nebenniere bei Reptilien, ibid. V. 5.

'87. Brook, G., Note on the epiblastic origin of the segmental duct, in Teleostean Fishes and in Birds, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, V. 14, p. 368.

'57. Clark, Embryology of the turtle, in: Nat. Hist. U. S. A., V. 2, Part 3.

'82. Emery, Etudes sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux, in: Arch. ital. Biol., V. 2.

'83. — Recherches embryologiques sur le rein des mammifères, ibid. V. 4.

'91. Field, H. H., The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College.

'93. — Ueber die Gefässversorgung und die allgemeine Morphologie des Glomus, in: Anat. Anz., V. 8.

'91. Felix, Walther, Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens, Sep.-Abdr., Zürich 1891.

'95. — Die Entwicklung des Excretionssystems der Forelle, in: Verh. anat. Ges.

'97. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden, in: Anat. Hefte Merkel u. Bonnet.

'97. — Die Price'sche Arbeit: Development of excretory organs of Myxinoid, in: Anat. Anz., V. 13, p. 570—599.

'86. Flemming, W., Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth., 1886, p. 236.

'77. Fürbringer, Zur Entwicklung der Amphibienniere, Heidelberg 1877.

'78. — Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane, in: Morph. Jahrb., V. 4.

'74. Gasser, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, des Müller'schen Ganges und des Afters, Habilitationsschr., Frankfurt 1874.

'75. Hensen, V., Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Meerschweinchens und Kaninchens, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth., 1875.

'86. Hoffmann, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia, in: Z. wiss. Zool., V. 44, p. 570.

'89. — Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien, ibid. V. 48.

'90. — Reptilien, I. Schildkröten, in: Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 3, tab. 1—48.

'96. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii, in: Morph. Jahrb., V. 24.

'86. Howes, G. B., On the vestigial structure of the reproductive apparatus in the male of the Green Lizard, in: J. Anat. Physiol., V. 21, p. 185.

'94. Kirkaldy, J. W., On the head kidney of Myxine, in: Quart. Journ. micr. Sc., V. 35, p. 353—359.

'97. Maas, Otto, Ueber Entwicklungsstadien der Vorniere und Urniere bei Myxine, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., p. 473—511, tab. 38—41.

'88. Martin, E., Ueber die Anlage der Urniere beim Kaninchen, Inaug.-Diss., Marburg.

'85. v. Mihalcovics, V., Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparats der Amnioten, in: Internat. Monatsschr. Anat. Histol., V. 2.

'88. Mitsukuri, K., The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia, in: Zool. Anz., Jg. 11, No. 273.

'90. Mollier, S., Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien, in: Arch. Anat. Physiol., 1890.

'36—'45. Müller, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.

'90. Nagel, W., Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen, in: Arch. mikr. Anat., V. 34.

'88. Ostroumoff, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen, in: Zool. Anz., Jg. 11, No. 292.

'87. Perenyi, J., Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esculenta und Lacerta viridis, in: Zool. Anz., Jg. 10, No. 243.

'98. Prenant, A., Sur un organe des embryons de Reptiles comparable à l'hypocorde des Ichthyopsides, in: J. Anat. Physiol., V. 34.

'96a. Price, G. C., Zur Ontogenie eines Myxinoids, in: SB. math.-phys. Cl. Bayer. Akad. Wiss., Heft 1.

'96 b. — Some points on the development of a Myxinoid, in: Verh. Anat. Ges.

'97. — Development of the excretory organs of a Myxinoid, Bdellostoma stouti Lockington, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat.

'96. Rabl, Carl, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier, in: Morph. Jahrb., V. 24.

'39. Rathke, H., Entwicklung der Natter, Königsberg 1839.

'48. — Ueber die Entwicklung der Schildkröten, Braunschweig 1848.

'66. — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile, Braunschweig 1866.

'83. Renson, Contribution à l'embryologie des organes d'excrétion des oiseaux et des mammifères, in: Arch. mikr. Anat., V. 22.

'88. Rückert, J., Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth.

'88. Schoof, F., Beiträge zur Kenntniss des Urogenitalsystems der Saurier, in: Zool. Anz., 1888. Same in: Arch. Naturg., Jg. 54, V. 1, p. 62.

'80 a. Sedgwick, A., Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the chick, in: Quart. J. micr. Sc., V. 20.

'80 b. — On development of glomerulus of head kidney in the chick, ibid. V. 20.

'80 c. — Early development of the Wolffian duct and the anterior Wolffian tubules in the chick; with some remarks on the Vertebrate excretory system, ibid. V. 21.

'90. Semon, R., Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem, in: Anat. Anz., V. 5.

'92. — Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Entwicklung. Ichthyophis glutinosus, in: Jena. Z. Naturw., V. 19, p. 89—203, 14 Taf.

'96. — Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Festschr. Gegenbaur, V. 3.

'97 a. — Das Excretionssystem der Myxinoiden, in: Anat. Anz., V. 13.

'97 b. — Vorniere und Urniere, ibid.

'75. Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 2.

'84. Spee, F., Graf, Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth., 1884, p. 89.

'86. — Ueber weitere Befunde zur Entwicklung der Urniere, in: Mitth. Ver. Schleswig-Holstein, 1886.

'82. Strahl, H., Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis, in: Arch. Anat. Entwickl., 1882, p. 36, tab. 14—15.

'86. — Ueber den Wolff'schen Gang und die Segmentalbläschen bei Lacerta: in: SB. Ges. ges. Naturw. Marburg, No. 3.

'97 a. Spengel, J. W., Die Excretionsorgane von Myxine, in: Anat. Anz., V. 13.

'97 b. — Semon's Schilderung des Mesonephros von Myxine, ibid.

'67. Van Bambeke, Ch., Recherches sur le développement du Pélobolate brun.

'80. Van Wijhe, J. W., Bijdrage tot de kennis van het urogenitaal system bij de Schildpadden, in: Ned. Tijdschr. dierk. Ver., V. 6.

'86. — Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges, in: Zool. Anz., V. 9.

'88. — Ueber die Entwicklung des Excretionssystems und anderer Organe bei den Selachiern, in: Anat. Anz., V. 3.

'89. — Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: Arch. mikr. Anat., V. 33.

'83. Weldon, W. F. R., On the development of Lacerta muralis, in: Quart. J. micr. Sc., V. (2) 23.
'85. — On the suprarenal bodies of Vertebrates, ibid. V. (2) 25.
'84. — On the head kidney of Bdellostoma, ibid. V. 24, p. 171—182, tab. 15.
'90. Wiedersheim, R., Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparats bei Crocodilen und Schildkröten, in: Anat. Anz., V. 5. p. 337—344. Mit 3 Taf. und Holzschn., in: Arch. mikr. Anat., V. 36, p. 410—468.
'92. Will, Ludwig, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat.

Description of Plates.

Plates 45—50.

Abbreviations.

a cells for walls of aorta
a. b aortic branch
ao aorta
b basis
bl blastema
c. a caudal artery
c. d collecting duct
ch chorda
cil cilia
coel coelom
c. t closed tubule
c. v cardinal vein
d duct
ect ectoderm
ent entoderm
f funnel
gl glomus
gli glomerulus
h heart
i intestine
l. b lung buds
mes mesonephros
mes. b mesonephric basis
mes. bl mesonephric blastema
mes. t mesonephric tubules
met. bl metanephric blastema
met. t metanephric tubules
my myotome
n nerve
n. c neural cord
oes oesophagus
o. t open tubule
ov primitive ova
ov. d blastema of oviduct
ph pharynx
pr. b pronephric basis
pr. t pronephric tubule
som somite
w. d Wolffian duct.

Plate 45.

Cross sections of *Aromochelys* embryo of stage II, showing the pronephric welt (*pr. b*) extending from the 6th to 10th somites.

Fig. 1. Somite 6, section 1.
Fig. 2. „ 6, „ 5.
Fig. 3. „ 6, „ 8.
Fig. 4. „ 6, „ 9.
Fig. 5. „ 6, „ 10 (between somites 6 and 7). Pronephric welt continuous and position of mesonephric basis (*mes. b*) in the middle plate is clearly seen on the right.

Figs. 3—5 show cells (*a*) slipping from the sclerotome to form the walls of the aortae.

Fig. 6. Somite 7, section 6.
Fig. 7. „ 7, „ 9.
Fig. 8. „ 7, „ 10 (between somites 7 and 8).
Fig. 9. „ 8, „ 6. Beginning of lumen in the tubule on the left.
Fig. 10. Somite 8, section 11 (between somites 8 and 9).
Fig. 11. „ 9, „ 4 (5—8 are similar).
Fig. 12. „ 9, „ 11 (between 9 and 10).
Fig. 13. „ 10, „ 4.
Fig. 14. „ 10, „ 6. End of segmentation.

Figs. 15—17. Cross sections from *Platypeltis* embryo B II (1) showing pro- and mesonephric bases (*pr.b*, *mes.b*).

Fig. 18. Same as Fig. 5.

Figs. 19—26. Cross sections from *Platypeltis* embryo II (1). This is more advanced than the first series and the distinction between pro- and mesonephric tubules is very clear. In some cases they can be seen opening side by side into the body-cavity, in others one funnel serves for both rudimentary tubules.

Fig. 27. End of right Wolffian duct (*d*) of an embryo of stage II.

Figs. 28—29. Ends of left and right Wolffian ducts (*d*) of an embryo of stage II.

Plate 46.

Figs. 30—39. Cross sections from *Platypeltis* embryo B II (1), showing the pronephric welt developed from separate outgrowths (*pr.b.1*, *pr.b.2*, *pr.b.3*, *pr.b.4*), the formation of aortic walls *ao* and very numerous mitotic figures.

Fig. 30.	Som. 5,	sect. 9.		Fig. 35.	Som. 7,	sect. 6.	
Fig. 31.	„ 6,	„ 1.		Fig. 36.	„ 7,	„ 7.	
Fig. 32.	„ 6,	„ 9.		Fig. 37.	„ 7,	„ 11.	
Fig. 33.	„ 6,	„ 10.		Fig. 38.	„ 8,	„ 3.	
Fig. 34.	„ 7,	„ 5.		Fig. 39.	„ 9,	„ 7.	

Figs. 40—47. Cross sections from *Platypeltis* embryo III (5), somite 7, sections 3—10, showing pronephric (*pr.t*) and mesonephric tubule (*mes.t*) developing side by side and having separate openings into the coelom. The lacunae of the glomus are seen in each section and in 42—44 an aortic branch by which they are fed.

Plate 47.

Figs. 48—51. Cross sections of *Platypeltis* embryo V (2).

Fig. 48. Combined from sections 1 (left) and 2 (right) of somite 8, shows tubules opening into the coelom (*o.t*) on either side and lacunae of the glomera. The cells of the tubules are much larger than in earlier series.

Fig. 49. Combined from section 18, somite 8 (left), and section 1, somite 9 (right). The increased irregularity of tubules is marked. On the right is an aortic branch (*a.b*).

Fig. 50. Section 18 of somite 9. Tubules on each side almost closed by the distended lacunae of the glomera.

Fig. 51. Section 9 (left) and section 8 (right) of somite 10. On the right is the last tubule opening into the coelom (*o. t*) and on the left is the first tubule completely shut off from the coelom (*c. t*). This contains the cell tuft which forms the glomerulus (*gli*).

Figs. 52—56. From cross sections of *Platypeltis* embryo XII (3).

Fig. 52. Section 4 of somite 6, shows on the left the most anterior element remaining of the pronephros (*c. d*), which is non cut off from the coelom and imbedded in the sclerotome near the aorta.

Fig. 53. Section 23 of somite 6. Anterior end of the coelom with glomera and on the left a pronephric tubule.

Fig. 54. Section 1 of somite 7 shows a further development of the cells of the tubule in which densely staining granules are often found. The glomera project freely into the body cavity. They have now acquired more or les cellular tissue but are still little more than a meshwork in which many blood corpuscles are caught. This is not shown by the even yellow tinting.

Fig. 55. Section 8 of somite 10. Last freely open tubules. The cilia (*cil*) are conspicuous.

Fig. 56. Section 16 of somite 10. On the left an incompletely closed tubule with glomus. On the right is the first closed tubule with distended end from which the glomerulus has been lost in handling.

Plate 48.

Figs. 57—60. Cross sections of *Platypeltis* embryo XI (1).

Fig. 57. Anterior end of metanephric blastema (*met. bl*), Wolffian duct (*w. d*) and mesonephric blastema (*mes. bl*).

Fig. 58. Several sections posterior to Fig. 57. The ureter is seen at the lower outside edge of the metanephric blastema.

Fig. 59. Two sections behind Fig. 58. Near the point where the ureter branches from the duct.

Fig. 60. Seven sections behind Fig. 59. Branching of ureter from the dorsal side of the Wolffian duct at the point where the duct opens into the cloaca.

Figs. 61 and 62. From cross sections of *Platypeltis* XIV (1).

Fig. 61. Anterior end of metanephric blastema (*met. bl*), Wolffian duct (*w. d*), mesonephric blastema (*mes. bl*) and rudiments of two mesonephric tubules.

Fig. 62. Ureter (*ur*) and metanephric blastema (*met. bl*), Wolffian duct (*w. d*) and mesonephric blastema (*mes. bl*).

Figs. 63—68. Cross sections of *Platypeltis* embryo XII (4). Earliest stage of the branching of the ureter from the Wolffian duct.

Fig. 63. Mesonephric blastema (*mes. bl*) and Wolffian duct (*w. d*).
Figs. 64—68. Consecutive sections. Figs. 65—67 accidentally of slightly lower magnification than the others.

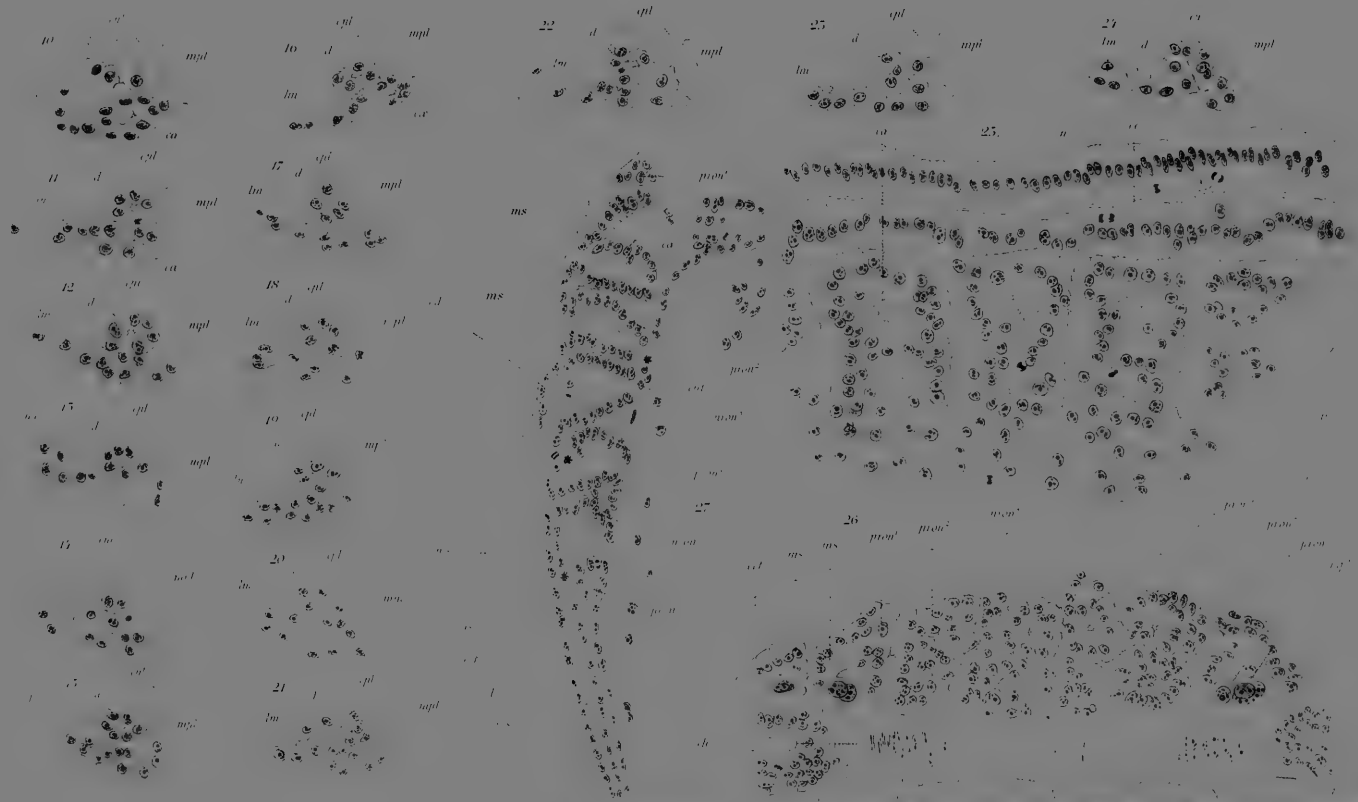
Plate 49.

