Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus.

Von

Dr. **Hermann Krug.**

Hierzu Tafel XXIX—XXXI und 8 Figuren im Text.

Für die Stammesgeschichte der Tracheaten sind nächst Peripatus die Tausendfüßler (Myriapoda) am wichtigsten. Die gleichmäßige Segmentierung der Chilopoden, bei welchen jedes Segment ein Beinpaar besitzt, ist offenbar eine ursprüngliche Eigenschaft der Arthropoden. Die Diplopoden besitzen zwar Doppelsegmente, welche sekundär entstanden sind, aber sie haben doch manche alte Charaktere bewahrt. Gerade die Gattung Iulus ist in dieser Hinsicht interessant, da sie offenbar ein hohes phylogenetisches Alter besitzt; nahestehende Formen kamen schon im Devon und Karbon vor.

Der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen war das Tracheensystem der Diplopoden. Herr Prof. Dr. H. E. Ziegler hatte sich mit diesem Thema beschäftigt, um die Aehnlichkeit mit den Tracheen von Peripatus zu prüfen [1]). Er schlug mir vor, bei Iulus das Tracheensystem genauer zu studieren und dann auch andere Organsysteme in den Kreis der Untersuchung zu ziehen. Denn die Anatomie der Myriapoden ist bis jetzt in der zoologischen Forschung relativ wenig bearbeitet worden, weil infolge des festen Chitinpanzers die Anwendung der modernen Technik mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft ist. Außer dem Respirationssystem habe ich auch das sehr beachtenswerte Wachstumsgebiet am Hinterende des Körpers, sowie den Darmkanal mit den zugehörigen Drüsen bearbeitet. Eine entsprechende Untersuchung an Polydesmus ist zur Zeit im hiesigen Institut von anderer Seite in Angriff genommen [2]).

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler, sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit als auch für die vielfache und mannigfaltige Unterstützung bei der Durchführung derselben meinen aufrichtigsten und verbindlichsten Dank auszusprechen.

1) H. E. Ziegler, Die Tracheen bei Iulus. Zoolog. Anzeiger, Bd. XXXI, 1907.

2) Eine vorläufige Mitteilung erscheint während des Druckes dieser Arbeit: Effenberger, Die Tracheen bei Polydesmus. Zoolog. Anzeiger, Bd. XXXI, 1907.

Meine Arbeit gliedert sich in folgende Abschnitte:

I. Material und Methode.
II. Aeußere Gliederung.
III. Das Respirationssystem.
IV. Das Wachstumsgebiet am Hinterende.
V. Der Darmkanal.

I. Material und Methode.

Da ich die Arbeit im Monat Juli begann, war das Material an einheimischen doppelfüßigen Myriapoden nur knapp. Besonders waren ausgewachsene größere Tiere selten zu finden. Ich war daher froh, als mir ein Bekannter, der in Villefranche sur mer in der K. Russischen Zoologischen Station gearbeitet hatte, eine Anzahl schöner großer Exemplare von Iulus mediterraneus Latzel, die er dort gesammelt hatte, zur Verfügung stellte. Auf diese Species beziehen sich die nachfolgenden Untersuchungen. Später fand ich in der Umgegend von Jena auch andere Species, Iulus sabulosus, Iulus foetidus, Blaniulus guttulatus. Außerdem bin ich in der günstigen Lage gewesen, in unserem Institut eine größere Anzahl von Mappen mit Schnittserien von verschiedenen Iulus-Species vorzufinden. Diese sind von Dr. O. Vom Rath geschnitten und nach dessen frühem Tode von der Familie in dankenswertester Weise dem Zoologischen Institut zu Jena übergeben worden. Ich konnte daher diese Serien zum Vergleich der meinigen heranziehen.

Meine Exemplare sind in Alkohol fixiert gewesen. Da die Chitinringe, welche den Iulidenkörper bekleiden, außerordentlich spröde sind, versuchte ich sie zu entkalken, was mit Hilfe des Henningschen Gemisches vorzüglich gelang. Dieses Gemisch hat folgende Zusammensetzung:

Pikrinsäure konz. in aqua	12	Teile
Sublimat konz. in Alk. 60-proz.	24	„
$^1/_2$-proz. Chromsäure	16	„
konz. Salpetersäure	16	„
Alkohol abs.	42	„

Als Einbettungsmaterial erwies sich reines Paraffin als vollkommen ungenügend. Meine ersten Schnittversuche mißlangen völlig. Dagegen lieferte die Doppeleinbettung Celloidin-Paraffin[1])

1) Man verfährt dabei so, daß man das Objekt gut mit Celloidin durchtränken läßt; dann gibt man es in Chloroform, bis es zum Untersinken gekommen ist. Hierzu gibt man allmählich Paraffin und bringt das Schälchen in den Thermostaten, bis das Chloroform allmählich verdunstet ist, und das Objekt in reines Paraffin übergeführt

sehr gute Resultate. Ich bekam so Schnitte bis zu 5 μ. Zur Färbung der Schnitte wurde die Apáthysche Doppelfärbung (Hämalaun-Rubinammoniumpikrat) mit gutem Erfolg verwendet. Die Chitinteile treten dabei sehr schön rot hervor.

II. Aeußere Gliederung.

Ehe ich mit meinem eigentlichen Thema beginne, will ich einiges über die äußere Gliederung bei den Iuliden sagen, da ich deren Kenntnis bei der folgenden Darstellung voraussetzen muß. Allerdings sind diese äußeren Verhältnisse schon von früheren Autoren richtig beschrieben worden.

Der drehrunde Körper von Iulus mediterraneus besteht aus zahlreichen Segmenten, die aber nicht alle gleichmäßig ausgebildet sind. Latzel gibt an, daß die Zahl der Segmente zwischen 40 und 50 schwanke, ich fand bei den meisten Exemplaren 48 bis 50 vor.

Die Doppelsegmente. Am 5. Körpersegment beginnen die doppelten Beinpaare. Diese Doppelsegmente will ich zuerst beschreiben.

Ein solches Segment besteht aus einem Chitinring, der ringsum in der Mitte eine schwache Kerbe besitzt. Von diesem Ring ist aber äußerlich nur die Hälfte, und zwar die hintere, sichtbar; die vordere ist unter den hinteren Teil des vorhergehenden Ringes geschoben. Die sichtbare Hälfte weist Riefen auf, die annähernd in der Längsrichtung des Körpers verlaufen (Textfig. 1). Jedes Doppelsegment besitzt 2 Gliedmaßenpaare, die von je 2 Paar selbständigen starken Muskeln bewegt werden[1]). Ueber den

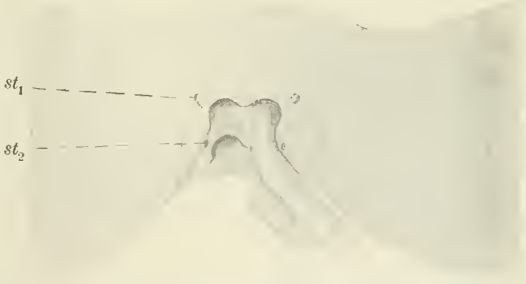


Fig. 1. Doppelsegment, von der Ventralseite betrachtet. st_1 Stigma der vorderen, st_2 Stigma der hinteren Stigmentasche.

werden kann. Von da wird eingebettet, und man schneidet dann, wie wenn das Objekt nur in Paraffin eingebettet wäre.

1) Ich gehe nicht auf die Streitfrage ein, ob die Doppelsegmente der Diplopoden phylogenetisch durch Verschmelzung je zweier Segmente entstanden sind, oder ob eine Verdoppelung der Beinpaare auf je einem ursprünglichen Segment stattgefunden hat. Im Gegen-

Ansatz dieser Muskeln an 2 Paaren von Stigmentaschen wird später gesprochen werden (Abschnitt III).

Was das Chitinkleid jedes Doppelsegmentes angeht, so kann man nach Silvestri, der diese Verhältnisse an Pachyiulus communis studierte, 3 Teile an demselben unterscheiden:

1) die unpaare Ventralplatte auf der Unterseite des Körpers;
2) ein Paar sich lateral daran anschließender Sterniten und
3) die darüber liegenden, den Rücken deckenden Tergiten.

Pleura fehlen. Am ausgebildeten Tier ist die Ventralplatte leicht zu sehen, während die Sterniten und Tergiten nicht voneinander abgegrenzt erscheinen. Rossi (l. c. p. 25) ist der Ansicht, daß die Einheitlichkeit des Ringes das Ursprüngliche ist, und daß man bei den Iuliden keinen Grund habe, am Umfang des Ringes verschiedene Teile zu unterscheiden, abgesehen von der Ventralplatte, auf welcher die beiden Beinpaare eingelenkt sind (Textfig. 1).

Jedem Doppelsegment kommt ein Paar „Wehrdrüsen" zu (Glandulae odoriferae). Diese Drüsen besitzen eine laterale Oeffnung, das „Saftloch" (Foramen repugnatorium), und sind mit einem übelriechenden Sekret gefüllt, das die Feinde abhalten soll. Eine Ausnahme machen, wie ich jetzt schon bemerken will, die 4 ersten Segmente und die 2—3 letzten Doppelsegmente, die der „Wehrdrüsen" entbehren.