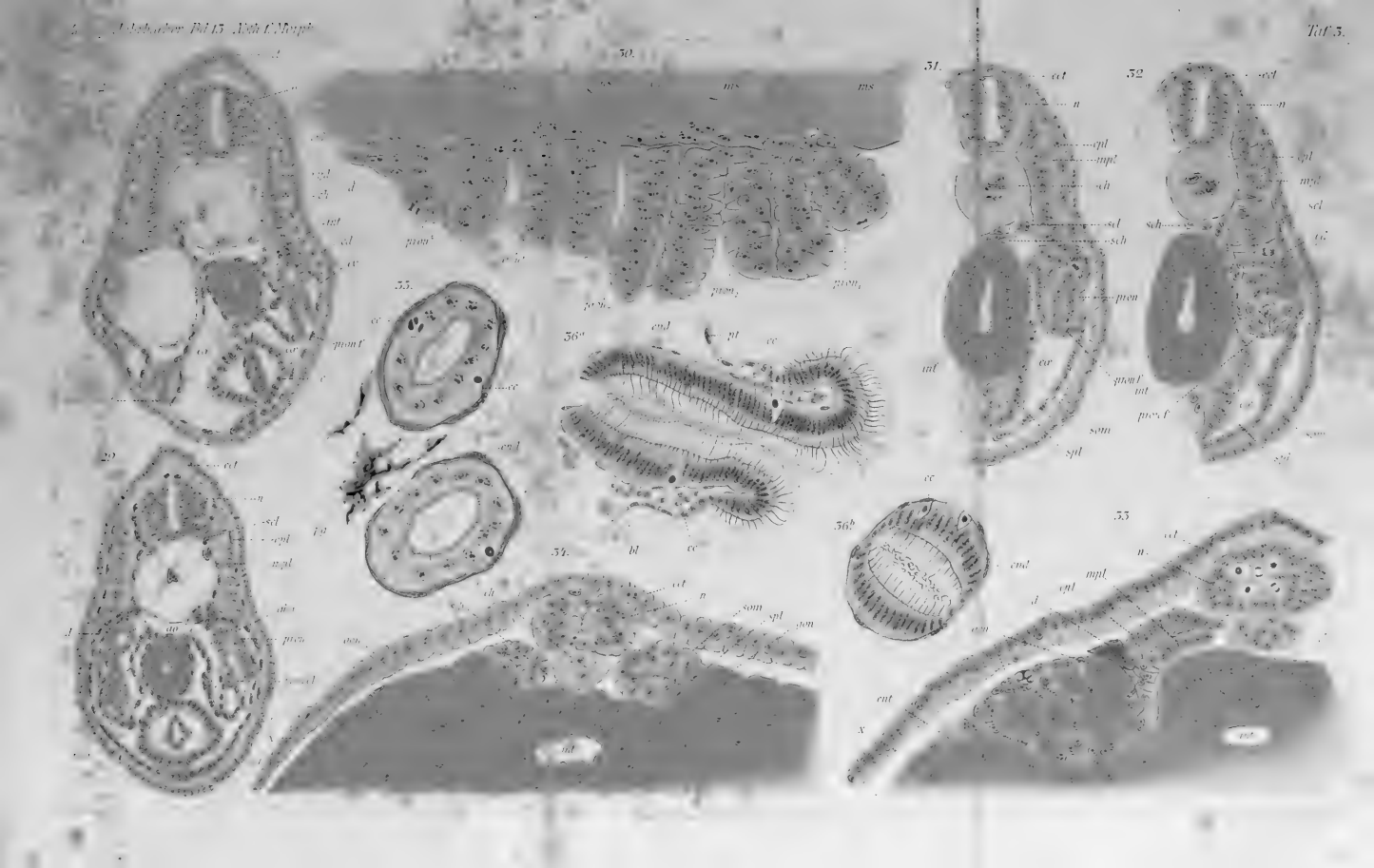
Figs. 69—71. From cross sections of *Platypeltis* XVI (2).
Fig. 69. Ureter (*ur*) and metanephric blastema (*met. bl*). Mesonephros consisting of several coiled tubules with three glomeruli on the right and two on the left and with three openings into the duct on the left. Blastemic tissue is still seen on the median dorsal side of the kidney lobe.
Fig. 70. Shows apparent branching of the ureter.
Fig. 71. Forty-one sections before the branching of the ureter from the duct.

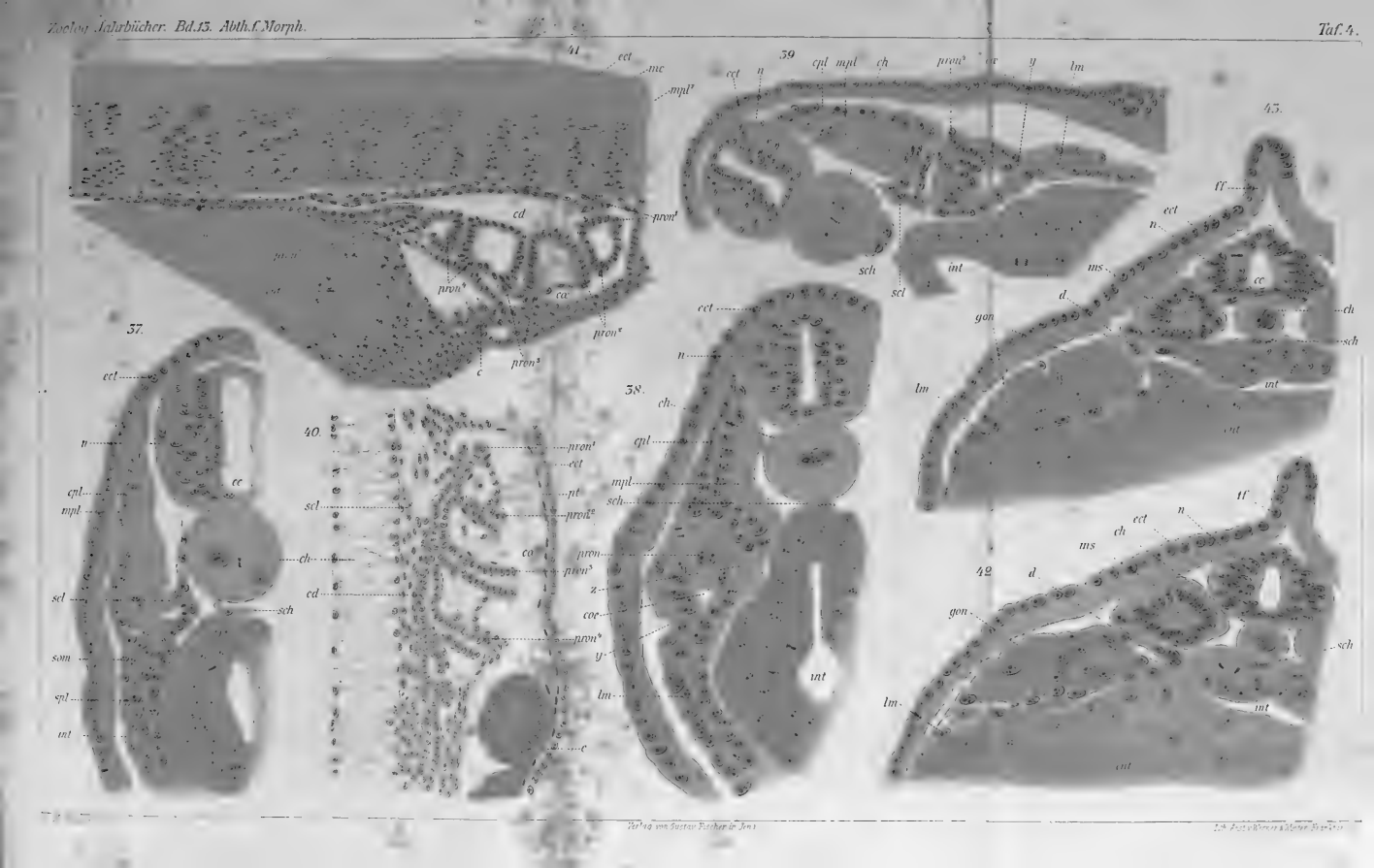
Plate 50.

Fig. 72—75. Combined from two sagittal sections of *Platypeltis* embryo XVI (1). The drawing may be made complete by joining the lower end of one figure to the upper end of the following.
Fig. 72. Anterior end of mesonephric region and remnant of glomus of pronephros with pronephric tubules at the anterior end.
Fig. 73. More anterior part of the mesonephros with glomeruli very distinct.
Fig. 74—75. The posterior end of the mesonephros with part of the Wolffian duct and the blastema of the metanephros with a part of the ureter.

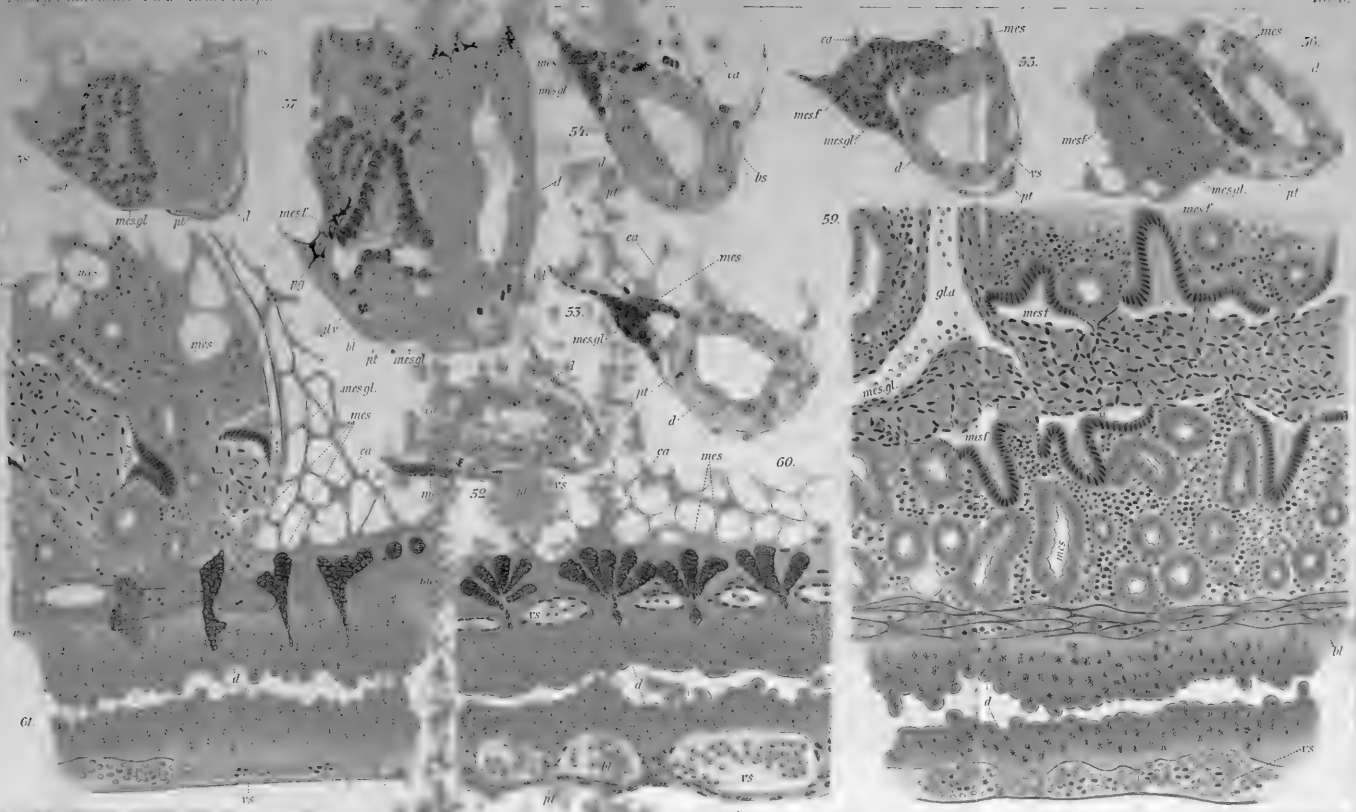
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2070

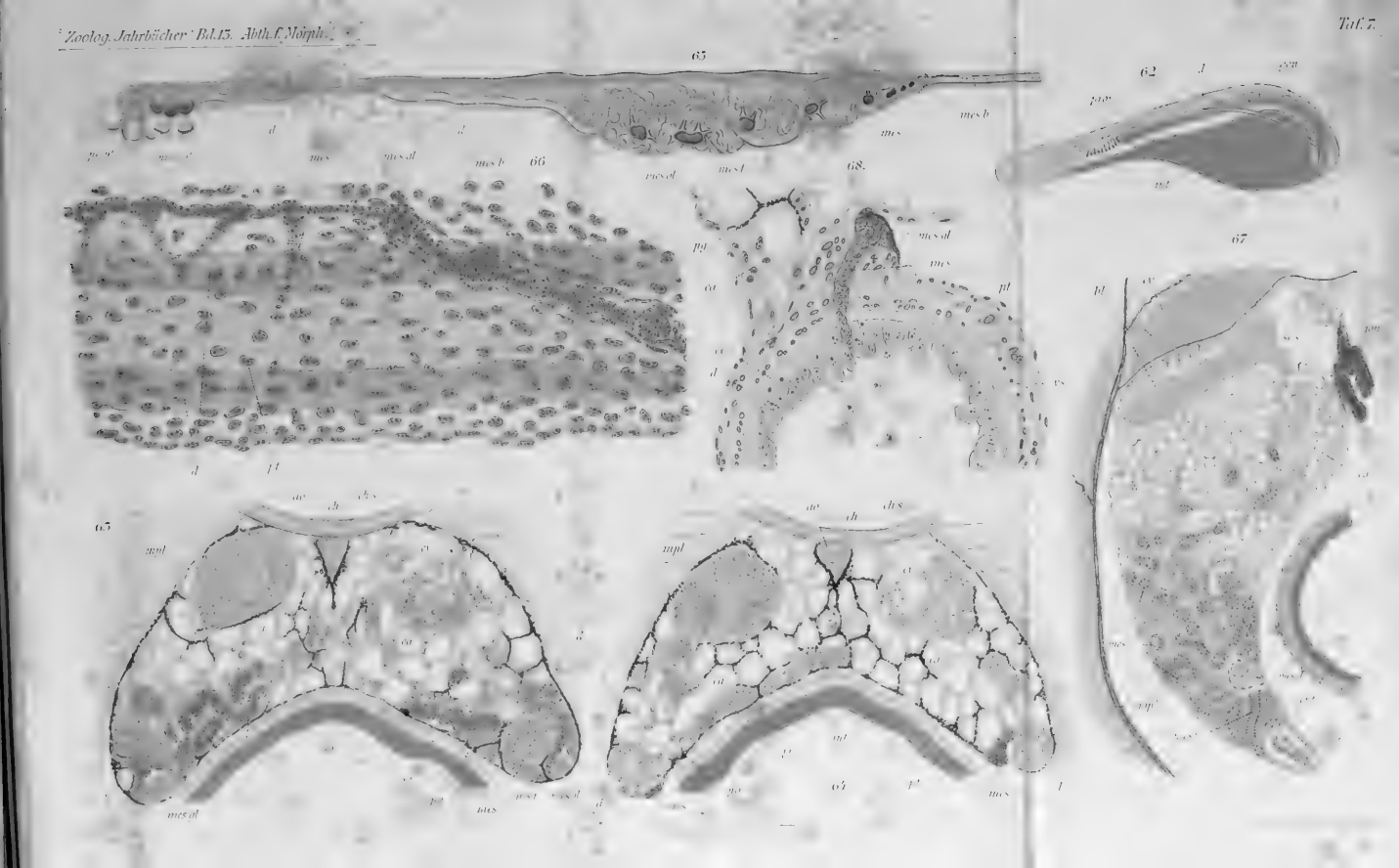

10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
d
mpl
cpl
ca
lm
ms
prom
ch


29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36a
36b
ot
n
sd
cpl
mpl
sch
d
ant
cl
ce
pon
pon.f
pon.t
pcn.f
pcn.t
ms
ent
cc
bl
som
spl
int
x



Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. Wilhelm Greve, Berlin.


57.
54.
55.
56.
59.
53.
52.
60.
61.
mes
mesgl
mesf
ca
d
pt
vs
bs
gla
bl


65
62
66
68
67
63
64
d
mes
mes.d
mes.b
mes.l
pr.v
pr.m
radial
ml
pl
ot
ch
ch.s
av
mpl
ci
mes.ll
pr
mes.l

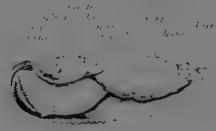


Fig. 1.

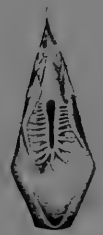


Fig. 2.

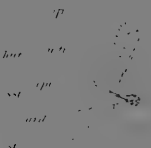


Fig. 3.

Fig. 7.

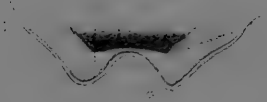


Fig. 8.

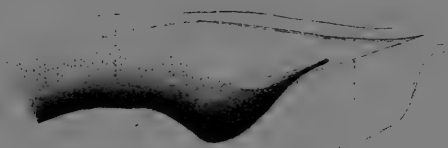


Fig. 9.

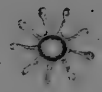


Fig. 5.

Fig. 4.

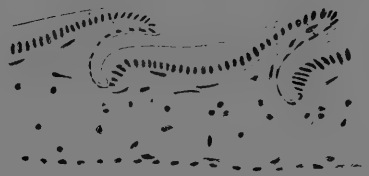
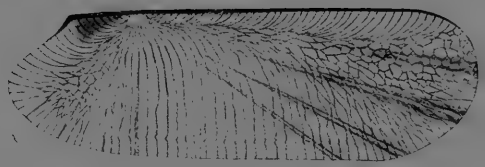
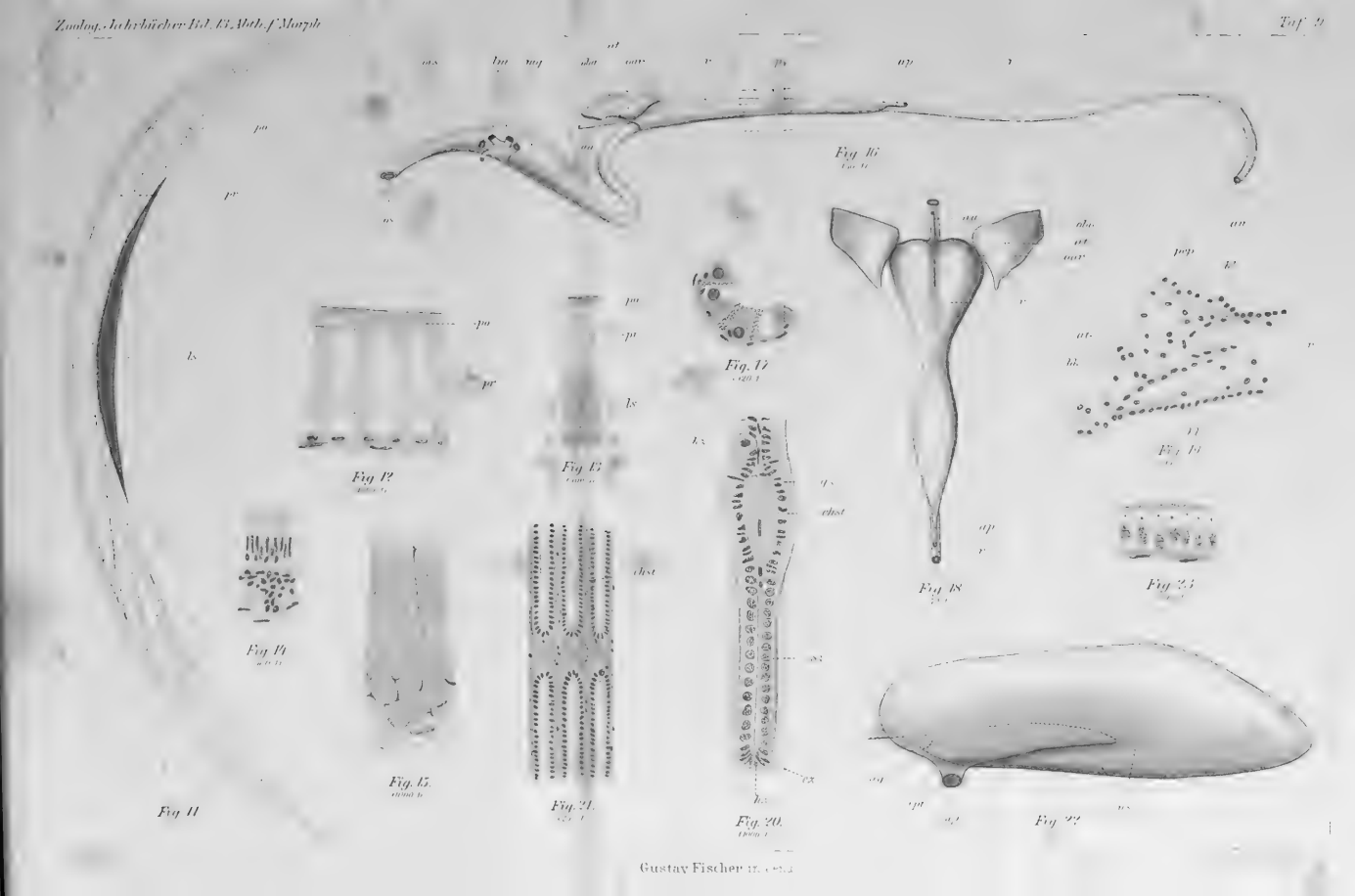


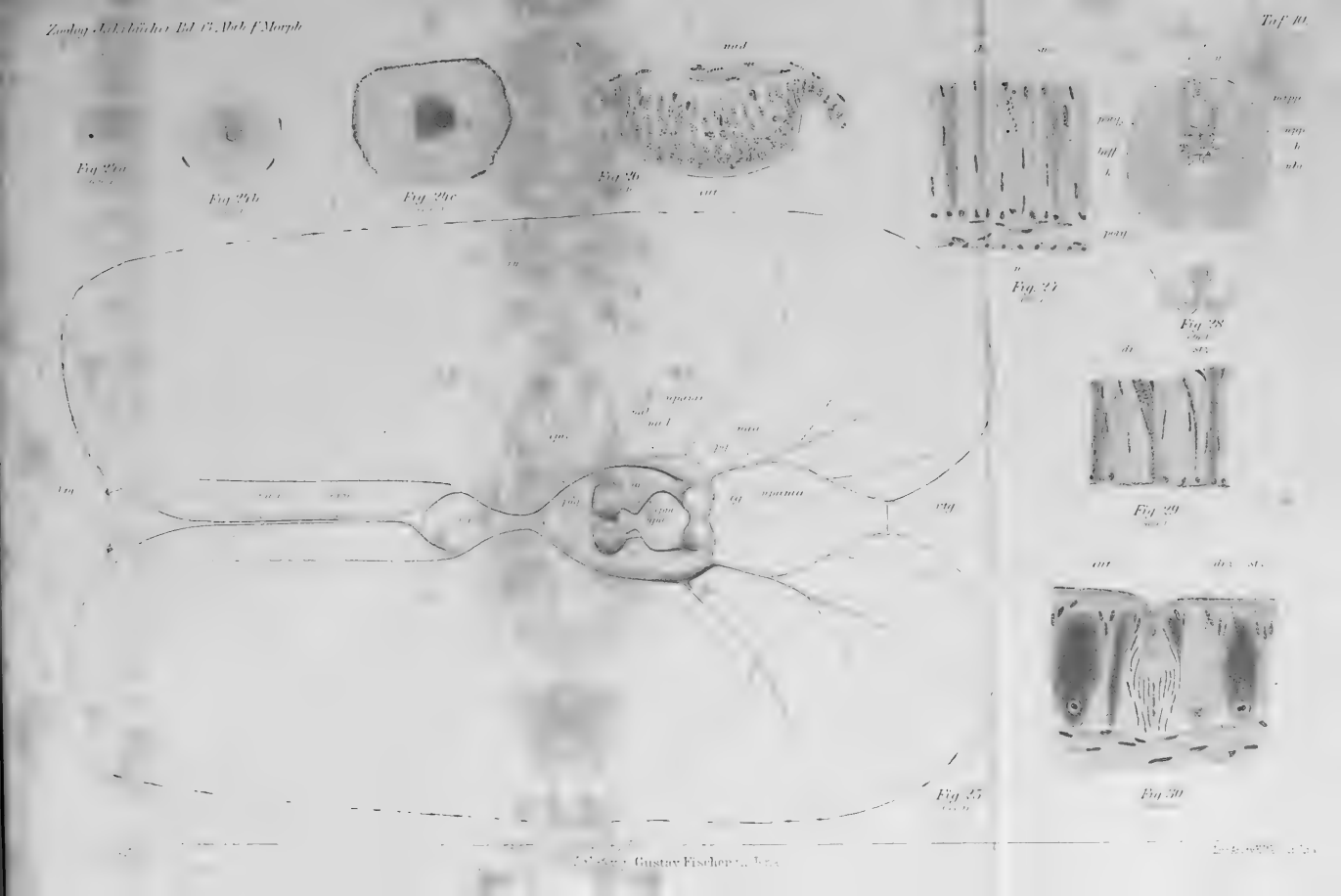
Fig. 6.



Gustav Fischer



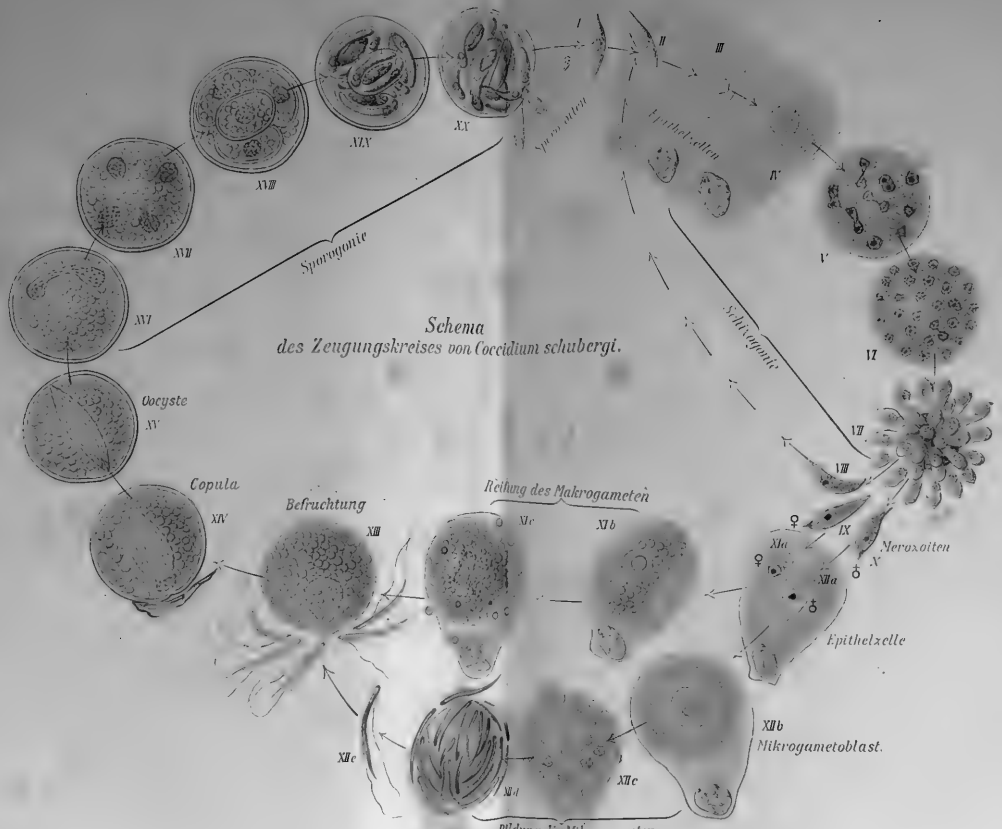
Gustav Fischer lit. Anst.



Gustav Fischer

Petrunkewitsch

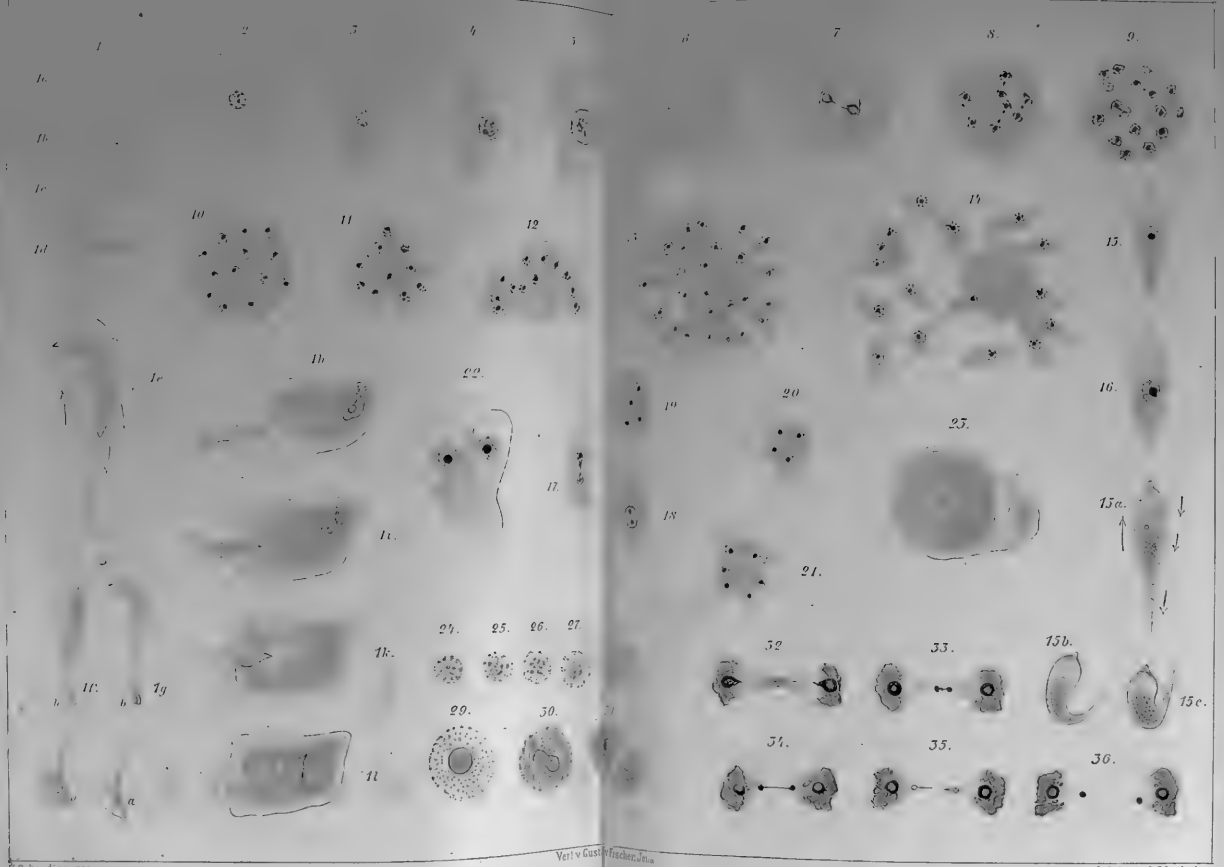
Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anstalt v. Schenck & Koch, Kassel.



Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

F. Schaudinn gez.

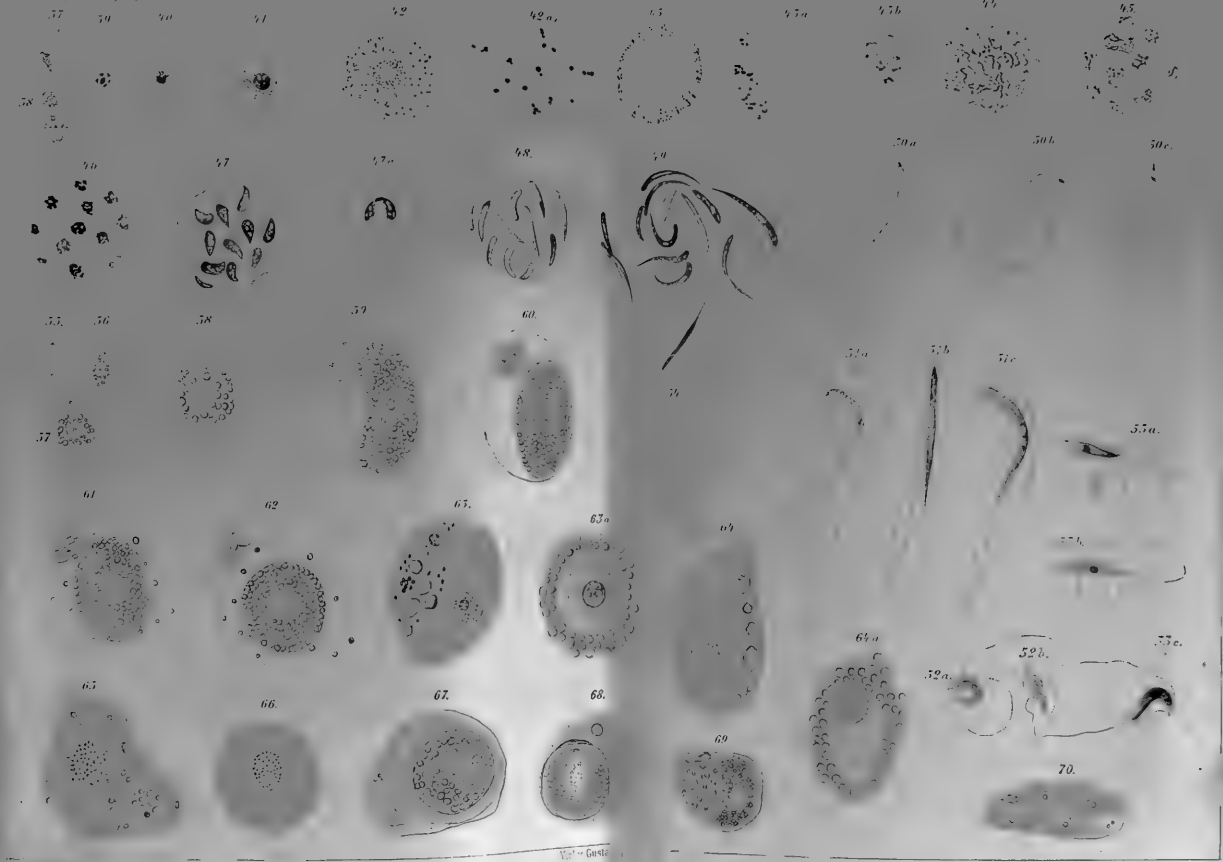
Lith. Anst. v. A. Giltsch Jena



Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

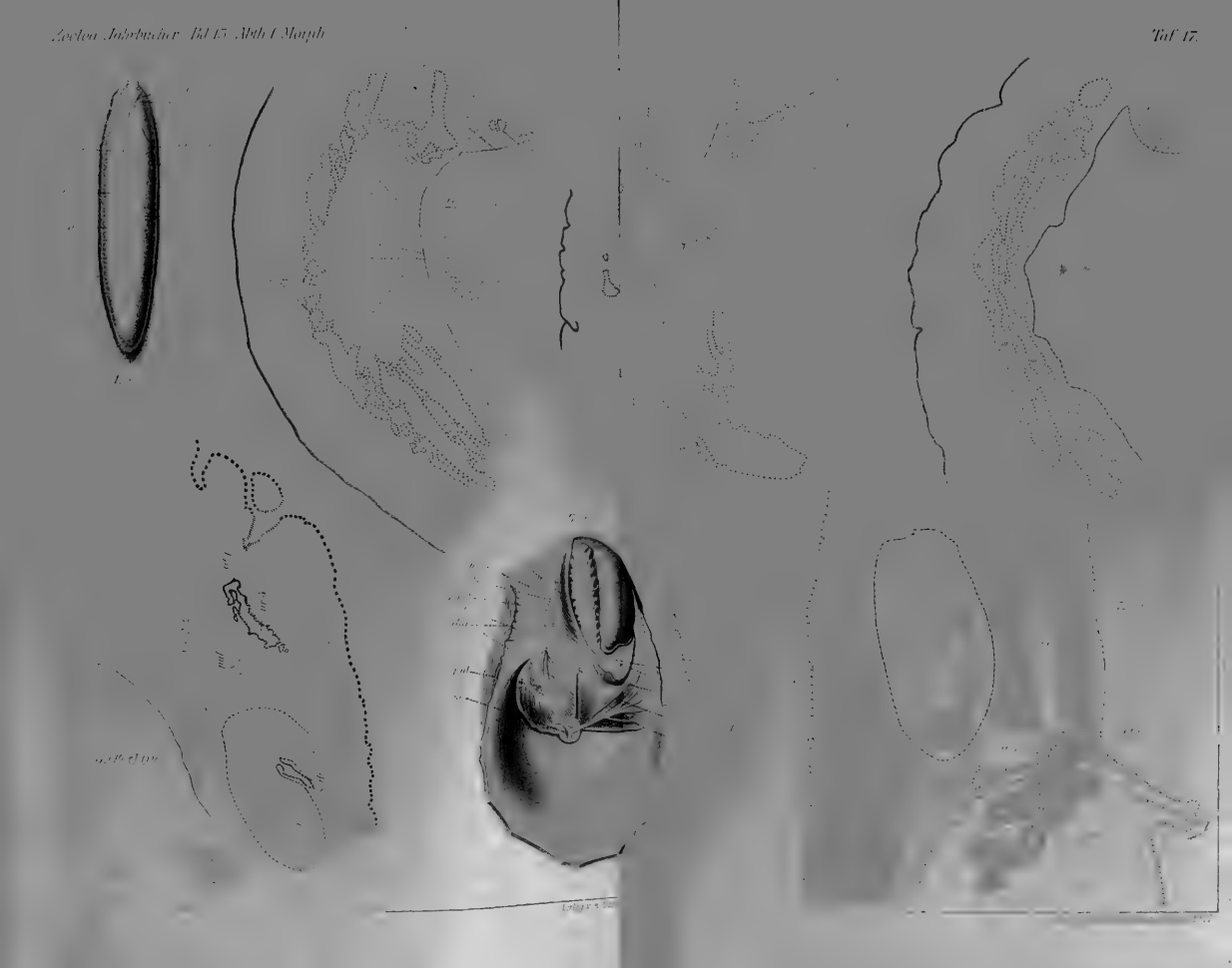
F. Schaudinn gez.