Die Doppelsegmente bilden den größten Teil des Körpers. Auf den Kopf folgen zunächst 4 einfache Segmente; dann kommt das erste Doppelsegment. Es folgen dann unter sich gleichartige Doppelsegmente bis zu der Analregion. Eine Ausnahme macht nur das 7. Körpersegment des Männchens, da hier die Kopulationsfüße die Stelle eines Beinpaares einnehmen. Wir müssen nun dem Kopf, den 4 einfachen Segmenten und der Analregion unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Der Kopf. Der Kopf setzt sich aus mehreren Segmenten zusammen, die sich, wie bei allen anderen Arthropoden, im Verlauf ihrer Entwickelung vereinigen. Die jüngsten Arbeiten, die auf diese Verhältnisse Bezug nehmen, sind die von Heymons (1901), Rossi (1902) und Silvestri (1902). Heymons unterscheidet drei Segmente: ein Antennensegment, ein Mandibel- und ein Maxillarsegment. Dazu kommt dann noch ein ungegliederter präantennaler Kopfabschnitt. Hinter dem Maxillarsegment folgt ein Postmaxillarsegment, welches keine Extremitäten trägt; der Rückenteil

satz zu vielen anderen Forschern ist Rossi der letzteren Ansicht; er hält den Chitinring des Doppelsegmentes für ein ursprünglich einheitliches Gebilde.

dieses letzteren wird zum „Halsschild". Rossi läßt den Kopf von Iulus aus 4 Segmenten entstehen, deren erstes die Antenne trägt; das 2. ist ohne Anhänge; das 3. trägt die Mandibeln und das 4. das Gnathochilarium. Silvestri stimmt mit Rossi überein, er unterscheidet ein antennales, ein prämandibulares, ein mandibulares und ein maxillares Segment, rechnet aber wie Heymons zum Kopf noch ein postmaxillares oder occipitales Segment, welches das Halsstück (Halsschild) bildet.

Die 4 ersten Segmente. Auf den Kopf folgt eine Region, die aus 4 abweichend gebauten Ringen besteht, welche zusammen nur 3 Beinpaare besitzen. Das auf den Kopf folgende erste Körpersegment wird als „Halsschild" bezeichnet. Es besteht aus einem Chitinstück, welches auf dem Rücken sehr breit ist und sich an der Seite nach unten hin verschmälert und ziemlich spitz ausläuft. Auf der Ventralseite ist der Ring nicht geschlossen. Der Halsschild trägt ein Beinpaar, welches an zwei Chitinplatten befestigt ist, die senkrecht in den Leib des Tieres hineinragen. Der Zusammenhang zwischen dem Halsschild und diesen Platten wird durch ein feines chitiniges Häutchen hergestellt. Diese Platten sind nicht einheitlich, sondern in der Mitte geteilt (Textfig. 5). Auch die Befestigung der Beine an diesen Platten ist bemerkenswert. Während nämlich in den Doppelsegmenten die Beine mit richtigen Gelenkköpfen in den dazu bestimmten Gelenkhöhlen an der Ventralplatte befestigt sind, besteht hier insofern eine Abweichung, als weder Gelenkköpfe noch Gelenkgruben vorhanden sind. In diesem Segment sind die obersten Glieder der Extremitäten, also die Coxen nach beiden Seiten hin schnabelförmig ausgezogen, und der in den Beinen vorhandene Hohlraum setzt sich bis fast in die äußerste Spitze dieser Glieder fort. Die Coxen liegen mit ihrer ganzen Fläche den Chitinplatten an. Ich will einstweilen darauf hinweisen, daß entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen ist, daß dieses Beinpaar nicht zum Halsschild, sondern zu dem folgenden 2. Segment gehört.

Das 2. Segment verhält sich in vieler Beziehung wie das 1. Sein Ring ist auf der Ventralseite auch nicht geschlossen. Das ihm zugeteilte Beinpaar ist an einem einheitlichen Chitinstück befestigt, und zwar auf dieselbe Art wie das erste. Gelenkköpfe besitzt es nicht, auch sind die Coxen ebenso ausgezogen wie bei seinem Vorgänger. Es besitzt aber in dem oberen Teil der Coxen eine Einschnürung, die den Eindruck einer beginnenden Trennung des oberen Teiles von der Coxa macht (Textfig. 6). Der Hohlraum der Beine setzt sich fast bis in die Spitze der Coxa fort.

Nach den entwickelungsgeschichtlichen Angaben mehrerer Autoren ist das Beinpaar vom 3. Segment auf das 2. verschoben.

Das 3. Segment besitzt anscheinend keine Beine, doch ist bei ihm der Ring ventralwärts geschlossen. Die Seitenteile des Ringes treten an der Ventralseite des Körpers nahe zusammen und sind durch eine relativ kleine, etwas mehr nach innen verlagerte Ventralplatte miteinander verbunden (Taf. XXIX, Fig. 1).

Zwischen dem 2. und 3. Körpersegment liegt beim Weibchen die Geschlechtsöffnung.

Das 4. Segment weicht insofern von den Doppelsegmenten ab, als es nur ein Beinpaar besitzt, welches aber, wie die Beine der Doppelsegmente, mit Gelenkköpfen versehen ist, die in besonderen Gelenkhöhlen befestigt sind (Taf. XXX, Fig. 15).

Die 4 ersten Körpersegmente entbehren der Wehrdrüsen.

Wie schon oben angedeutet, haben sich mehrere Forscher mit der Frage beschäftigt, welches der 3 ersten Segmente eigentlich das beinlose sei. Ist es, wie es den Anschein hat, das 3. oder ist es ein anderes?

Heathcote, Heymons, Attems und Silvestri sind übereinstimmend der Ansicht, daß stets das 1. Segment das ursprünglich beinlose ist. Heymons schreibt hierüber: „Von den 4 einfachen Rumpfsegmenten ist beim Embryo nur das 1. (Postmaxillarsegment) extremitätenlos, aber wie die übrigen mit einem besonderen Ganglion versehen. Das vorderste Beinpaar befindet sich am 2. Rumpfsegment und wird vom 2. Ganglion aus innerviert. Erst in späteren Stadien tritt eine Lageverschiebung der Extremitäten ein, derartig, daß das vorderste Beinpaar ganz an den Kopf herantritt und dann irrtümlich dem 1. Rumpfsegment zugerechnet werden kann.“ Auch Attems sagt, daß die Ventralplatten „im allgemeinen die Tendenz haben, nach vorn zu rücken“. Man muß also annehmen, daß das 1. Segment das beinlose ist und daß das Beinpaar, welches am Halsschild befestigt ist, zum 2. Segment und das an dieses angeheftete Beinpaar zu dem beinlos erscheinenden 3. Segment gehört.

In der Tat zeigt bei jungen Iulus das 1. Segment kein Beinpaar. Unter den Präparaten von Vom Rath habe ich 3 aufeinanderfolgende Stadien von jungen Tieren vorgefunden (Textfig. 2, 3 u. 4). Die beiden ersten Bilder sind einer Abhandlung von Vom Rath entnommen; sie beziehen sich nach seiner Angabe auf „Blaniulus, wahrscheinlich venustus“. Fig. 2 stellt den eben aus dem

Ei geschlüpften Iulus dar[1]). Dieser besitzt, wie deutlich zu sehen, nur 3 Beinpaare, und zwar gehören diese dem 2.—4. Segment an, das 1. Segment ist völlig beinlos. Im 5. und 6. Segment sind die Anlagen der doppelten Beinpaare zu sehen. Wir haben also 4 ausgebildete Segmente, von denen das 2.—4. je ein Beinpaar trägt;

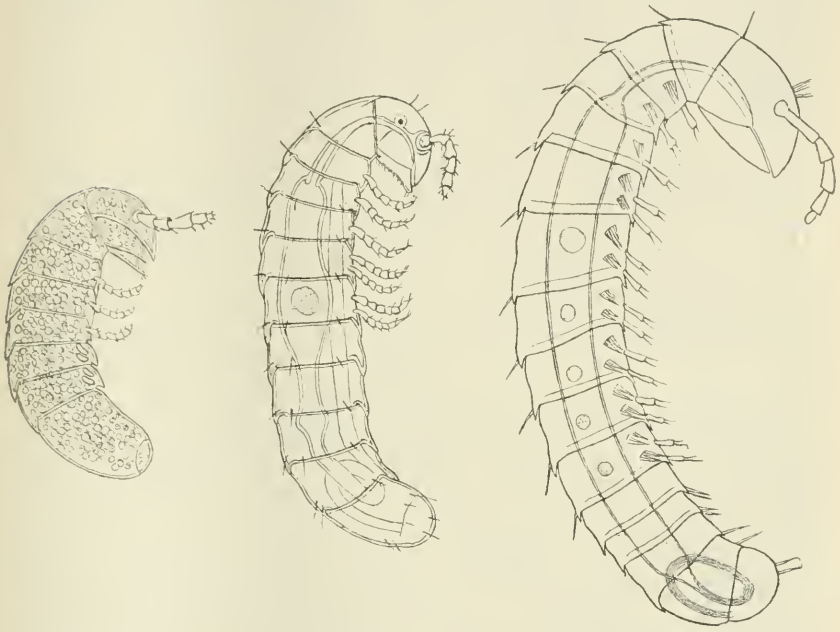


Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 2. Eben ausgeschlüpfter Iulus. Nach O. Vom Rath.
Fig. 3. Junges Tier nach der ersten Häutung. Nach O. Vom Rath.
Fig. 4. Junger Iulus, etwas älter als Fig. 3. Man sieht in den beintragenden Segmenten die Anlagen der Tracheentaschen. Stärker vergr. Original.

ferner 2 Segmente, die noch keine ausgebildeten Beine, aber die Anlage derselben besitzen[2]). Textfig. 3 zeigt ein ebensolches Tier nach der Häutung. Jetzt sind die beiden vorhin neu angelegten

1) Rossi (1902, p. 22) berichtet von Iulus terrestris, daß die eben ausgeschlüpften Tiere fußlos sind, aber schon die 3 Beinpaare unter der Haut erkennen lassen, die dann nach der ersten Häutung hervortreten.

2) Vom Rath zeichnet hinter diesen Segmenten keine Segmentgrenzen mehr, sondern deutet nur noch die Analklappe an. Rossi gibt an, daß bei dem entsprechenden Stadium von Iulus terrestris auf die beiden Segmente, welche die unentwickelten Beinanlagen besitzen, noch ein Ring und dann ein Präanalsegment (Schlußring) und das Analsegment (die Analklappe) folgen.