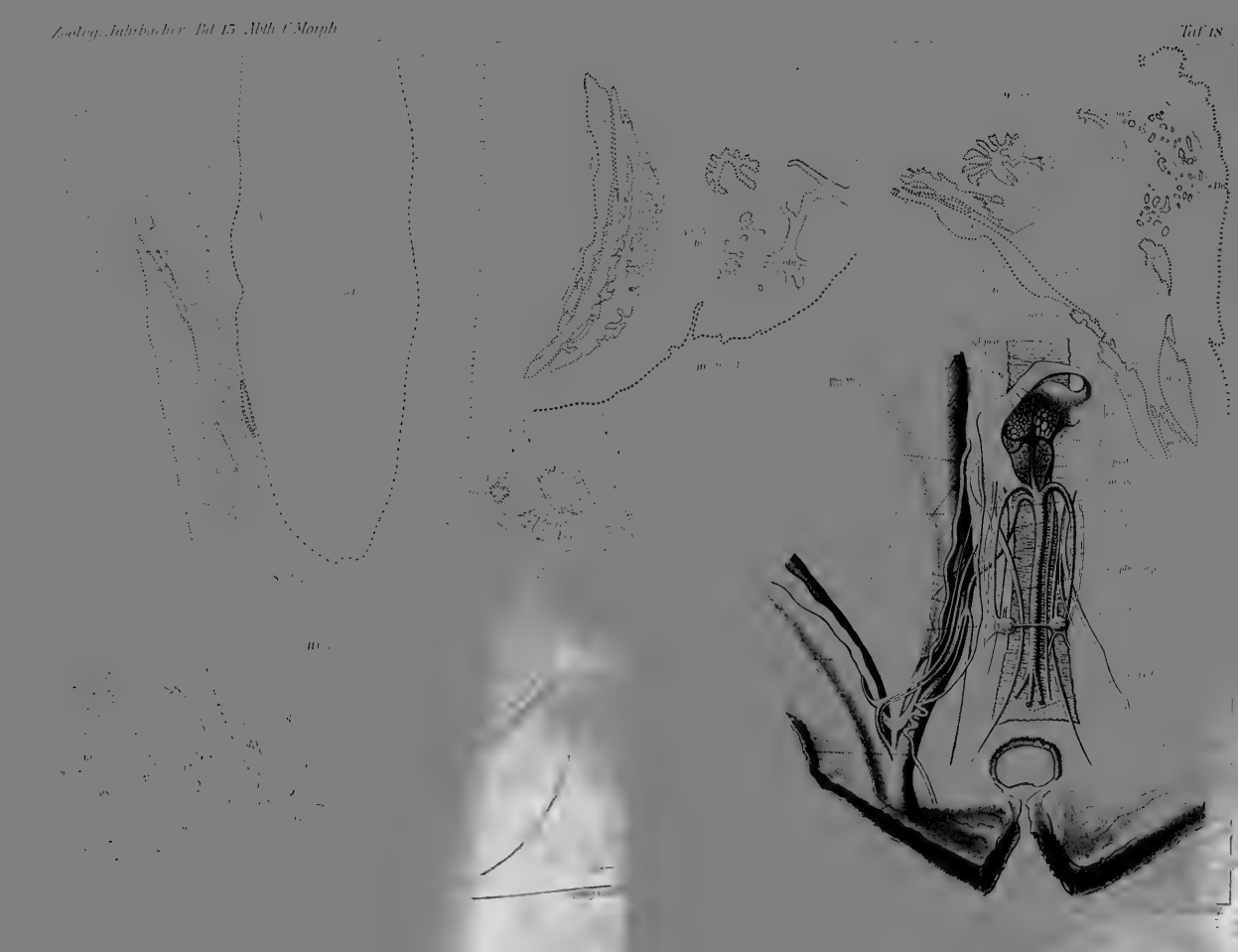
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Lith. Anst. v. A. Gütsch, Jena.

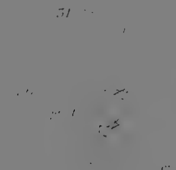

71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
79a
79b
85
86
87
88
102
102a
102b
91
92
93
89
90
105
104
105
102c
94
95
96
102d
97
98
99
100
101
106
107
108
102e
Verl. v. Gustav Fischer



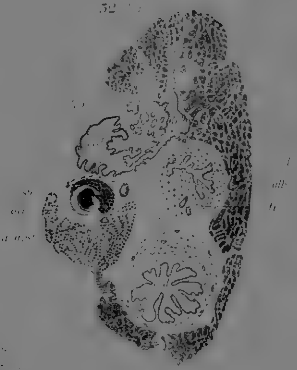



13. (8/1)
phar
oes
rad
D¹
D²
D³
sto
D⁵
D⁶
D⁷
D⁸
D⁹
hep
hep
d.hep.ant.
D
16. (8/1)
d.salp
phar
mand
mu
cut
pc
d.salp
vdt
rec
ovd
fl.dr
d.her
n.cst
rect
gl.her
c
21. (600/1)
1
0
1
20
43
22. (600/1)
1
23
49
d.hep.med
cecc
sto
hep.ant
hep.med
24. (18/1)
cecc
sto
hep
d.hep.ant
d.hep.med
d.hep.post
25. (16/1)
mand
pl
hep
28. (8/1)
hep
hep.post
d.hep.post
d.hep.post
d.hep.med
d.hep.ant
d.hep.com
cecc
sto
hep.ant
hep.med
hep.ant
hep.ant
27. (16/1)
d.t
29. (8/1)
alb
ovd
d.her
rec
oge
gl.her
alb
prost
ovd
pes
gl.ped
pc
vdf
retr
30. (2/1)
rec
d.her
alb
gl.her
prost
ovd
fl.dr
19
rad
rad
phar
18. (8/1)
rad.pap
oes
sal
r
po
phar
sal
po
aphar
mand
20. (600/1)
1
0
1
21
20
38
42
96

51.

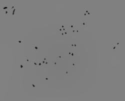


52.



53.

54.



55.

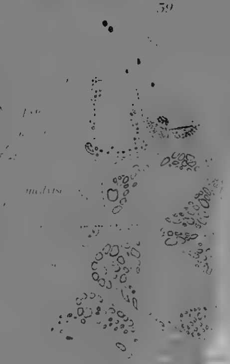
56.

57.

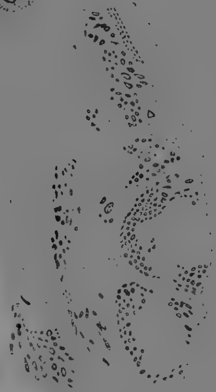
58.

60.

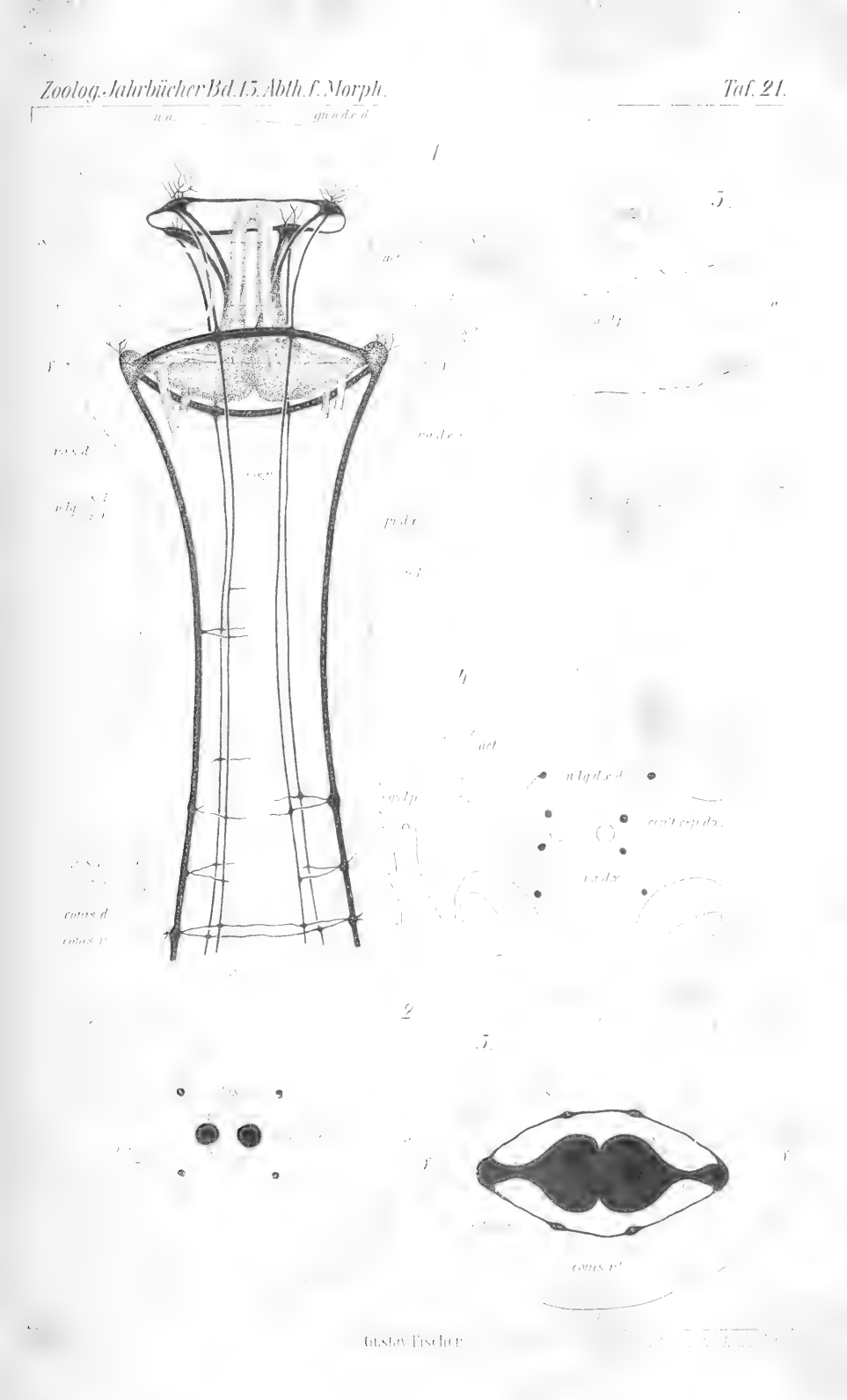
59.



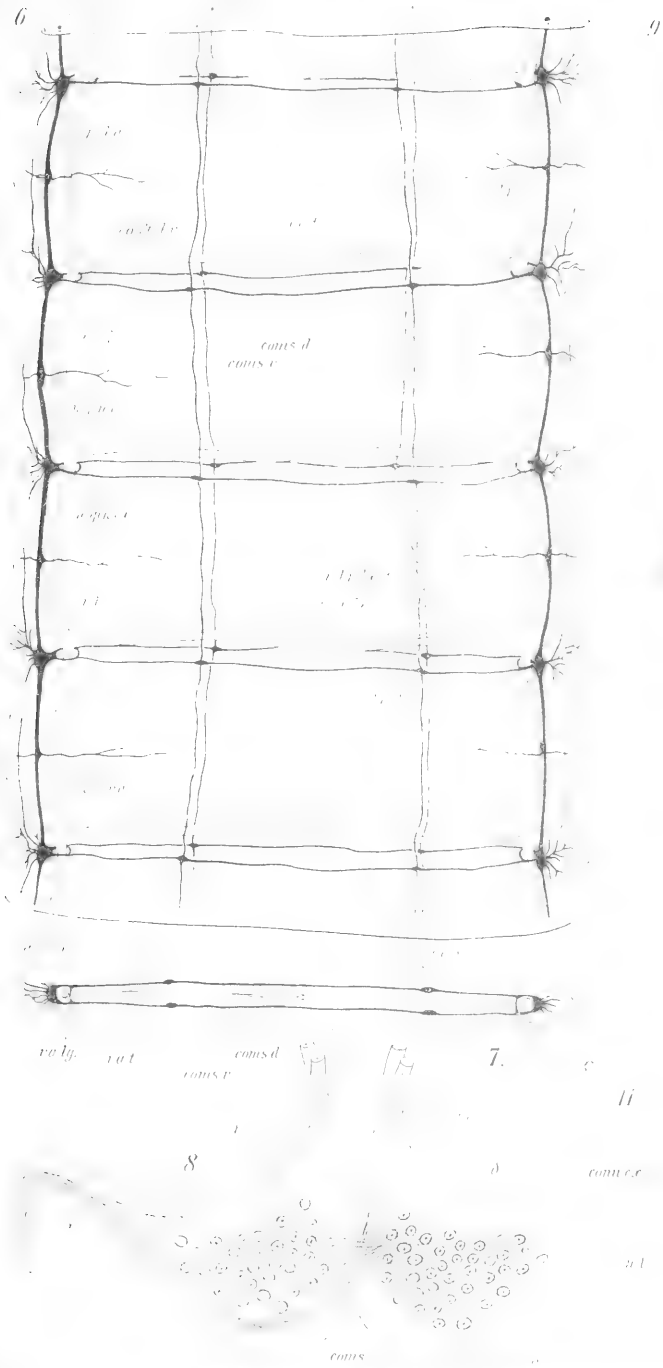
61.



62.