Segmente völlig ausgebildet, d. h. zu den vorhin schon vorhandenen 3 einzelnen Beinpaaren treten jetzt die vorhin schon angedeuteten beiden Doppelpaare hinzu, so daß jetzt 6 Segmente völlig ausgebildet sind [1]). In Vorbereitung finden sich für die nächste Häutung 4 weitere Segmente. Diese Segmente zeigt das von mir gezeichnete Bild ausgebildet, so daß nunmehr zu den vorhandenen 5 beintragenden Segmenten 4 neue hinzutreten (Textfig. 4). Weitere 3 Segmente besitzen noch keine Beine, werden sie aber bei der nächsten Häutung erhalten. Diese Befunde werden in einem späteren Kapitel (Kapitel IV) weiter zu verwerten sein.

Analregion. Die Analregion der erwachsenen Tiere besteht aus einem beinlosen Segment und dem ebenfalls beinlosen Schlußring, der Analklappe und der Analschuppe (Taf. XXIX, Fig. 2 u. 3). Der letzte Ring (Schlußring) ist auf dem Rücken stark verbreitert und bei meiner Species in ein kleines Schwänzchen ausgezogen. An den Seiten verschmälert er sich und ist an der Bauchseite völlig geschlossen. Dieser Ring überwölbt die Analklappe, die aus zwei stark nach außen gewölbten Chitinplatten besteht. Diese Platten verschließen einen Spalt, welcher die äußere Oeffnung des Afters vorstellt. Das Schwänzchen sowohl wie die Analklappen sind mit feinen Borsten besetzt; die Borsten der letzteren sind nach dem Spalt zugerichtet und sitzen auf einem Wulst, der längs dem medianen Teil der Analklappe läuft. Die Analschuppe ist ein selbständiges Chitinstück von dreieckiger Gestalt, welches den Abschluß der Analklappen nach unten bildet und zwischen Analklappen und Schlußring liegt. Ich komme im Abschnitt IV auf das Hinterende zurück.

III. Das Respirationssystem.

Diesen Teil meiner Arbeit will ich in zwei Unterabschnitte zerlegen:

a) die Stigmentaschen und die von ihnen entspringenden Tracheen;
b) der Verlauf der Tracheen.

1) Rossi beschreibt das entsprechende Stadium von Iulus terrestris in folgender Weise: Auf die ersten 4 Segmente, welche drei Beinpaare tragen, folgen 2 Segmente mit je 2 Beinpaaren, dann 6 fußlose Segmente, dann 2 Schwanzsegmente (d. h. der Schlußring und die Analklappe).

a) Die Stigmentaschen und die von ihnen entspringenden Tracheen.

Die Gattung Iulus und einige verwandte Genera der Diplopoden haben ein eigenartiges Tracheensystem, welches von demjenigen der Insekten erheblich verschieden ist. Sie besitzen nämlich zwei Arten von Tracheen, erstens solche mit sehr feinem Lumen, die eine ansehnliche Länge besitzen und zweitens solche, die weniger lang, dafür aber mit viel weiterem Lumen versehen sind. Alle Tracheen sind unverästelt und entbehren der Anastomosen. Beide Arten von Tracheen gehen nicht direkt von der Körperoberfläche aus, sondern entspringen aus einer mit Chitin ausgekleideten Einstülpung der äußeren Haut. Dieser Hohlraum wurde von Voges Stigmentasche genannt.

Wie ich der Arbeit von Voges entnehme, hat schon Savi (1828) die Beobachtung gemacht, daß das Stigma „sich durch ein dünnes Kanälchen in den Leib verlängerte; in Verbindung mit diesem Kanälchen sah er Tracheen".

Wir betrachten zuerst die Stigmentaschen der Doppelsegmente. Voges beschreibt dieselben folgendermaßen: „Die Stigmentasche ist in den normalen Körpersegmenten flaschenförmig gestaltet, von der Mündung nach dem Grunde allmählich an Umfang zunehmend, nicht bauchig erweitert, der Abschnitt, welcher dem Flaschenhalse entspricht, ist fast röhrenförmig, der dem Flaschenbauche entsprechende plattgedrückt, der Grund ist medianwärts wie lateralwärts in Hörner ausgezogen, deren Endstücke solide sind. Nach hinten sind diese Hörner, von denen das mediane größer als das laterale ist, umgebogen. Die Taschenwandung des mittleren Teiles des Taschengrundes ist sehr dick. Wir haben demnach am freien Teil der Stigmentasche zwei solide Hörner und zwischen diesen eine dicke Wandung des Taschengrundes zu unterscheiden."

Ueber die Lage der Stigmentaschen heißt es weiterhin: „Es kommen nun auf je ein Körpersegment typisch 2 Stigmentaschen, mithin, da ein normaler Körperring aus 2 Segmenten besteht, auf diesen 4, und zwar sind dieselben auf die Ventralplatten lokalisiert, so daß die 4 Stigmentaschen eines Körperringes mit den an ihnen inserierenden Muskeln und Tracheen den Bereich der Ventralplatte ausfüllen." „Die Lagerung dieser Organe zum Körper anbetreffend, so verlaufen dieselben, von den hinteren Ecken der beiden trapezförmigen Ventralplatten entspringend, schräg gegen die Dorsalfläche des Körpers aufsteigend in divergenter Richtung nach

vorn. Die hinteren längeren Stigmentaschen überdecken die vorderen, nur die Ansatzflächen der Tracheen sind nicht überdeckt. Die medianen Längskanten der Stigmentaschen sind leicht ventralwärts geneigt."

Die äußeren Oeffnungen, die Stigmata, liegen, wie Textfig. 1 zeigt, ein wenig lateral vor den beiden Beinpaaren. Eine kleine Rinne auf der Ventralplatte leitet von den Beinpaaren in sie hinein. Die Stigmentaschen, wie sie für alle Doppelsegmente typisch sind, stellen Fig. 14 und 17 dar. Der Hohlraum hat eine chitinige Wandung[1]); man kann ihn, wie Voges es tut, mit einer flachen Flasche vergleichen, deren Hals nach der Oeffnung hin gerichtet ist. An ihrem oberen Teil besitzt die Stigmentasche zwei Fortsätze, einen medianen und einen lateralen. Von diesen ist aber nur der mediane von erheblicher Wichtigkeit, weil er den Muskeln, die von der Stigmentasche nach den Beinen verlaufen (Fig. 26 u. 27), Ansatzstellen bietet. Die Außenfläche der Stigmentasche ist aus demselben Grunde mit unregelmäßigen Riefen versehen.

Die hintere Stigmentasche besitzt an ihrem oberen Rande einen schräg nach oben, dorsalwärts verlaufenden Fortsatz, der in eine Sehne übergeht, die von einem schräg von oben her kommenden Muskel ausgeht (Fig. 14).

Auf dem Querschnitt (d. h. auf Frontalschnitten des Tieres) besitzt die Stigmentasche in der oberen Hälfte etwa die Form einer Ellipse, deren größte Achse in latero-medianer Richtung liegt; weiter unten, also auf einem Schnitt, der in der Region, die dem Flaschenhals entspricht, geführt ist, ist der Querschnitt kreisförmig.

Wie schon frühere Autoren angaben, besitzt Iulus zwei Arten von Tracheen, dementsprechend auch zwei Arten von Stigmentaschen, welche sich allerdings nur wenig, z. B. in der Größe, voneinander unterscheiden. Schon Voges hat herausgefunden, daß die hintere Stigmentasche die größere ist. Ich fand bei einem 33 mm großen Iulus mediterraneus folgende Maße: in den mittleren Körpersegmenten beträgt die durchschnittliche Höhe (bis zur Abgangsstelle der Tracheen gerechnet) bei den vorderen Stigmentaschen 0,42 mm, bei den hinteren 0,52 mm. Die Stigmentaschen des 5. Segmentes sind etwas stärker, hier hat die vordere Stigmen-

1) Selbstverständlich liegt über der Chitinschicht die Hypodermis, soweit nicht Muskeln sich direkt am Chitin ansetzen.

tasche eine Höhe von 0,47 mm und die hintere eine solche von 0,56 mm.

Der Unterschied der Tracheen beruht hauptsächlich in der Länge derselben und der Weite des Lumens. Die starken Tracheen zeigen in ihrer Wandung eine deutliche Hypodermis mit ziemlich großen Zellen und an die Wand gerückten Kernen (Fig. 12); im Inneren besitzen sie eine starke Cuticula mit Spiralfaden. Bei den schwachen Tracheen ist die Hypodermis sehr dünn und besitzt flache Kerne, welche den Tracheenröhrchen dicht anliegen. Die chitinige Auskleidung ist sehr fein und scheint einen Spiralfaden zu besitzen, der aber sehr schwer zu erkennen ist. Rossi möchte die starken Tracheen wegen ihres weiten Lumens bei verhältnismäßig kurzer Ausdehnung und wegen der gut entwickelten Matrixzellen für Drüsenschläuche halten. Ich habe auf keinem Schnitt in auch nur einem dieser Schläuche Sekret wahrnehmen können; ich möchte die Drüsennatur auch schon wegen des Chitinbelages im Inneren der Röhren bestreiten.

Was nun die Abgangsstellen der Tracheen betrifft, so sagt Voges hierüber, daß in jeder Stigmentasche zwei Flächen von den Tracheen siebförmig durchbrochen werden. „Da jede Stigmentasche deren zwei hat, kommen auf ein Segment 4, 8 siebförmige Mündungsflächen demnach auf einen normalen Körperring.“ In vielen Fällen ist dies richtig, aber wir werden sehen, daß es nicht in allen Fällen zutrifft.

Man sieht zwei große Bündel feiner Tracheen aus der vorderen Stigmentasche heraustreten; das eine wendet sich nach der lateralen, das andere nach der medianen Seite. Durch die Mündungen der Bündel entstehen die Siebflächen, und man findet die größere Siebfläche an der lateralen Seite der Stigmentasche, während die kleinere Siebfläche dem medianen Rande der Stigmentasche genähert ist (Fig. 17). Die feinen Tracheen sind viel zahlreicher als die starken Tracheen. Von letzteren finden sich in jeder Stigmentasche nicht mehr als 10—15. Sie münden nicht auf der Oberfläche der Stigmentasche, sondern reichen ein Stück weit in das Innere derselben hinab, so daß ihr erster Teil von einem chitinigen Kragen umgeben erscheint. Ihre Mündungsstellen liegen beisammen, so daß die Stigmentaschen, in die sie münden, nur eine Siebfläche enthalten. Es könnte so scheinen, als ob deren zwei vorhanden wären, weil die Mehrzahl der starken Tracheen (ebenso wie die feinen) lateralwärts verlaufen und nur zwei, höchstens drei medianwärts gehen, allein in der Tiefe der Stigmen-

tasche treten sie zu den anderen, so daß eine einheitliche Mündungsfläche entsteht. Es kommen mithin auf jedes Doppelsegment nicht 8, Siebflächen wie Voges angibt, sondern nur 6.

Von diesen Verhältnissen, wie sie sich bei den Doppelsegmenten finden, weichen die 5 ersten Segmente ab.

Ich will zunächst das fünfte Körpersegment betrachten. Es ist ein ganz regelmäßig ausgebildetes Doppelsegment mit zwei Paar Stigmentaschen. Der Unterschied gegenüber den anderen Doppelsegmenten besteht darin, daß beide Paare von Stigmentaschen nur eine Art von Tracheen aussenden und zwar nur feine Tracheen (Fig. 16). Die vordere Stigmentasche besitzt nur eine Siebplatte, welche sich an der Vorderfläche der Tasche befindet. Lateralwärts befindet sich ein chitiniger Fortsatz, an den ein Muskel sich ansetzt; der Hohlraum der Tasche reicht ziemlich weit in den Fortsatz hinein. Die hintere Stigmentasche dieses Segmentes hat in ihrem Aeußeren viel Aehnlichkeit mit den Stigmentaschen der Segmente, von denen die starken Tracheen ausgehen; sie besitzt auch den chitinigen Fortsatz, der sich bei jenen an dem hinteren oberen Rande schräg nach oben erhebt. Ebenso wie bei jenen die Hauptmasse der Tracheen lateralwärts geht, so ist es auch bei dieser der Fall. Nach der Mitte zu werden nur ganz wenige Tracheen abgegeben. Der mediane Fortsatz ist bei beiden Stigmentaschen ebenso entwickelt wie bei den anderen Segmenten.

Das vierte Körpersegment besitzt nur ein Beinpaar, infolgedessen auch nur ein Paar Stigmentaschen. Dieses Segment ist, vom Kopf an rückwärts gerechnet, das erste, welches Tracheen entsendet. Lateralwärts besitzen seine Stigmentaschen, wie die des eben besprochenen Segmentes, einen langen Fortsatz. Die medialen Fortsätze der Taschen sind bei diesem Segment viel breiter und stoßen median aneinander. Auch hier sind nur feine Tracheen vorhanden und sie münden nur an einer Siebplatte, die sich wiederum an der Vorderfläche der Stigmentasche befindet (Fig. 15). Von dem weiteren Verlauf des großen Tracheenbündels dieses Segmentes wird später die Rede sein.

Die 3 voraufgehenden Körpersegmente entsenden keine Tracheen; es kommen aber Gebilde vor, welche, ihrer Gestalt und Lage nach, mit Stigmentaschen homologisiert werden müssen. Voges erwähnt diese Gebilde als Stigmentaschen, Rossi beschrieb sie genauer und wies nach, daß sie keine Tracheen entsenden.

Das dritte Segment, welches beinlos ist und beim Weibchen die Vulven trägt, besitzt keine Stigmentasche.

Das zweite Körpersegment besitzt an seiner Ventralplatte ein Paar Gebilde, welche in Textfig. 6 dargestellt sind und die meiner Ansicht nach aus Stigmentaschen hervorgegangen sind. Ebenso wie die noch zu besprechenden homologen Gebilde des 1. Körpersegmentes besitzen sie noch eine wichtige Funktion, die auch den anderen Stigmentaschen zukommt, nämlich die, den Muskeln des zugehörigen Beinpaares als Ansatzstellen zu dienen[1]).

Fig. 5.

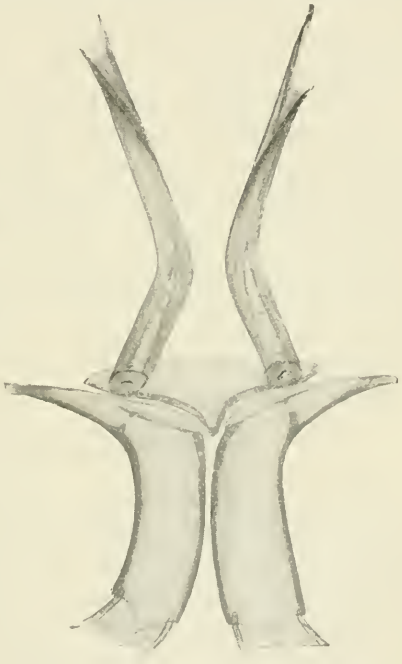


Fig. 6.

Fig. 5. Stigmentaschen und Beine des 1. Körpersegmentes (Halsschild),
Fig. 6. Stigmentaschen des 2. Segmentes.

Im 2. Segment haben sie die Form von gebogenen Chitinspangen, die beim Männchen mit ihrer konkaven, beim Weibchen mit ihrer konvexen Seite aufeinander zu gerichtet sind. Bis etwa zur Mitte besitzen sie ein Lumen mit rundlichem Querschnitt;

1) Betreffs der Verschiebung der beiden ersten Beinpaare und der zugehörigen Stigmentaschen vom 2. und 3. auf das 1. und 2. Segment vergl. p. 490.

nach oben hin verlieren sie das Lumen, werden plattgedrückt und gehen in einen Fortsatz aus, der wieder mit einem Muskel in Verbindung steht. Auf der Vorderfläche besitzen sie eine Art Kamm, der zum besseren Ansatz der Beinmuskeln dient.

Die homologen Gebilde im ersten Körpersegment stellt Textfig. 5 dar. Sie besitzen sehr viel Aehnlichkeit mit den Stigmentaschen der Doppelsegmente. Ebenso wie diese besitzen sie einen medianen und einen lateralen Fortsatz. In ihrem Inneren zeigen sie einen breiten, aber flachen Hohlraum. Auch in der Höhe stimmen sie mit den Stigmentaschen überein. Mit 0,47 mm erreichen sie gerade den Durchschnitt aus vorderen und hinteren Stigmentaschen der mittleren Segmente.

Die Homologie zwischen den Chitintaschen des 1. und 2. Beinpaares mit den Stigmentaschen der folgenden Segmente wird am besten durch die Betrachtung junger Exemplare bewiesen (vgl. Textfig. 4). In diesem Stadium besitzt das Tier noch keine Tracheen, wohl aber müssen die Stigmentaschen vorhanden sein, da die Beine wohlausgebildet sind und die Muskeln der Beine an den Stigmentaschen entspringen. Die vorderen Segmente zeigen in diesem Stadium ebensolche Stigmentaschen wie die Doppelsegmente (Textfig. 4).

b) Der Verlauf der Tracheen.

Der Verlauf der Tracheen im Körper ist schon von Rossi bei Iulus terrestris einer eingehenden Betrachtung unterzogen worden, doch stimmen die Befunde, die er beschreibt, nicht ganz mit den von mir gemachten überein. Seine Beobachtungen will ich in wörtlicher Uebersetzung voranstellen:

„Vom inneren Winkel jeder vorderen Tasche gehen außerordentlich viele einfache Tracheen aus, welche sich sogleich in mehrere cylindrische Bündel teilen.

1) Ein Bündel geht nach vorn und folgt dabei der Mittellinie des Körpers.

2) Ein anderes Bündel, welches seinen Ursprung unterhalb des ersten nimmt, geht nach hinten und folgt dabei derselben Linie.

3) Ein drittes Bündel, weniger reich an Tracheen, geht nach den Füßen.

Das Bündel, welches nach hinten geht, vereinigt sich mit demjenigen der anderen Seite und bildet ein einziges ziemlich großes Bündel. — Vom äußeren Winkel jeder Tasche gehen auch noch

3 cylindrische Tracheenbündel aus. Ein Bündel geht nach hinten und ein anderes, welches unter dem ersten entspringt, geht nach vorn und nimmt denselben Verlauf, wie beim medio-ventralen beschrieben."

Demgegenüber möchte ich feststellen, daß bei Iulus mediterraneus die Verteilung der Tracheen dieser Beschreibung nicht ganz entspricht.

Betrachten wir zunächst die Doppelsegmente vom 7. Körpersegment an, so sehen wir, daß die Tracheen zwar stets in schwachen Bündelchen zusammen verlaufen; dagegen ist es keineswegs die Regel, daß sich Tracheen eines Segmentes mit denen eines anderen vereinigen und ein langes Band bilden. Die lateral entspringenden feinen Tracheen strahlen ganz unregelmäßig aus, sie versorgen den Darm, Fettkörper und die Muskulatur, und zwar nicht nur im Bereich des zugehörigen Segmentes, aber sie legen sich nicht mit den Tracheenbündeln der vorhergehenden oder folgenden Segmente zu derartigen Bändern zusammen, wie dies Rossi gezeichnet hat. Die dem medianen Teil der Stigmentasche entspringenden Tracheen versorgen die Muskeln der Beine (vgl. Fig. 26).

Ausnahmen bilden die Tracheen des 6., 5. und 4. Körpersegmentes. Diese Segmente vereinigen ihre Tracheen allerdings zu Bändern, einem medio-ventralen und zwei lateralen. Dies Verhalten hat aber hier seine besondere Ursache; denn die betreffenden Stigmentaschen haben die 3 vordersten Segmente und den Kopf zu versorgen, wo keine eigenen Tracheen vorhanden sind.

Die Stigmentaschen des 4. und die vorderen des 5. Segmentes geben die Hauptmasse der Tracheen zu dem großen medio-ventralen Bande, zu dem auch noch Tracheen von der hinteren Stigmentasche des 5. Segmentes, wenn im Verhältnis zu den beiden anderen Paaren auch nur wenige, hinzutreten.