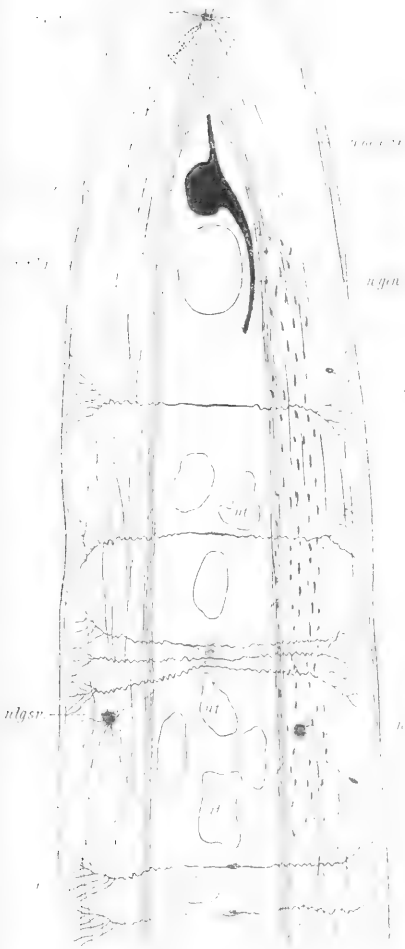


Gustav Fischer

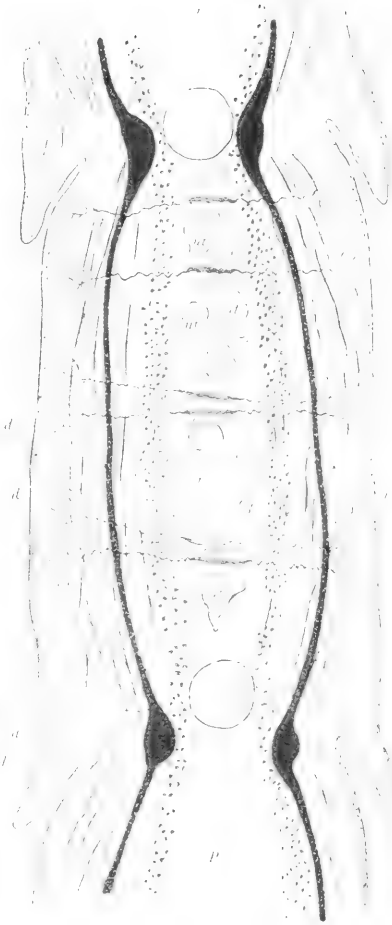


Gustav Fischer

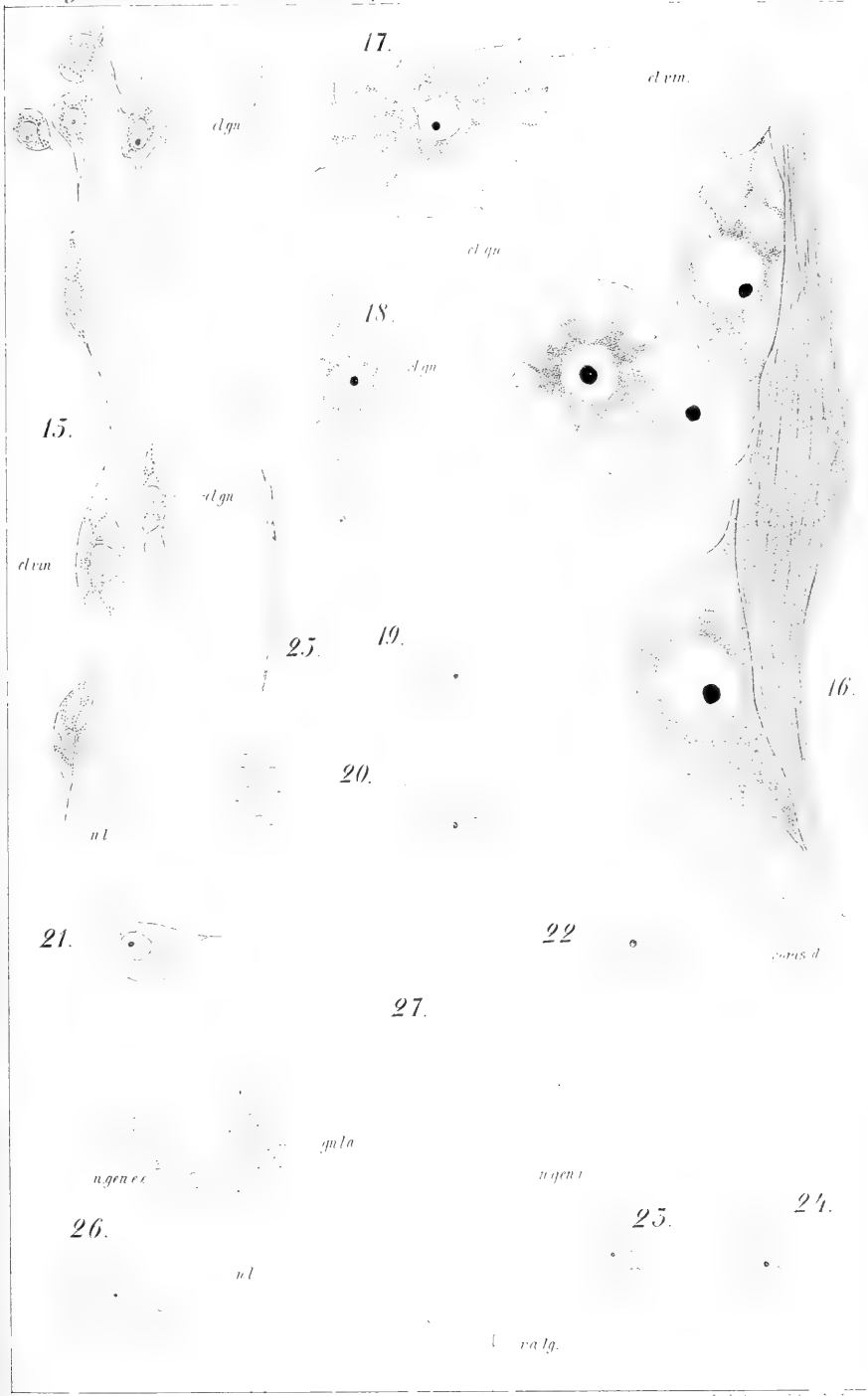
12.



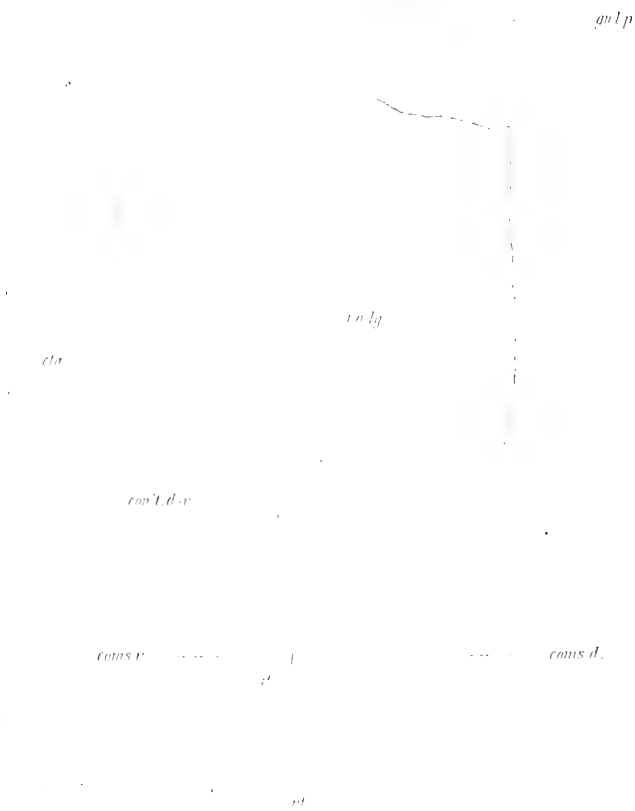
15.



14.


17.
cl vm.
cl gn
cl gn
18.
cl gn
15.
cl gn
cl vm
25.
19.
16.
20.
n l
21.
22
cras d
27.
gu la
n gen e
n gen i
26.
25.
24.
n l
va lg.

28.



30

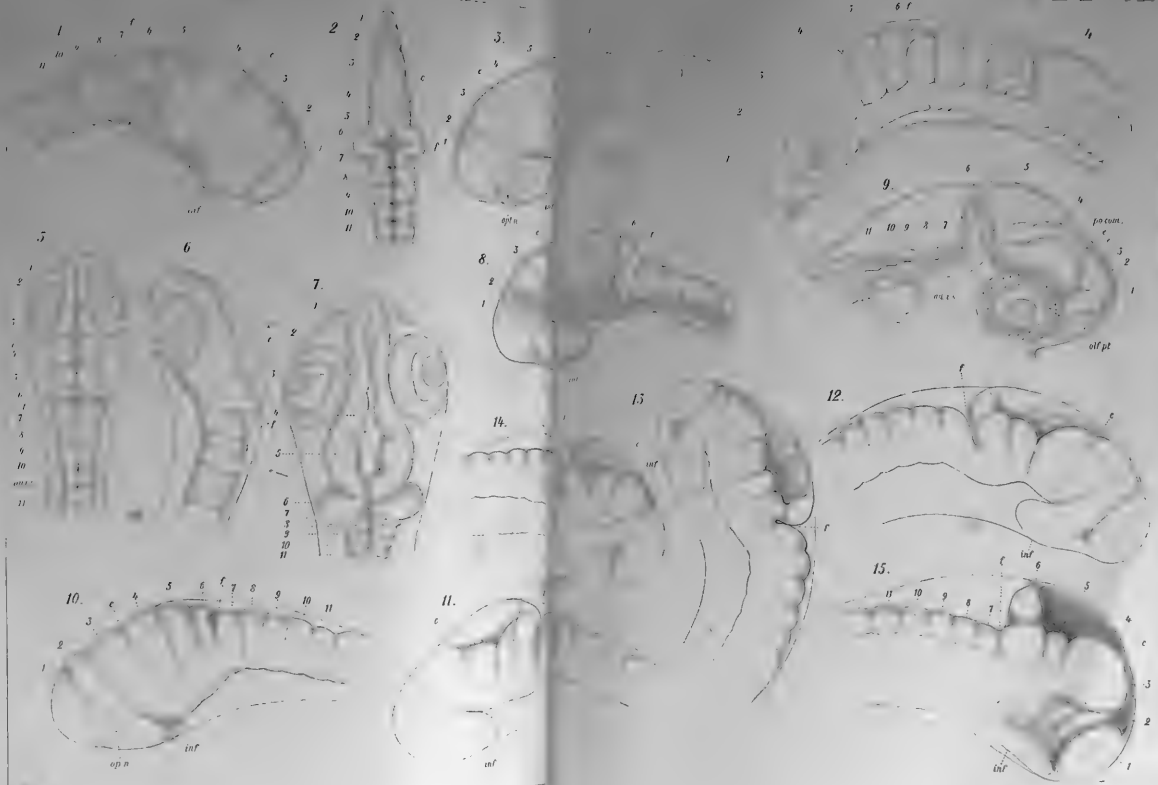
29.

Verl. v. Gustav Fischer, Jen. Lith. Anst. v. J. Arnold, Jena.

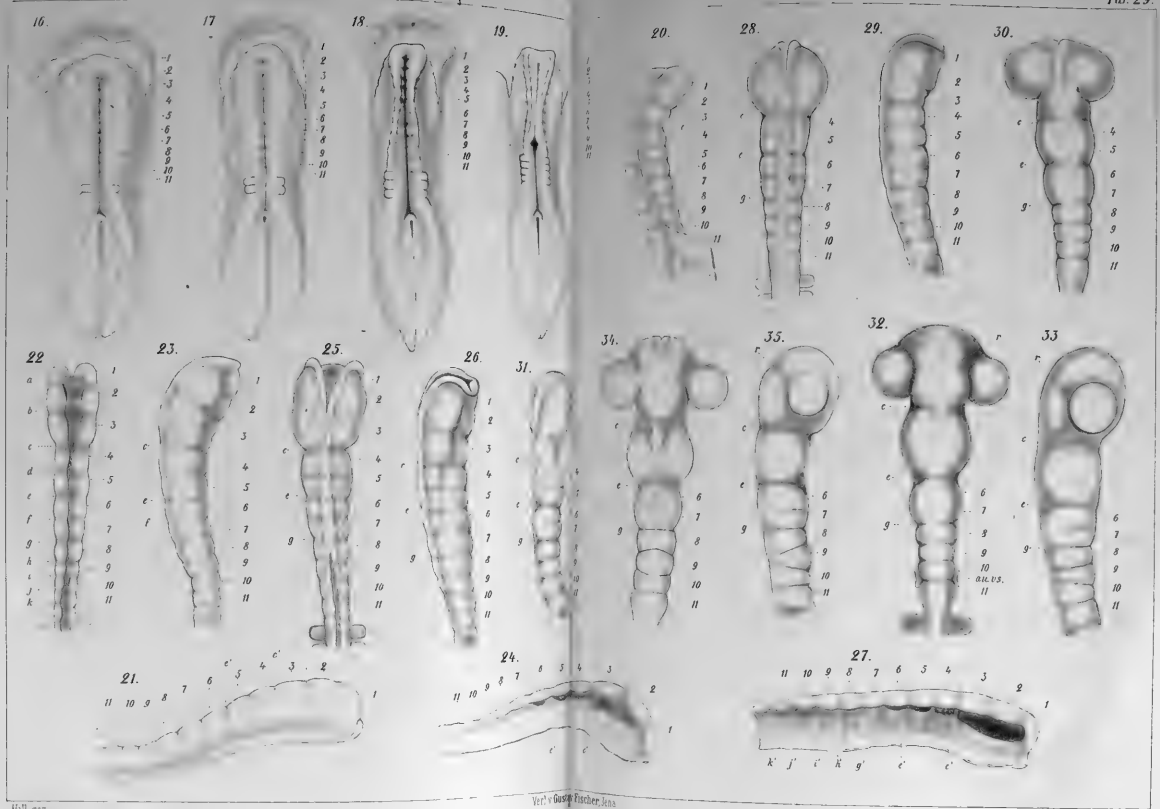
32.

33.

Verl. v. Gustav Fischer Jena Lith. Anst. v. J. Arnold, Jena



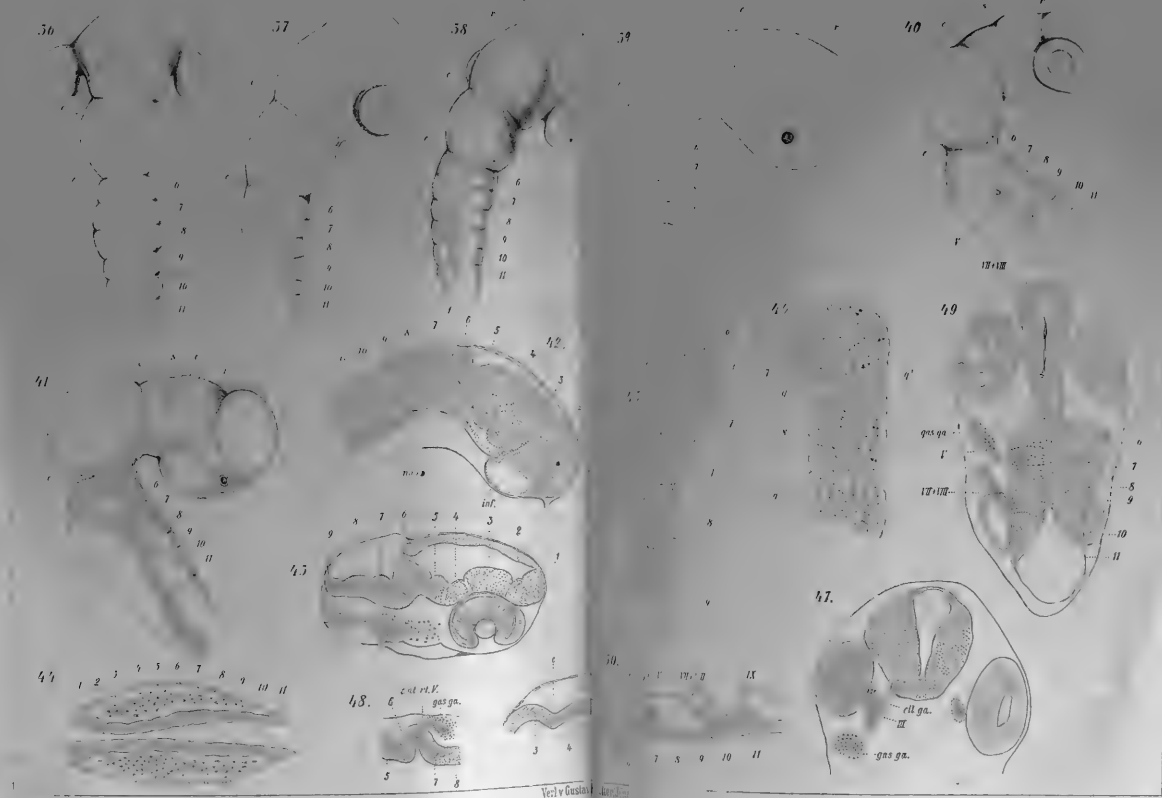
Hill gez. Verl. Gustav Fischer, Jena. Lith Anst v. J. Arndt, Jena.



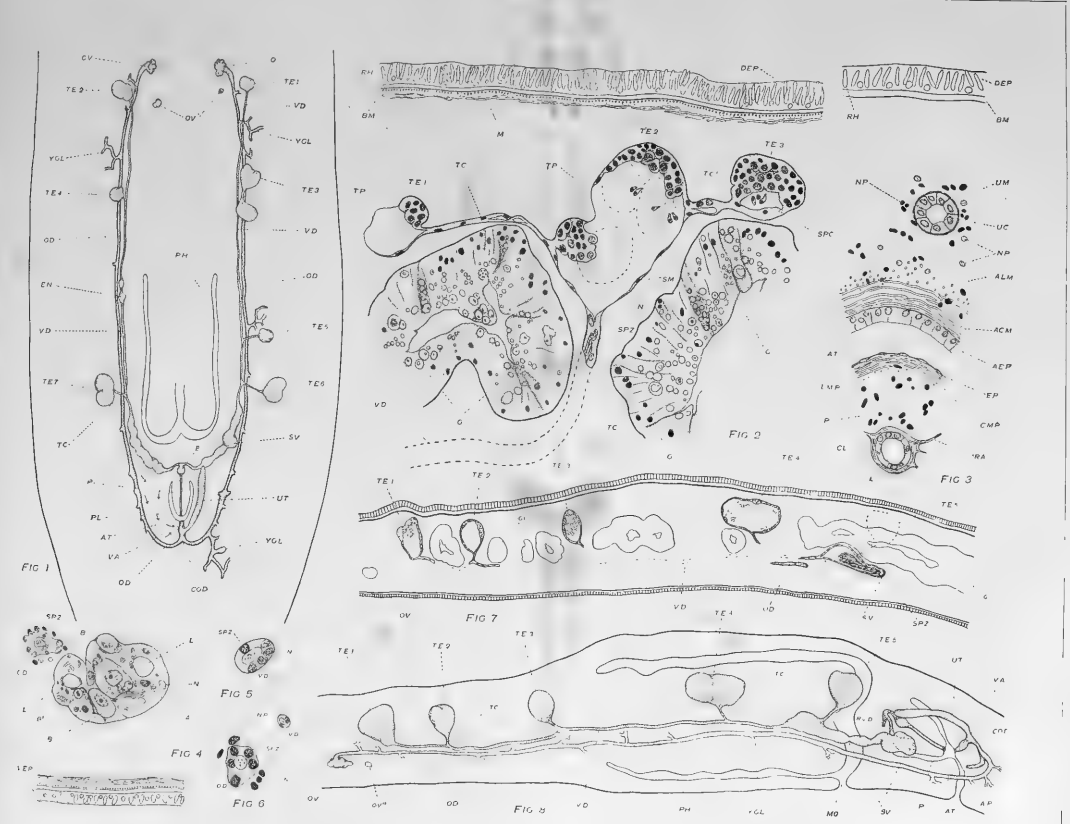
Hell gez.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.