Die Hauptmasse der lateralen Stämme geht von der hinteren Stigmentasche des 5. Segmentes aus, zu dem das vordere Stigmentaschenpaar des folgenden 6. Segmentes noch einige hinzutreten läßt. Diese beiden lateralen Stämme versorgen die Muskeln der vorhergehenden Segmente (vergl. Textfig. 7). Nur ein verhältnismäßig schwächeres Bündel tritt noch in den Kopf. In der Hauptsache wird dieser von dem medianen Band versorgt. Dieses teilt sich nach seinem Eintritt in den Kopf in zwei Stämme, die sich nach den Seiten wenden und nach den beiden Kopfhälften laufen.

Vorstehende Erörterungen werden durch die Textfig. 7 erläutert.

Fig. 23 stellt einen Querschnitt etwa in der Körpermitte dar. Die vorderen Stigmentaschen des Segmentes sind so getroffen,

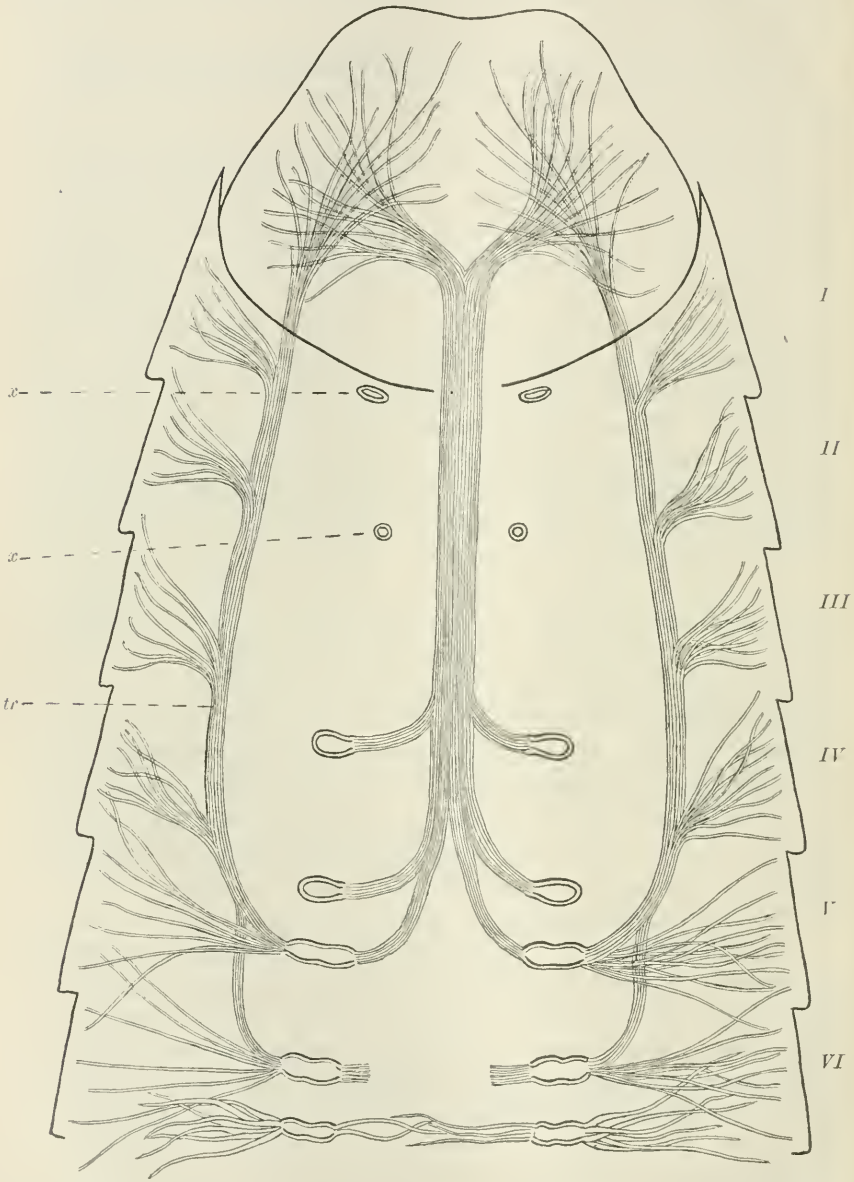


Fig. 7. Schematisches Bild vom Verlauf der Tracheen im vorderen Teil des Körpers von Iulus mediterraneus. *tr* Tracheen, *x* chitinige Gebilde des 1. und 2. Segmentes (Stigmentaschen entsprechend).

daß die lateral abgehende große Tracheenmasse und links auch das medianwärts abgehende Tracheenbündel deutlich zu sehen sind. Unter dem Bauchmark liegen starke Tracheen (aus der hinteren Stigmentasche), die sich überkreuzen. Von einem lateralen oder medianen Band ist nichts zu sehen (vergl. auch Fig. 13).

Fig. 21 stellt einen Frontalschnitt durch die Segmente 1—6 dar. Er zeigt im 3. und 4. Segment Teile des medianen und der lateralen Längsstränge. Aber weder dieser Schnitt noch die tiefer gelegenen Schnitte dieser Serie ließen hinter dem 6. Segment noch durchgehende Längsbündel erkennen.

Meine Beobachtungen über den Verlauf der Tracheen weichen also von denen Rossis hauptsächlich dadurch ab, daß bei Iulus mediterraneus zusammenhängende, durch mehrere Segmente gehende Tracheenbündel nur in den vordersten 6 Segmenten vorkommen und daß keine kontinuierlichen Bündel durch den ganzen Körper ziehen. Da aber Rossi eine andere Species untersuchte als ich, darf ich seine Angaben nicht für unrichtig erklären. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Species sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten.

IV. Das Wachstumsgebiet am Hinterende.

Interessante Verhältnisse in histologischer Hinsicht finden sich an der Ventralseite des Hinterendes der Iuliden, da sich hier eine Wachstumszone (Knospungszone) befindet, in der neue Segmente gebildet werden, wobei die Anlagen der Stigmentaschen und der zugehörigen Muskeln früher erscheinen als die Segmente selbst. Das Gebiet, in welchem solche neue Segmente angelegt werden, befindet sich auf dem Ventralstück des Schlußringes, von welchem oben die Rede war (p. 492).

Zuerst wurden diese Verhältnisse von Nemeck (1901) erwähnt, der darüber folgendes sagt: „Auch bei den Diplopoden fand ich in dieser Partie durchweg embryonale Verhältnisse. Das Nervensystem hängt noch mit dem Ektoderm zusammen, die jungen Ganglien zeigen Einstülpungen, welche an ähnliche Gebilde bei Peripatus erinnern. Bei denjenigen Familien, die durch eine unbestimmte Segmentzahl charakterisiert sind, erhält sich zeitlebens eine derartige embryonale Endpartie, wie dies auch bei vielen Anneliden vorkommt. Ich fand es bei geschlechtsreifen Männchen von Iulus, Blaniulus und Polyzonium. Es besitzen also bei diesen Formen noch geschlechtsreife Individuen eine embryonale End-

partie, wo man stummelartige Gliedmaßenanlagen und neu entstehende Bauchganglien vorfindet, welche darauf hinweisen, daß sich hier die Segmentzahl zeitlebens unbestimmt vergrößern kann. Es findet hier zeitlebens eine Anamorphose statt. Aber auch bei Familien, welche im geschlechtsreifen Zustande eine konstante Segmentzahl zeigen, findet anfangs eine Anamorphose statt, gerade so wie z. B. bei den Iuliden. Auch hier gibt es ein wachsendes Schwanzende, wo während der postembryonalen Entwickelung neue Segmente entstehen, doch dauert diese Anamorphose nicht das ganze Leben hindurch. Sie bleibt auf einer gewissen Stufe stehen, und die geschlechtsreifen Tiere zeigen dann immer eine konstante Segmentzahl."

Da Nemeck keine weitere Beschreibung dieses Wachstumsgebietes und auch keine Abbildung dieser Verhältnisse gibt, will ich diese Mitteilung nach meinen Befunden zu vervollständigen suchen. Zunächst kann ich seine Angaben in Bezug auf Iulus im wesentlichen bestätigen. Wenn ich auch bei den Exemplaren von Iulus mediterraneus, die mir zur Verfügung standen, keine stummelartigen Gliedmaßen nachweisen konnte, so ergaben doch die histologischen Befunde durchaus embryonale Verhältnisse in dem oben angeführten Bezirk. Man kann stufenweise verfolgen, wie aus dem Bauchmark die einzelnen Ganglien sich differenzieren und von der Hypodermis aus die Anlagen der Stigmentaschen und Muskeln gebildet werden.

Zur Orientierung über die Stelle der Neubildung betrachten wir zunächst den Sagittalschnitt (Taf. XXIX, Fig. 9), welcher das Hinterende eines geschlechtsreifen weiblichen Iulus zeigt. Man sieht die eine der beiden Klappen, die den Anus seitlich begrenzen, darunter liegt die Analschuppe (vergl. die Beschreibung des Hinterendes p. 492). Als Fortsetzung dieser Analschuppe, und von ihr durch eine weiche Trennungslinie geschieden, erscheint die Chitinplatte, über welcher sich das Wachstumsgebiet befindet. Es ist dies der ventrale Teil des Schlußringes. Nach vorn hin folgt das beinlose und darauf das letzte beintragende Segment.

Die feineren Verhältnisse sind auf den beiden Sagittalschnitten (Fig. 24 u. 25) dargestellt, von welchen Fig. 24 einen Schnitt sehr nahe der Medianebene wiedergibt, während der Schnitt Fig. 25 ein klein wenig weiter seitlich geführt ist. — An dem letzten beintragenden Segment sieht man in beiden Figuren die Muskeln, welche an den Stigmentaschen ansitzen, in Fig. 25 auch die aus dem Bauchmark herantretenden Nerven.