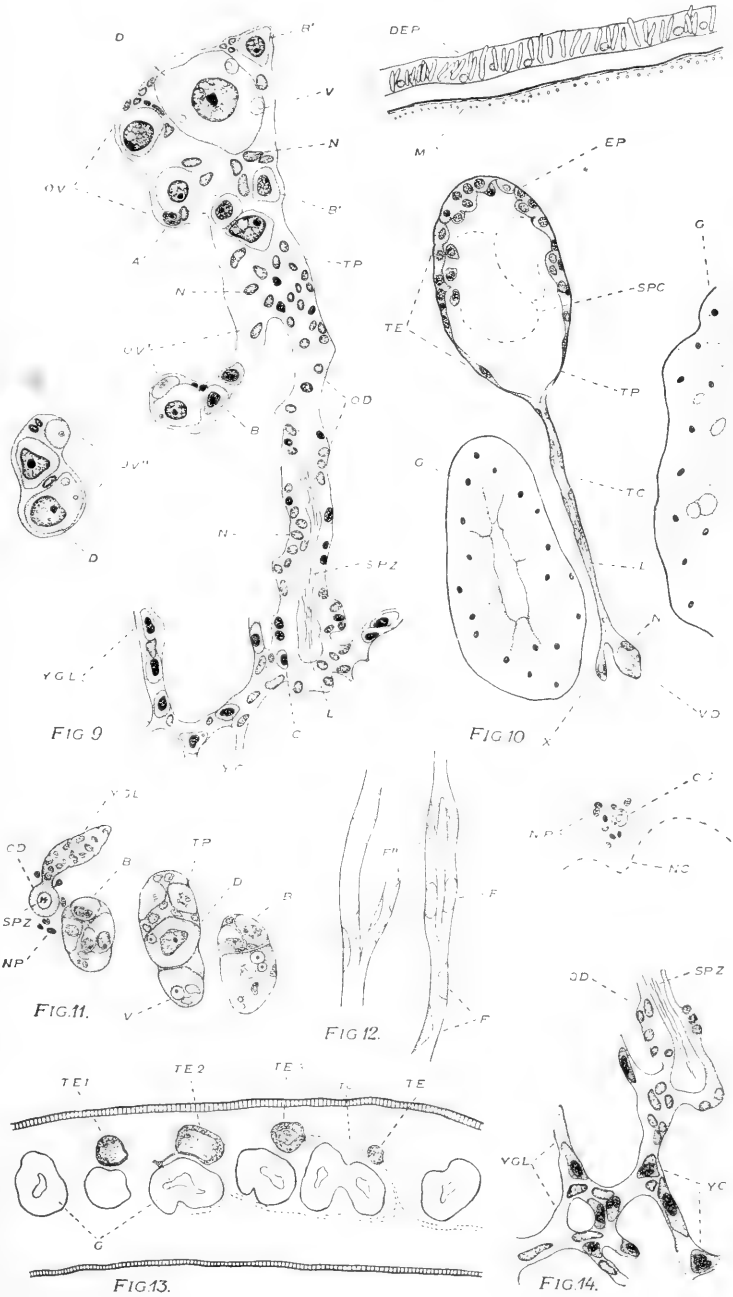


Hill gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.

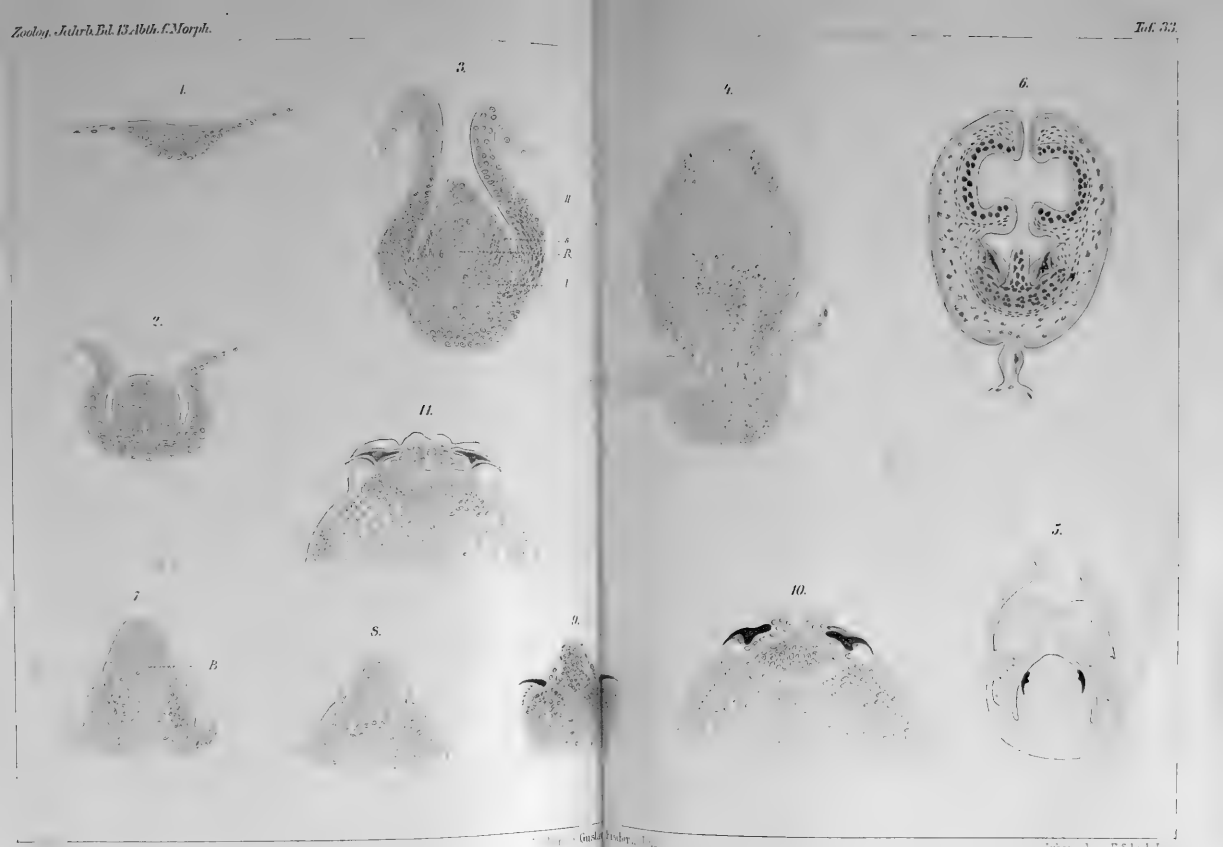


Curtis del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



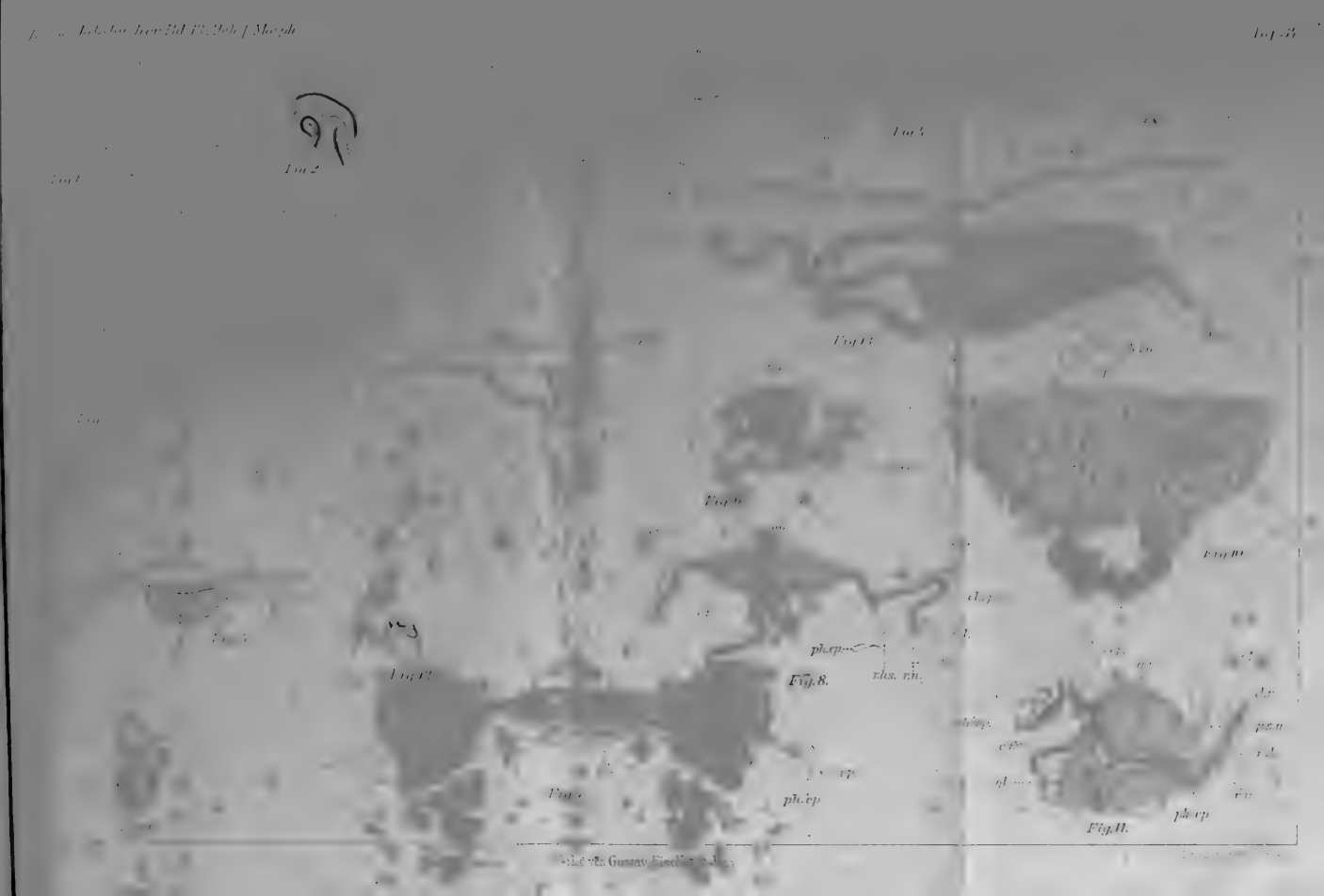
Curtis del. Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**



R. Goldschmidt del.

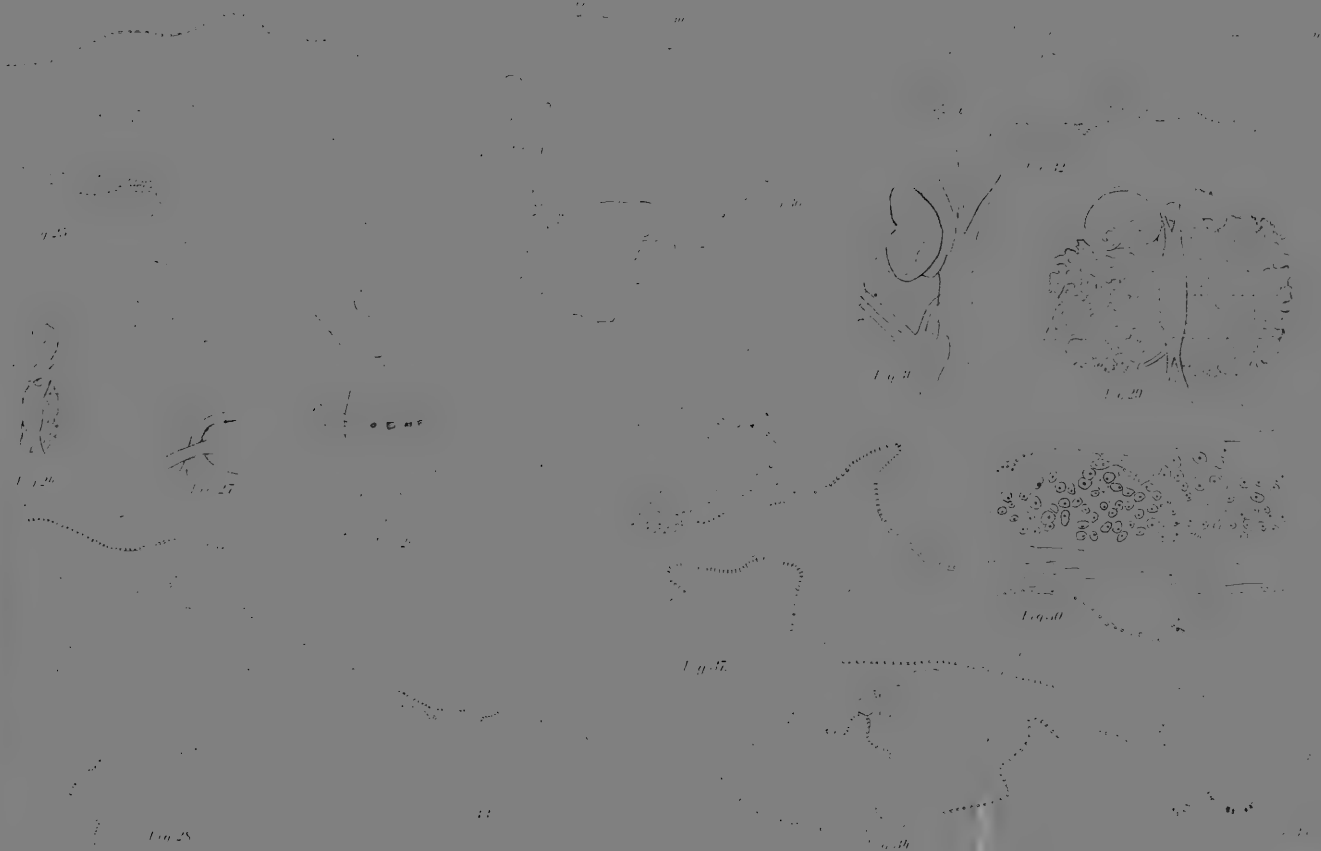
Gustav Fischer, Jena.

Lithographie v. E. Schaal, Jena.

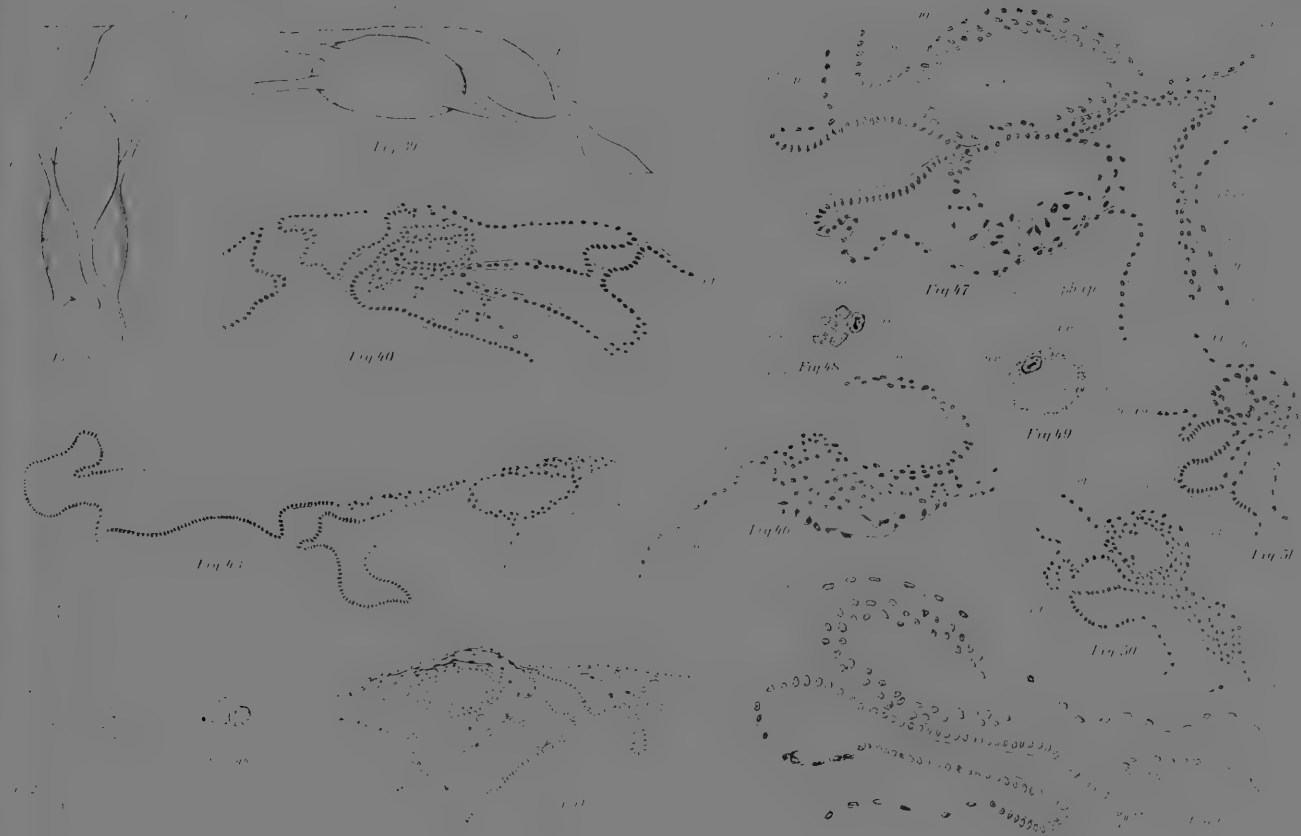


Lith. von Gustav Fischer in Jena.