Das folgende beinlose Segment zeigt sehr merkwürdige Verhältnisse. Man sieht 2 beutelförmige Stigmentaschen mit weitem Lumen, und an denselben sitzen kaudal- und lateralwärts je eine dicke Muskelmasse an. Die Stigmentaschen laufen nach unten spitz zu und haben keine Oeffnung nach außen. Die Muskeln können keine Funktion haben, da keine Beine an diesem Segment vorhanden sind. Es sind also sowohl die Stigmentaschen, als auch die Muskeln nur funktionslose Anlagen, welche erst bei der nächsten Häutung zur Funktion kommen. Die Stigmentasche scheint auch nicht mit Chitin ausgekleidet zu sein, sondern ist lediglich eine sackförmige Einstülpung der Hypodermis.

Betrachten wir uns das Wachstumsgebiet, welches auf das beinlose Segment folgt, von dem eben die Rede war. Hier sehen wir Paare von kleinen Zellmassen, welche offenbar jeweils den Muskeln und Stigmentaschen eines Segmentes entsprechen. Es wird dies auch dadurch bewiesen, daß jeweils zwei Nerven vom Bauchmark herantreten, gerade so, wie wir es bei dem beinlosen Segment gesehen haben (Fig. 25). Es ist mir nicht möglich gewesen, in diesen Zellmassen die Stigmentaschen von den Muskeln zu unterscheiden, da die ersteren noch kein Lumen enthalten.

Die erste dieser Gruppen ist offenbar am weitesten entwickelt, sie zeigt deutlich die Trennung der Zellmassen, aus welchen jeweils eine Stigmentasche mit den dazugehörigen Muskeln hervorgeht. Auch zeigt die Chitinschicht an dieser Stelle eine deutliche Einkerbung, welche offenbar die Stelle bezeichnet, an welcher das Segment hervortreten wird. Je weiter wir nach hinten gehen, desto weniger deutlich ist die Sonderung dieser paarigen Zellmassen. Zunächst sind jeweils die beiden Zellmassen eines Paares (also eines Segmentes) miteinander verschmolzen, und weiter nach hinten treten die Zellmassen so nahe zusammen, daß eine Scheidung immer schwieriger wird. Gleichzeitig wird der Zwischenraum zwischen dem Bauchmark und den Zellmassen immer kleiner, bis schließlich am Hinterende das Bauchmark direkt auf denselben ruht (Fig. 25). Die zu den Muskelmassen verlaufenden Nerven bilden sich also in dem Maße aus, als das Bauchmark sich von den Muskelanlagen entfernt.

Wir müssen nun das Bauchmark ins Auge fassen. Bei den wohlausgebildeten Ganglien desselben liegen die Kerne an der Ventralseite desselben angehäuft und steigen in jedem Segment ein wenig medianwärts auf, um so die Scheidung der beiden Ganglien des Ganglienpaares anzudeuten; ebenso wird die kern-

lose Fasermasse an ihrer Vorder- und Hinterseite und an ihrer Außenseite von Kernen umhüllt, während an der Dorsalseite des Bauchstranges keine Ganglienzellen liegen. Das Bauchmark zeigt in dem beinlosen Segment ein ebenso deutliches Ganglienpaar wie in den vorhergehenden Segmenten, ebenso sind zwei Nerven sehr deutlich zu sehen, welche an die früher genannten Muskelbündel und zwar an deren Vorderseite herantreten (Fig. 25).

In dem folgenden Segmente liegen die Ganglien dicht aneinander, und am hintersten Ende ist eine Scheidung der einzelnen Ganglien nicht mehr möglich, da sie sich aus einer undifferenzierten Masse heraus sondern.

An seinem Hinterende hängt das Bauchmark mit der Hypodermis zusammen, wie Fig. 24 und 25 zeigen; die von der Verbindungsstelle nach hinten ziehende Hypodermis geht in die Hypodermis des Schlußringes und der Analschuppe über. Die von derselben Stelle nach vorn gehende Hypodermis verdickt sich und bildet die vorhin genannten Zellmassen, aus welchen die Muskeln und Stigmentaschen hervorgehen.

Nach dieser Darstellung entstehen also nicht allein die Stigmentaschen, sondern auch die daransitzenden Muskeln aus der Hypodermis, d. h. aus dem Ektoderm. Es könnte befremdlich erscheinen, daß Muskeln einen ektodermalen Ursprung haben, aber bei den Arthropoden ist ein solches Vorkommnis nicht ohne Beispiel. Fräulein Snethlage (1905) wies z. B. für Artemia salina eine ektodermale Entstehungsweise der Muskulatur nach. Außerdem ist es längst bekannt, daß die Muskeln der Arthropoden sich direkt am Chitin inserieren, was Rossi auch bei Iulus fand.

Dem Gesagten zufolge sehen wir also auf das letzte beintragende Doppelsegment ein beinloses Doppelsegment folgen, an welchem bei der nächsten Häutung Beine entstehen können und für welches schon jetzt die Ganglien, die Stigmentaschen und Muskeln vorgebildet sind. Dahinter sehen wir die Anlagen von weiteren Doppelsegmenten, wobei aber die Duplizität allmählich undeutlicher wird und hauptsächlich an den doppelten Nervenpaaren ersichtlich ist. Auch im Chitin ist schon angedeutet, daß hier neue Segmente entstehen werden, denn es zeigt Kerben, die den einzelnen Anlagen entsprechen.

Von besonderem Interesse war es mir, diese Verhältnisse auch bei jungen Iuliden zu beobachten. Bei dem von Dr. Vom Rath (1886) abgebildeten jüngsten Tier (Blaniulus, wahrscheinlich venustus) folgen auf die beintragenden Segmente 2 beinlose

Doppelsegmente, in welchen kleine längliche Gebilde abgebildet sind, die offenbar die Anlagen von Stigmentaschen darstellen (Textfig. 2). Dahinter liegt der beinlose Schlußring und die Analklappe. Im folgenden Stadium (Textfig. 3) findet man an den entsprechenden Segmenten (5. und 6. Segment) die ausgebildeten Beinpaare[1]). Dahinter zählt man bis zum Schlußring 4 beinlose Segmente, die in dem folgenden Stadium sämtlich mit Beinen versehen sind (Textfig. 4).

Ein etwas älteres Tier, welches ca. 4 mm lang war, konnte ich auf Sagittalschnitten untersuchen. Die Befunde passen sehr gut zu dem, was oben vom Hinterende eines geschlechtsreifen Tieres berichtet wurde. Es sind gerade 7 neue Segmente in Bildung begriffen (Fig. 22), die bei der nächsten Häutung mit Beinen versehen werden[2]). Diese 7 neuen Segmente besitzen alle den Typus des oben besprochenen beinlosen Segmentes. Eine stärker vergrößerte Abbildung von 2 solchen Segmenten gibt Fig. 10. Die Zellmassen, aus denen später Muskelbündel und Stigmentaschen hervorgehen, sind voneinander getrennt, aber noch nicht histologisch differenziert. Nach unten laufen sie spitz zu und gehen in die Hypodermis des jeweils dazu gehörigen Chitinstückes über. Die vordere Zellmasse geht in die Hypodermis der eigentlichen Ventralplatte über und hängt zugleich mit der Hypodermis des vorhergehenden dünnen chitinigen Verbindungs-

1) O. Vom Rath beschreibt die Larven mit folgenden Worten: „Die eben ausgeschlüpfte Larve von Blaniulus (wahrscheinlich venustus) zeigt 3 entwickelte Beinpaare und 4 fernere Beinpaare, die in sackartigen Umhüllungen liegen. Nach der auf dieses Stadium folgenden Häutung hatten die Larven 7 wohlentwickelte Beinpaare. Ferner ist eine Wehrdrüse aufgetreten und eine schwarz pigmentierte Ocelle sichtbar geworden. Nach einer ferneren Häutung bemerkt man 15 Beinpaare, 5 Wehrdrüsen und 2 Ocellen. Darauf folgt ein Stadium, in welchem die Larve 23 Beinpaare, 9 Wehrdrüsen und 3 Ocellen hat."

2) Rossi (l. c. p. 24) gibt für Iulus terrestris an, daß bei jeder Häutung 6 neue Segmente entstehen. „Wenn die Häutung bevorsteht, sind 6 Segmente in Neubildung, von welchen 5 beintragend werden, während das letzte, welches dem Präanalring (Schlußring) vorangeht, dann seinerseits 6 neue Ringe bildet, die wiederum nach einer Häutung die normalen Dimensionen erreichen."

Rossi gibt keine Schnittbilder des Wachstumsgebietes und scheint die histologischen Vorgänge nicht untersucht zu haben.

Nach Silvestri wächst der Rumpf der Larve von Pachyiulus communis bei jeder Häutung um 5, ausnahmsweise um 4 oder 6 Metameren.

häutchens zusammen. Die hintere Zellmasse hängt offenbar auch mit der Hypodermis der Ventralplatte zusammen, ist aber der Hinterwand des beinlosen Segmentes so eng angelagert, daß sie sich davon nicht deutlich unterscheiden läßt.

Je weiter man nach hinten gelangt, desto weniger sind die zu einem Doppelsegment gehörigen Zellmassen voneinander getrennt. Auch die vordersten dieser Klumpen stehen mit dem Bauchmark in Verbindung, jedoch wird diese Verbindung nicht durch eigentliche Nervenstränge hergestellt, sondern vom Bauchmark treten breite Zellenstreifen mit vielen Kernen an sie heran (Fig. 10). Ueberhaupt ist an der Stelle, die über den 7 neugebildeten Segmenten liegt, das Bauchmark noch nicht so differenziert wie weiter vorn, wo die Nerven zu den ausgebildeten Segmenten abgehen. Das Bauchmark besteht im Gebiet der beinlosen Segmente hauptsächlich aus Kernen, die in eine homogen erscheinende Substanz eingebettet sind. Wenn schon die Zellmassen der letzten jungen Segmente sehr schwer vom Bauchmark zu trennen sind, so gelingt dies an der Stelle, die dem Wachstumsgebiet des vorhin besprochenen Iulus mediterraneus homolog zu setzen ist, schon gar nicht mehr. Nur ein dünner hellerer Streifen zwischen dem Bauchmark und der Hypodermis deutet an, daß beide in Trennung voneinander begriffen sind (Taf. XXXI, Fig. 22).