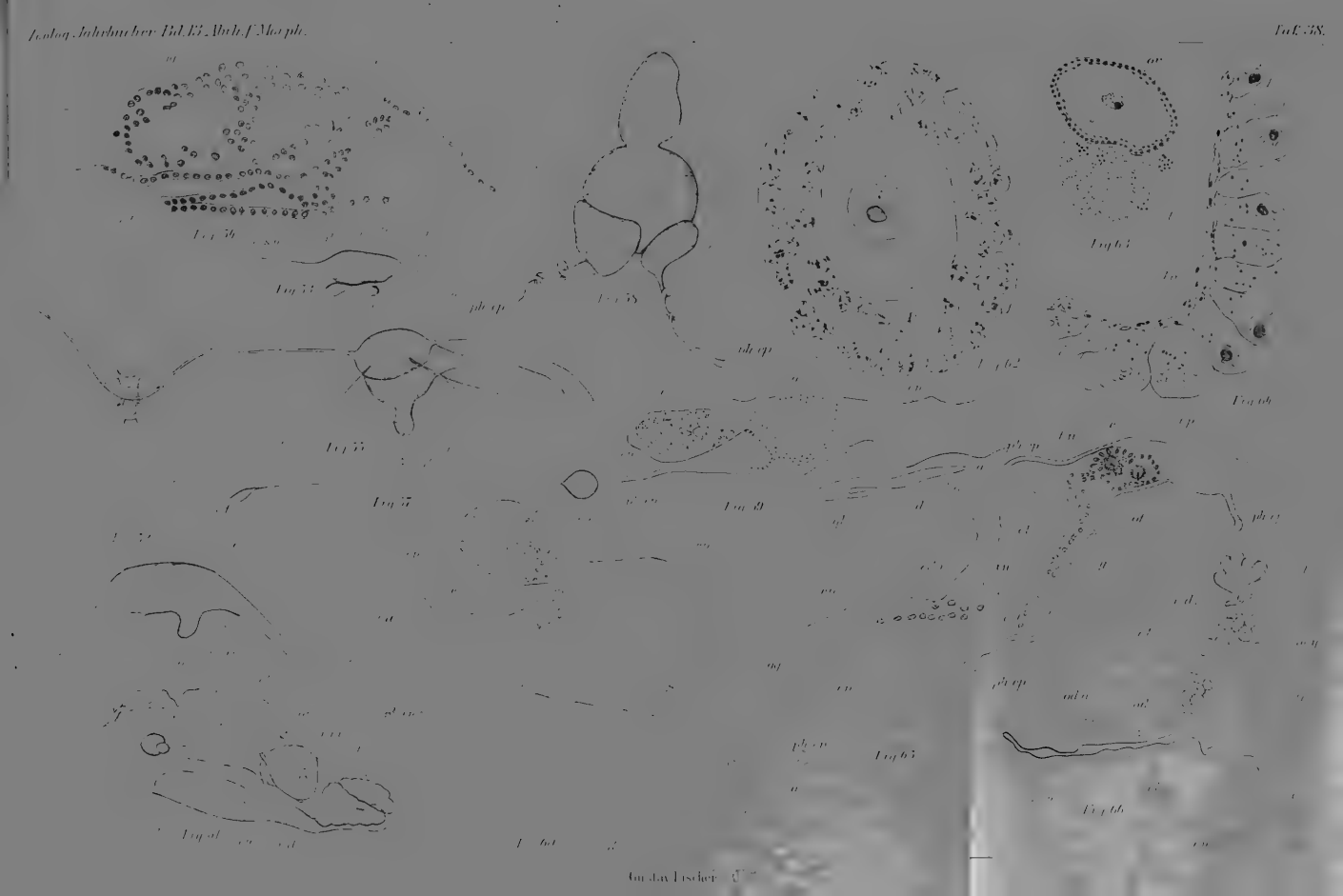

Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 46



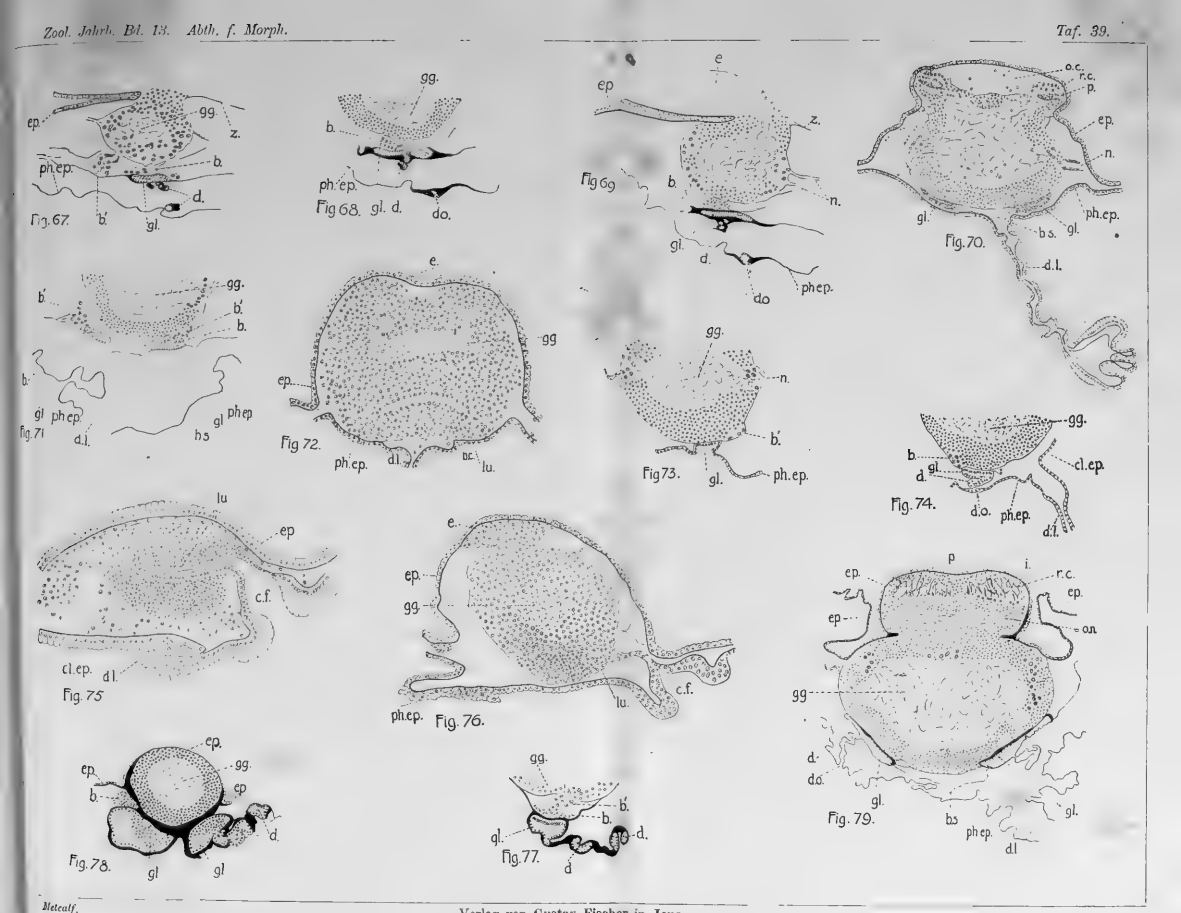
Gustav Fischer



Gustav Fischer



Gustav Fischer del.



Metcalf.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

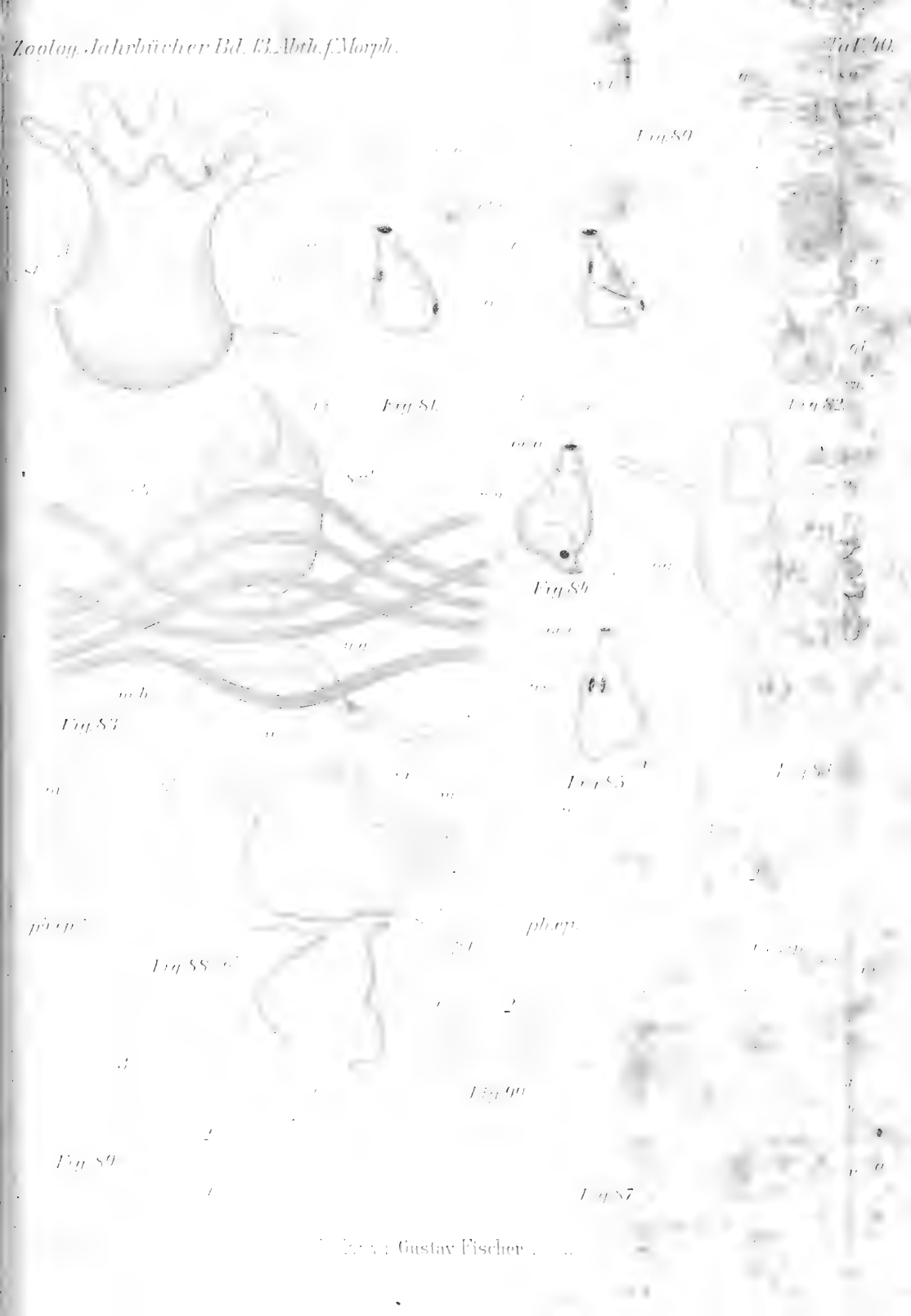
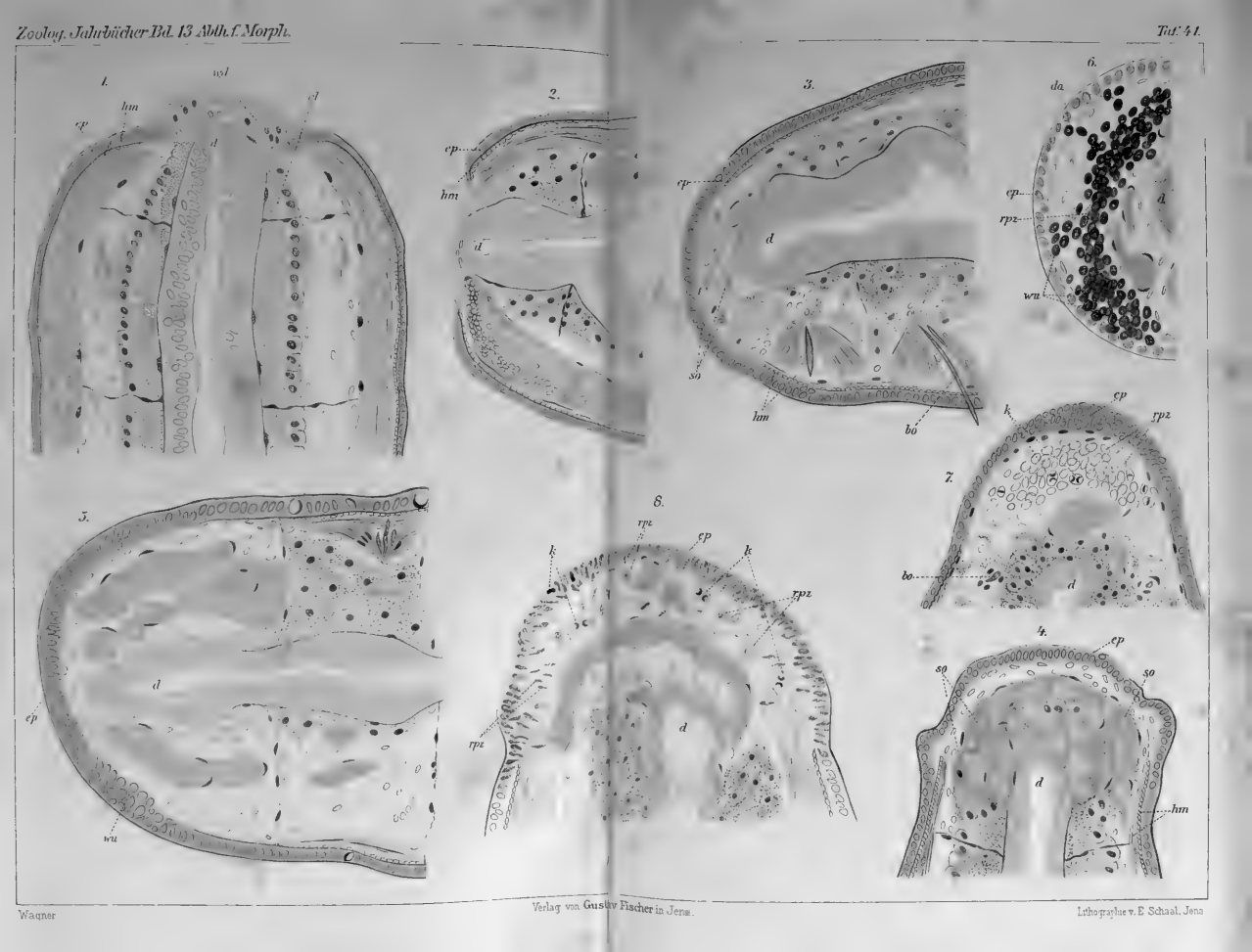
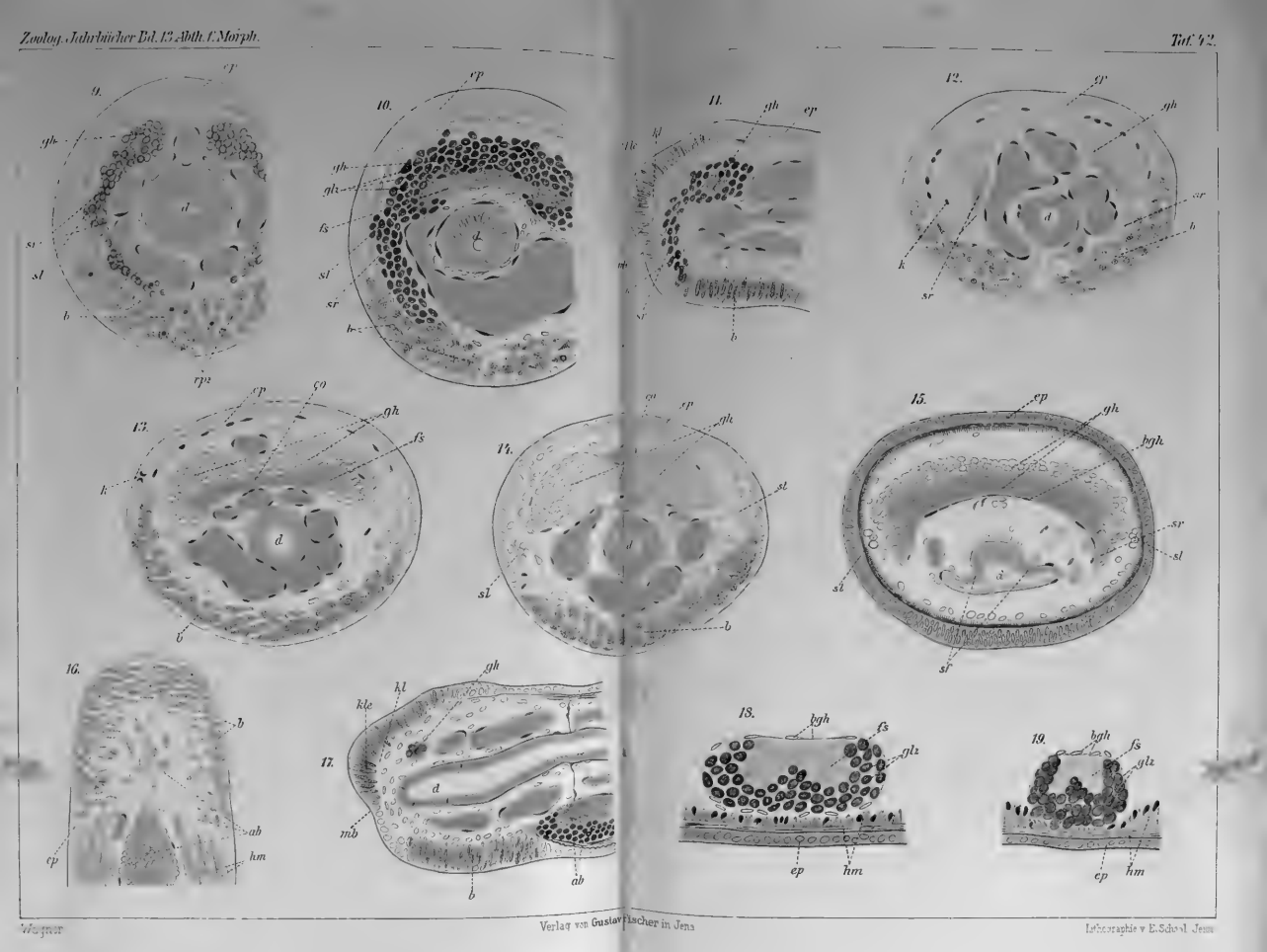