Auf Querschnitten durch das Wachstumsgebiet konnte ich keine hinreichend deutlichen Bilder erhalten. Ich habe daher nur einen Schnitt abgebildet, welcher durch den Anfangsteil des Wachstumsgebietes geht (Fig. 11). Man sieht die kompakten Anlagen der Stigmentaschen und Muskeln, welche ventralwärts in die Hypodermis übergehen.

Wenn ich also meine Beobachtungen noch einmal zusammenfasse, so ergibt sich folgendes: An dem Hinterende von Iulus befindet sich (wie schon von Nemeck gefunden), eine embryonale Partie. Diese Partie liegt über dem Chitinstück, welches den ventralen Teil des Schlußringes bildet. An ihrem hintersten Teil gehen Bauchmark, Hypodermis und Muskelanlagen ineinander über, so daß eine Trennung dieser Systeme nicht möglich ist. Nach vorn hin hebt sich das Bauchmark allmählich von der Hypodermis ab. Verdickungen der Hypodermis erzeugen die Muskelmassen, eine Hypodermisfalte bildet vor jeder Muskelmasse die Stigmentasche. Die Muskulatur geht also wie bei vielen Arthropoden auch bei den Iuliden aus dem Ektoderm hervor. Nachdem die Zellmassen für die Stigmentaschen und die zugehörigen Muskeln gebildet

sind, entstehen bei der nächsten Häutung beinlose Doppelsegmente und bei der darauf folgenden Häutung vollkommene, beintragende Doppelsegmente.

Beiläufig möchte ich erwähnen, daß bei Chilopoden ein entsprechendes Wachstumsgebiet bekannt geworden ist. Heymons (1902) schreibt darüber folgendes:

„Bei den Lithobiidae und Scutigeridae schlüpfen die Jungen von einer unvollkommenen Zahl von Körpersegmenten und Beinen aus dem Ei, bei den Scolopendridae und Geophilidae sind sie in diesem Stadium bereits mit der fertigen Körperorganisation versehen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei der ersteren Gruppe, bei welcher also die präanale Knospungszone noch in postembryonaler Zeit tätig ist, die einfacheren Verhältnisse vorliegen."

„Zograff (1883) gibt an, daß bei Geophilus zur Zeit, wenn der Embryo die Eischale sprengt, von dem undifferenzierten Schwanzlappen aus noch immer neue Segmente gebildet werden. Bei Scolopendra ist allerdings nach meinen Beobachtungen die Segmentbildung abgeschlossen, noch ehe die Eischale durchbrochen wird, aber auch hier dürfte das verspätete Auftreten des 29. und 30. Metamers als ein letzter Anklang an die Segmentbildung bei anamorphen Chilopoden und Anneliden aufzufassen sein. Tatsächlich bleibt ja auch beim Scolopenderembryo zwischen dem 28. Metamer (Segment der Endbeine) und dem Telson längere Zeit hindurch zunächst eine undifferenzierte Zone zurück, die ich oben als Zwischenstück beschrieben habe, und welche der charakteristischen Knospungszone niederer Articulaten entspricht. Diese Zone liefert dann erst verhältnismäßig spät das Prägenitalsegment und Genitalsegment, erst hiermit ist sie aufgeteilt und als selbständiger Körperabschnitt endgültig verschwunden, sofern nicht etwa der zwischen Genitalsegment und Telson gelegene unscheinbare Querwulst noch einen letzten Ueberrest davon darstellen sollte."

„Das Telson des Scolopenders betrachte ich als das Homologon des Endsegmentes von Anneliden. Die Berechtigung hierzu erblicke ich darin, daß in beiden Fällen der fragliche Abschnitt in Beziehung zur Afteröffnung steht, daß er am terminalen Körperende sich befindet, keine weitere Gliederung gewinnt, und daß in beiden Fällen unmittelbar vor ihm die Knospungszone gelegen ist."

V. Der Darmkanal.

Betreffs des Darmkanals der Diplopoden konnte ich nur einen Autor finden, der die Verhältnisse bei diesen Tieren schildert. Es ist Plateau. Dieser teilt den Darm in drei Abschnitte ein: Vorder-, Mittel- und Enddarm. Den Vorderdarm beschreibt er als eine einfache kegelförmige Röhre („un simple tube conique"), die enger ist als der Mitteldarm und von einem Gewebe bekleidet ist, das

er für Fettgewebe hält. („Avec un peu d'attention on voit que le même tissu, mais en couche très mince, se continue à la surface de l'intestin moyen, y soutenant aussi le réseau trachéen; enfin en le comparant au tissu adipeux proprement dit des Iules j'observe une si grande ressemblance que je crois pouvoir affirmer que du tissu adipeux constitue, avec les trachées, l'enveloppe de l'œsophage.") Der Mitteldarm bietet außen zunächst eine dünne Lage Fettgewebe, darunter liegt eine muskulöse Hülle (tunique musculaire); innen ist er mit Cylinderepithel ausgekleidet; eine Cuticula fehlt. Den Enddarm läßt Plateau aus zwei Abschnitten bestehen, einem großen, sehr muskulösen und einem engen, viel kürzeren. Am Uebergang des Mitteldarmes in den Enddarm findet sich ein ringförmiger Vorsprung, der eine Art Sphinkter bildet. An dieser Stelle bildet das Chitin, mit dem der ganze Enddarm ausgekleidet erscheint, eine Reihe von spatelförmigen Fortsätzen, die nach hinten gerichtet sind.

Diese Ausführungen sind größtenteils richtig; ich werde sie bei den Abschniten, zu denen sie in Beziehung stehen, weiter erörtern.

Der Darm von Iulus zieht sich in gerader Richtung, ohne erhebliche Windungen, durch den ganzen Körper. Er kann in drei Abschnitte geteilt werden, die schon bei makroskopischer Präparation voneinander getrennt erscheinen:

1) der Vorderdarm (Oesophagus),
2) der Mitteldarm (Magendarm),
3) der Endddarm.

Den weitaus größten Teil des Körpers nimmt der Magendarm ein. Er durchzieht den ganzen Hohlraum des Körpers mit Ausnahme der ersten 6—7 Segmente, die auf den Oesophagus, und der letzten 10 Segmente, die auf den Enddarm entfallen.

Der Oesophagus ist bedeutend schwächer als der Magendarm, sein Durchmesser beträgt nur ein Drittel bis ein Viertel von dem des letzteren. Der Uebergang vom Oesophagus in den Magendarm geschieht ganz unvermittelt.

Der Enddarm, der vom Magendarm durch eine Klappe geschieden ist, besitzt drei Abschnitte, deren genaue Verhältnisse weiter unten erörtert werden.

Im allgemeinen ist der Bau des Iulidendarmes ziemlich einfach. Anhängsel fehlen, mit Ausnahme der Malpighischen Gefäße und einiger Drüsen, die ihre Ausführgänge nach der Mundhöhle entsenden. Aeltere Autoren berichten, daß sich am Mitteldarm zahlreiche kleine Leberschläuche befinden; eine entsprechende

Angabe findet sich auch in Arnold Langs Vergleichender Anatomie (1888); es liegt hier aber offenbar ein Beobachtungsfehler zu Grunde; weder bei makroskopischer Präparation noch bei Betrachtung der Schnittserien ließ sich hiervon etwas erkennen.

Bei der Beschreibung der einzelnen Abschnitte des Darmes will ich den Magendarm (Mitteldarm) voranstellen und die beiden sekundär entstandenen Abschnitte, den Oesophagus und den Enddarm folgen lassen.

1. Der Magendarm (Textfig. 8 und Taf. XXIX, Fig. 6 u. 7).

Ich habe für diesen Darmabschnitt die Bezeichnung Magendarm gewählt, weil er der sezernierende und resorbierende Teil des Darmes ist.

Er zeigt sich aus folgenden Schichten zusammengesetzt: Darmepithel, Tunica propria, Muscularis und ganz zu äußerst eine Zellschicht, welche ich für eine Drüsenlage halte. Eine Cuticula ist nur kurz hinter der Einmündung des Oesophagus zu bemerken. Das Darmepithel besteht aus schmalen Cylinderzellen, die einen ziemlich großen runden oder ovalen Kern und reichlich Sekret enthalten. Seine Zellen sind vorn länger als an weiter hinten gelegenen Stellen des Darmes, so daß die Dicke des Epithels nach vorn allmählich zunimmt. — Die Muscularis besteht aus Quer- und Längsmuskulatur, welche so angeordnet ist, daß die Ringmuskulatur von der Längsmuskulatur bedeckt wird (im Gegensatz zu der Anordnung am Oesophagus). Die Muskulatur ist nicht an allen Stellen des Darmes gleichmäßig ausgebildet. Die Längsmuskulatur ist an allen Stellen relativ schwach; sie besteht aus schwachen Bändern, die nur vereinzelt, d. h. in gewissen Abständen voneinander auftreten. Im Gegensatz hierzu bildet die Ringmuskulatur einen Schlauch, der den ganzen Darm umhüllt. Doch weist auch sie verschiedene Stufen der Ausbildung auf. Am vordersten Teil des Magendarmes erscheint sie auf dem Querschnitt in einzelne Bündelchen aufgelöst, welche nicht allzu dicht aneinander liegen, von fast kreisrunder Gestalt mit einem hellen Fleck in der Mitte. Jedes Bündelchen ist wahrscheinlich von einer Scheide umschlossen, die einzelnen Fibrillen sind an die Scheide herangerückt, und im Inneren liegt das Sarkoplasma und erscheint auf Querschnitten als heller Fleck.

Die Zellschicht, welche den Darm bedeckt, steht in Bezug auf ihre Anordnung in Wechselbeziehung zur Muskulatur, d. h. sie tritt nur da gut entwickelt auf, wo die Muskulatur schwach

erscheint. Am hinteren Ende, wo die Muskulatur immer kräftiger wird, ist diese Zellschicht verschwunden; es treten hier nur noch einzelne Zellen auf, die in sehr lockerem Zusammenhang miteinander stehen. Hier haben die Zellen fast kubische Gestalt, und nach vorn gehend sieht man sie nur ganz allmählich sich verlängern (vgl. Taf. XXIX, Fig. 6 u. 7 *drz*). Schließlich erscheinen sie als kleine Säckchen, die nach außen hin abgerundet sind und einen ziemlich ansehnlichen Kern in ihrem unteren Teil enthalten. Am vorderen Teil des Magendarmes bildet die Zellschicht eine einheitliche Lage, die an der Stelle endigt, wo der Magendarm den Oesophagus aufnimmt.