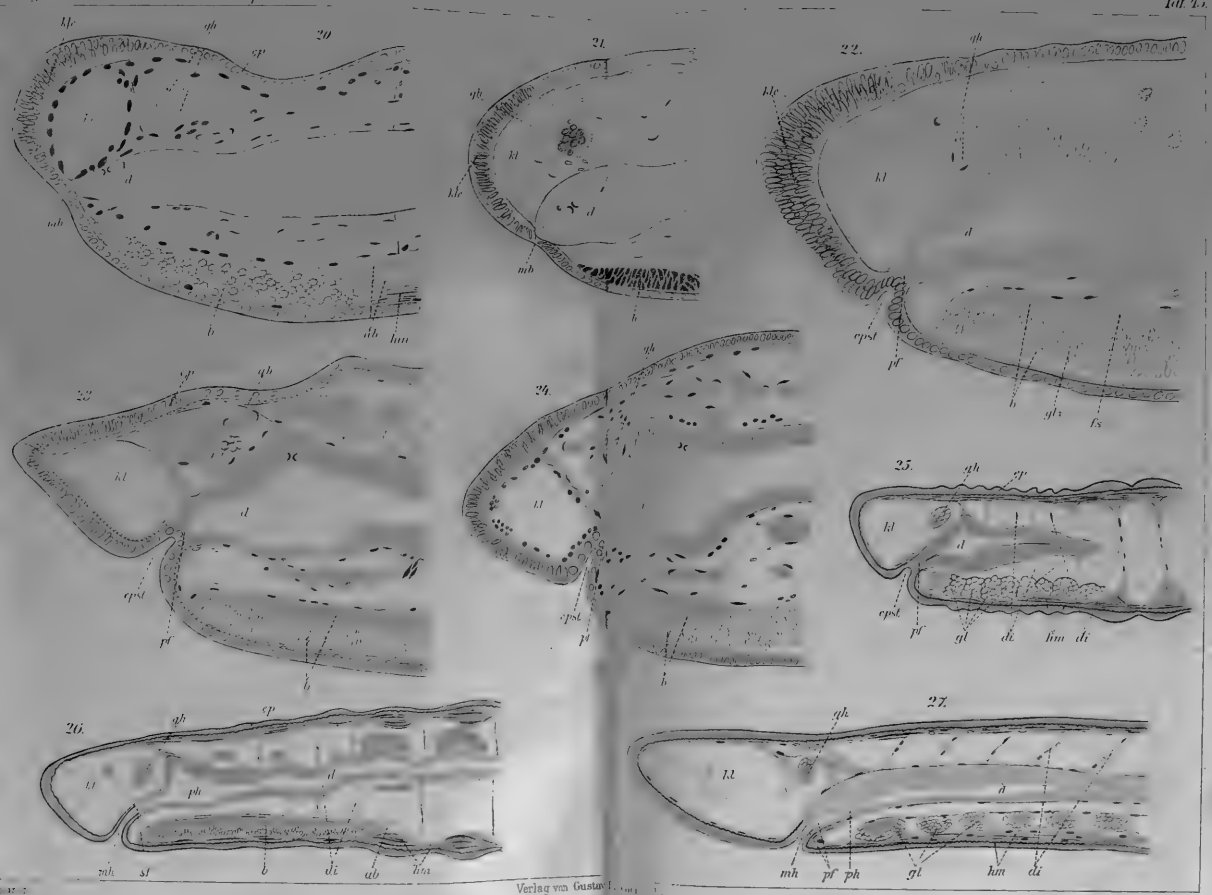
Fig. 89
Fig. 81
Fig. 82
Fig. 84
Fig. 83
Fig. 85
Fig. 86
ph.ep.
Fig. 88
Fig. 90
Fig. 89
Fig. 87



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lithographie v. E. Schaal, Jena


9.
cp
gh
d
sr
sl
b
rp2
10.
cp
gh
glz
fs
d
sl
sr
b
11.
gh
cp
kl
kle
d
b
12.
cp
gh
d
k
sr
b
13.
cp
co
gh
fs
k
d
b
14.
co
cp
gh
st
d
sl
b
15.
cp
gh
bgh
sr
sl
d
sr
16.
b
ab
hm
cp
17.
gh
kl
kle
d
mb
b
ab
18.
bgh
fs
glz
ep
hm
19.
bgh
fs
glz
ep
hm

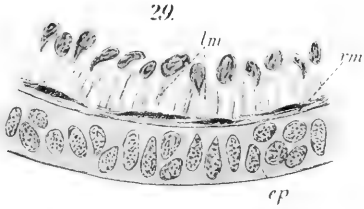


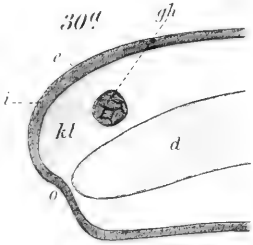
Verlag von Gustav [illegible]
Lith. v. Gebr. v. H. Schaal, Jena

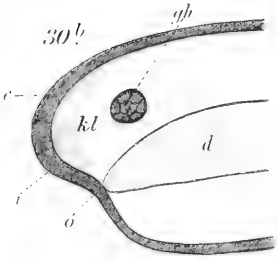

28a
sf

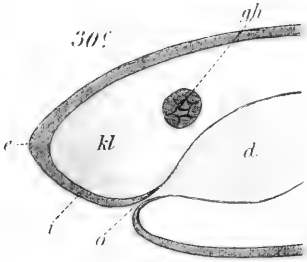

28b
sf

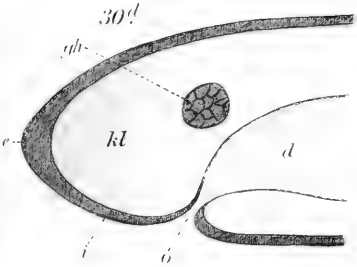

28c
sf

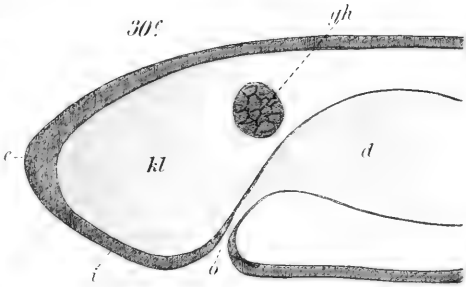

29.
lm
vm
cp


30a
gh
c
i
kl
d
o


30b
gh
c
kl
d
i
o


30c
gh
c
kl
d
i
o


30d
gh
c
kl
d
i
o


30e
gh
c
kl
d
i
o

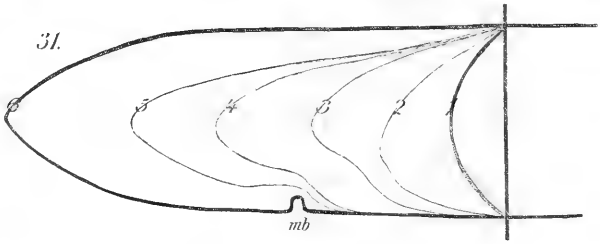

31.
mb

Fig. 31.

Fig. 34.

Fig. 33.

Fig. 32.

Fig. 36.

pr.b.1.
pr.b.2.

Fig. 42.

Fig. 37.

pr.b.1.
pr.b.2.

Fig. 38.

pr.b.1.
pr.b.2.

Fig. 39.

pr.b.1.

Fig. 40.

ed.
pr.d.

Fig. 44.

ed.
am.d.
ed.

Fig. 41.

pr.d.
am.d.

Fig. 45.

Fig. 42.

pr.b.2.

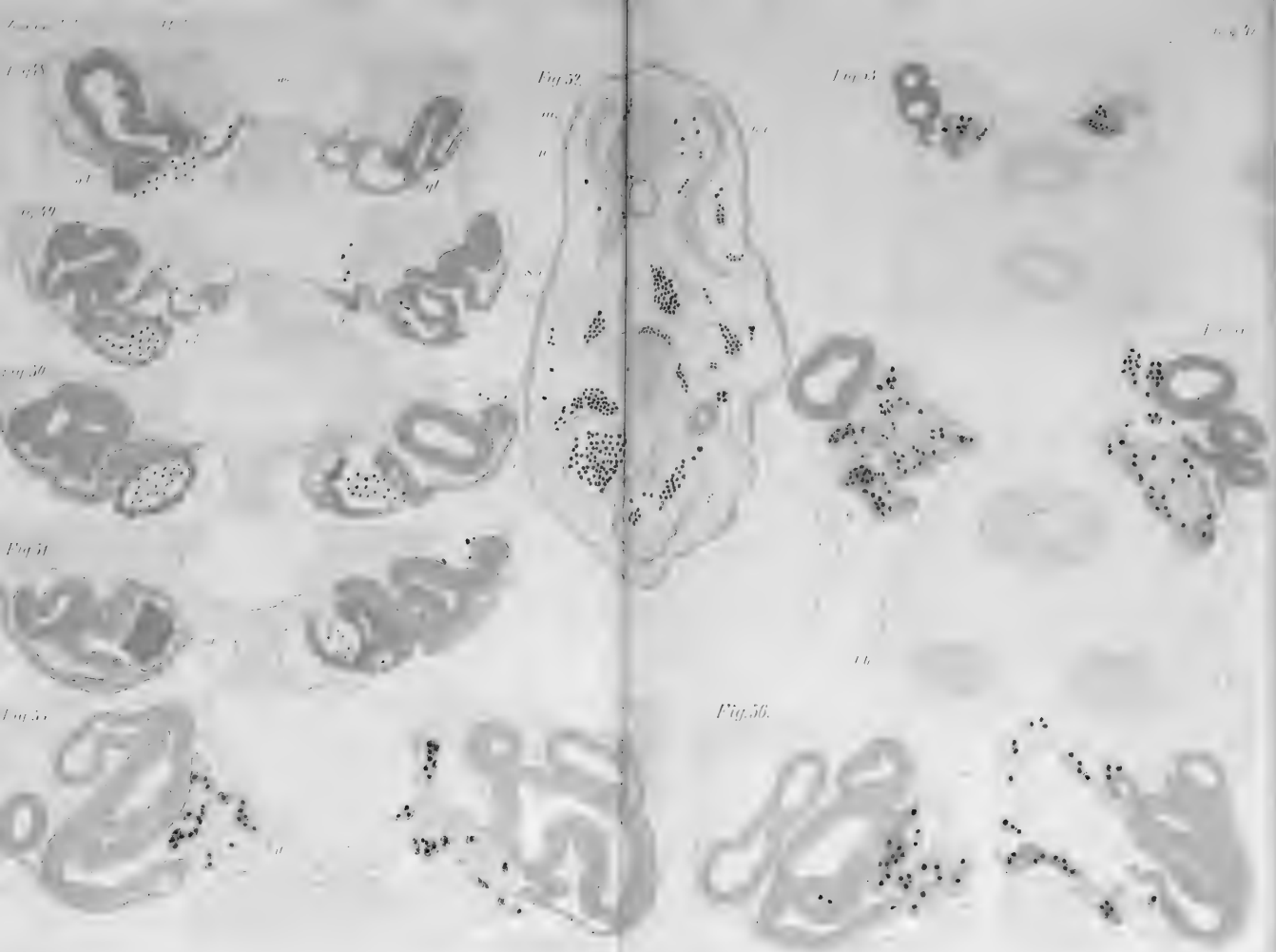
Fig. 46.

Fig. 43.

ed.

Fig. 47.

Anstalt v. Lehm.



Gista Fischer

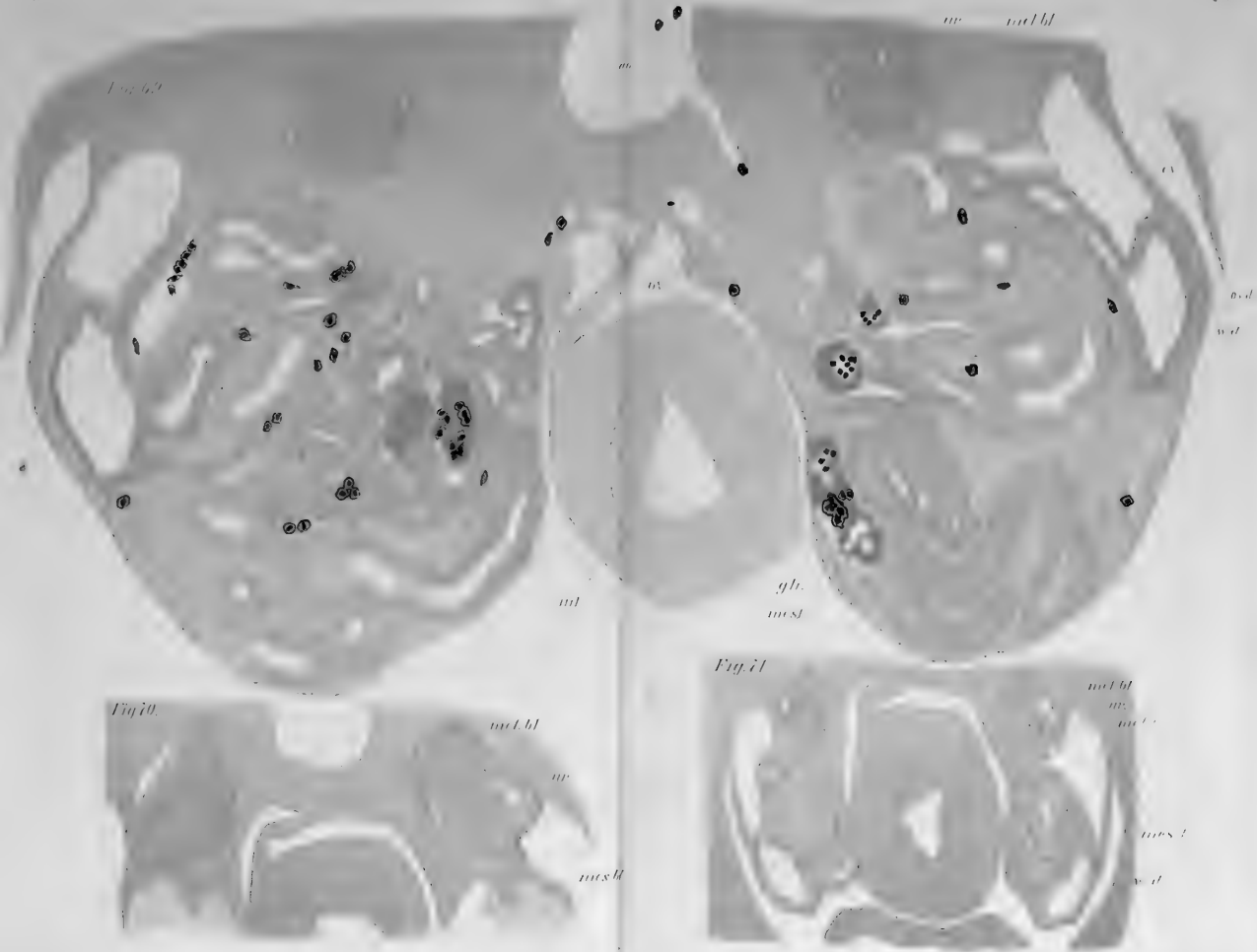
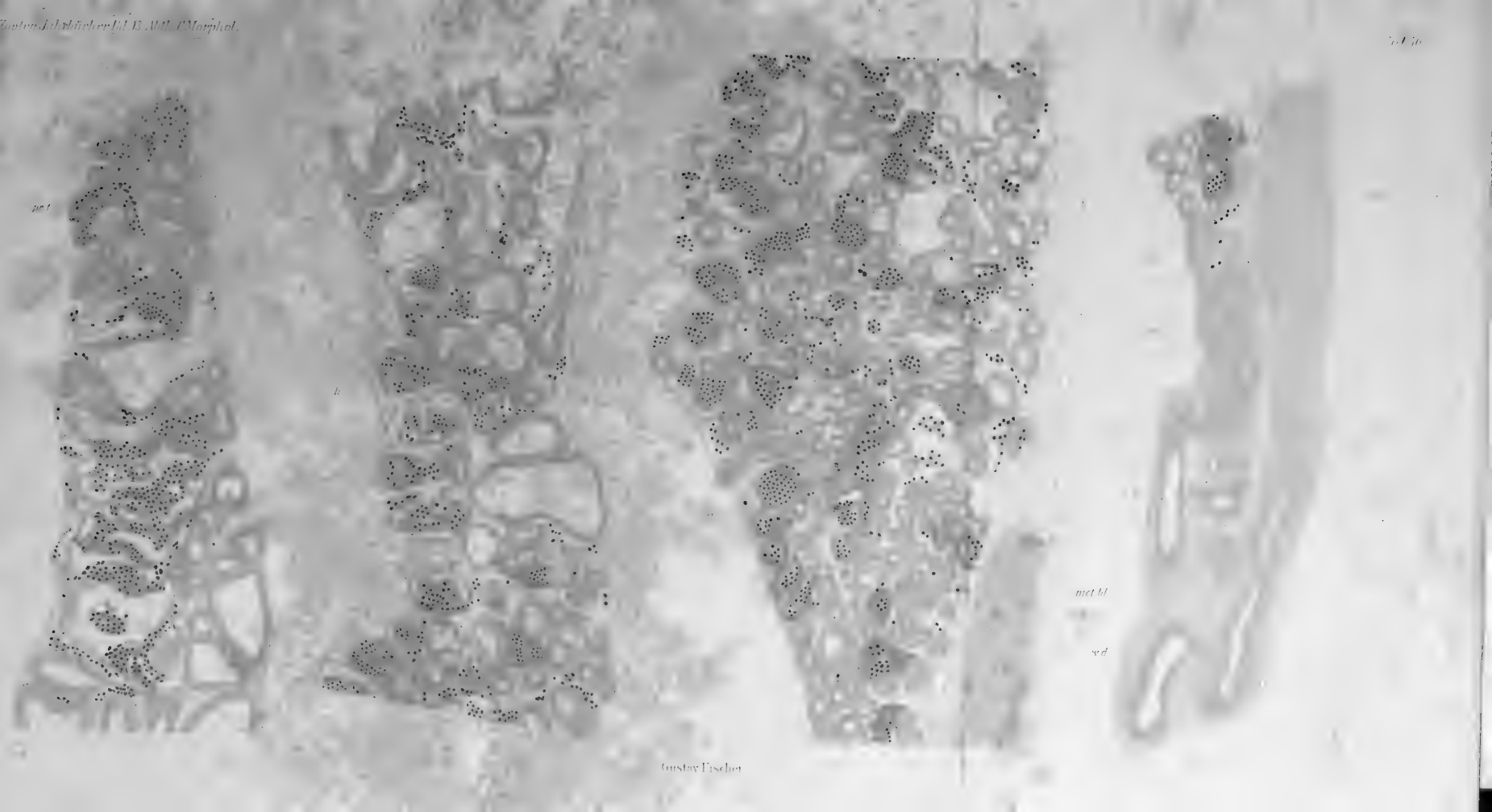


Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11
mr
mel. bl
ms
ms. d
ms. l
gl.
mes. l
mes. d



Gustav Fischer

1600