Ich kann die eben besprochenen Zellen nur für Drüsenzellen halten, obgleich Ausführungsgänge nach dem Darmepithel nicht wahrzunehmen waren. Ihr trüber Inhalt, wie die Aehnlichkeit (sowohl was Form als auch Färbbarkeit anlangt) mit den Zellen der unmittelbar daneben liegenden Drüse, die den Oesophagus umgibt, ließ keine andere Deutung zu.

Der Magendarm zeigt an manchen Stellen Einfaltungen, die aber in keiner Beziehung zur Segmentierung des Körpers stehen. Da sich an diesen Stellen die ganze Darmwand faltet, weichen sie in keiner Weise von den allgemeinen Verhältnissen ab.

2. Der Oesophagus (Textfig. 8).

An seinem vorderen Ende verengt sich der Magendarm plötzlich und geht in einen dünnen Schlauch über, den Oesophagus.

Der Oesophagus besitzt einen etwa 3—4mal geringeren Durchmesser als der Magendarm. Sein Lumen ist nur an zwei Stellen verändert: einmal verengt an der Uebergangsstelle in den Magendarm und einmal erweitert da, wo er die Mundhöhle bildet. Er zieht sich mit mehreren Biegungen nach dem Kopf und ist hier fast im rechten Winkel zu dem folgenden Abschnitt gestellt. Die an sich geräumige Mundhöhle ist fast völlig von den mit kräftigen Zähnen versehenen Mandibeln ausgefüllt.

Nahe an der Uebergangsstelle in den Magendarm wird die Verengung des Oesophagus durch 6 Septen (Längsfalten) bewirkt, die nur eine kurze Strecke weit vorhanden sind und sehr regelmäßig in das Lumen vorspringen (Taf. XXIX, Fig. 4). Diese Stelle erinnert an den Kaumagen der Insekten. Die Septen zeichnen sich durch verlängerte Epithelzellen und besonders durch die Ausbildung von Bindegewebe aus, das sich in dem durch die Einfaltung des Epithels zwischen diesem und der Muskulatur entstandenen Hohl-

raum findet (Taf. XXIX, Fig. 5). Ausgekleidet ist der Oesophagus mit einer ziemlich dicken Chitincuticula, die auch noch bis in den Anfang des Magendarmes hineinreicht.

Die Muskulatur des Oesophagus weist einen bemerkenswerten Unterschied gegenüber der der anderen Darmabschnitte auf. Es ist nämlich hier eine Verlagerung derselben zu bemerken insofern, als sich die Längsmuskulatur unter der Ringmuskulatur befindet. Eine derartige Lageveränderung hat auch Balbiani bei Cryptops nachgewiesen. Besser ausgebildet ist hier nur die Ringmuskulatur, während die Längsmuskeln nur von wenigen schwachen Bündelchen gebildet werden.

Das Epithel des Oesophagus ist wie bei vielen anderen Arthropoden vor dem Gebiet der Septen auf eine ganz schwache Schicht reduziert, die nur bei starker Vergrößerung deutlich zu sehen ist. Nach der Mundhöhle zu scheint es völlig zu verschwinden. Sphinkteren besitzt der Oesophagus nicht, auch bildet er keinen besonders muskulösen Pharynx.

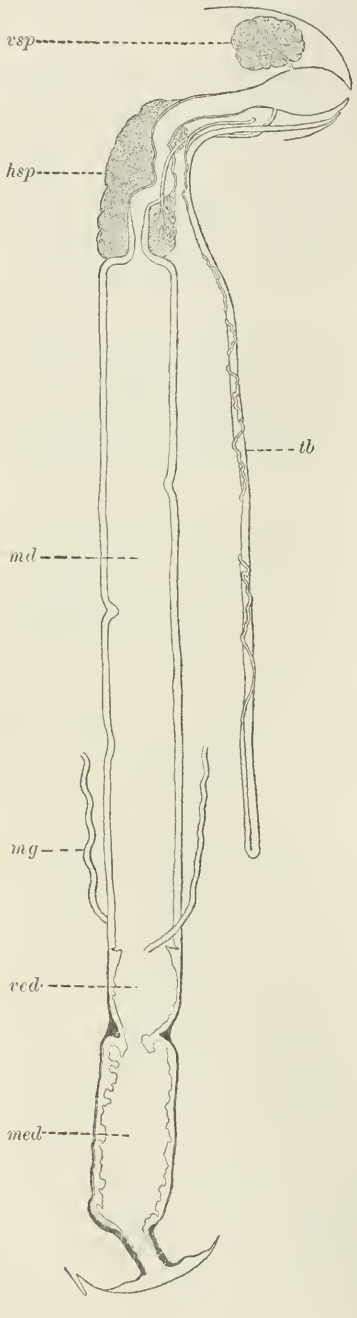
Fig. 4 auf Taf. XXIX zeigt die Verhältnisse im letzten Teil des Oesophagus auf dem Querschnitt. Er bildet ein enges Rohr mit sternförmigem Lumen, welches seine Gestalt den einspringenden Septen verdankt. Eine mächtige Zellmasse von drüsigem Habitus umgibt ihn ringsum; darauf komme ich später zurück.

Fig. 5 gibt eine Septe bei starker Vergrößerung wieder. Das Bindegewebe nimmt den ganzen Raum zwischen dem Epithel und der auf eine Ringmuskellage beschränkten Muscularis ein.

3. Der Enddarm (Textfig. 8, Taf. XXIX, Fig. 8 u. 9).

Aeußerlich ist der Beginn des Enddarmes durch die Einmündung der Malpighischen Gefäße gekennzeichnet. Auf dem Längsschnitt sieht man weiter, wie sich an dieser Stelle eine ringförmige Klappe erhebt, so daß sich sein Lumen gegen das des Magendarmes absetzt (vergl. Textfig. 8 und Taf. XXIX, Fig. 8). Diese Stelle ist schon von Plateau richtig erkannt worden.

Plateau teilt den Enddarm weiterhin in zwei Teile, einen großen ersten Teil und einen kleinen zweiten, der nur den Raum des letzten Körpersegmentes und des Analsegmentes einnimmt. Ich möchte den ersten Teil Plateaus noch einmal teilen, da er ja schon äußerlich durch eine kräftige Striktur etwas vor der Mitte eingeschnürt ist. Ich unterscheide also bei Iulus mediterraneus drei Abschnitte des Enddarmes: den ersten vom Beginn bis zur Striktur, den zweiten mittleren von der Striktur bis zum



Anfang des viel engeren schräg absteigenden dritten Endabschnittes und diesen letzten selbst.

Der vordere und mittlere Abschnitt besitzen im großen ganzen etwa dasselbe Lumen wie der vorhergehende Magendarm. In dieser Hinsicht unterscheidet sich der hintere Abschnitt von ihnen. Er ist sehr kurz und eng und nimmt die schon von PLATEAU angegebene Ausdehnung ein.

Die Klappe, die den Enddarm vom Magendarm trennt, ist äußerlich nicht wahrzunehmen, sie beruht lediglich auf einer eigenartigen Differenzierung der histologischen Elemente an der betreffenden Stelle (Taf. XXIX, Fig. 8). Sie ragt ringförmig in das Lumen des Darmes vor und kommt dadurch zu stande, daß ein Polster aus Bindegewebe zwischen Epithel und Muscularis eingelagert ist, welches offenbar den Zweck hat, das Lumen dieses Darmabschnittes beim Zusammenziehen möglichst zu verengen. Das Gewebe besteht aus ziemlich großen, locker angeordneten Zellen mit ansehnlichen Kernen. Nach hinten nimmt seine Mächtigkeit ab, so daß es auf dem Längsschnitt einen Keil bildet, der sich zwischen die oben genannten Schichten einschiebt.

Fig. 8. Schematisches Bild des Darmkanals mit seinen Anhängen. *md* Mitteldarm, *ved* vorderer, *med* mittlerer Teil des Enddarmes, *mg* MALPIGHIsche Gefäße, *hsp* hintere Speicheldrüse, *vsp* vordere Speicheldrüse, *tb* tubulöse Drüse.

Das Epithel weicht an dieser Stelle bemerkenswert ab. Bis unmittelbar vor und hinter der Klappe ist es ziemlich hoch; über die Klappe zieht es sich dagegen als eine ganz schwache Schicht. Plateau schreibt: „Au point de jonction de l'intestin moyen et l'intestin terminal, l'épithélium du premier cesse brusquement . . . .“ Dies ist für Iulus mediterraneus in dem Sinne zu verstehen, daß das Epithel an dieser Stelle keineswegs unterbrochen ist, sondern daß das deutliche Cylinderepithel des Mitteldarmes plötzlich in das mit Chitin ausgekleidete flache Epithel des Enddarmes übergeht (Taf. XXIX, Fig. 8).

Noch eine andere histologische Eigentümlichkeit besitzt diese Klappe. Der ganze Enddarm hat eine deutliche chitinige Cuticula, welche als homogenes Häutchen über dem Epithel hinzieht. An der Stelle, wo die Klappe vorspringt, ist diese Cuticula stark verdickt und bildet ansehnliche Zähnchen, die in großer Anzahl in mehreren Reihen hintereinander stehen. Sie sind nach hinten gerichtet und bilden eine Art Reuse, die ein Zurücktreten von Nahrung in den Magendarm verhindert (Taf. XXIX, Fig. 8).

Das Auftreten dieser Cuticulargebilde ist schon von Plateau beobachtet worden. Er beschreibt sie folgendermaßen: „ . . . un certain nombre de rangés d'appendices chitineux aplatis et arrondis au bout comme de petites spatules . .“ Bei Iulus mediterraneus kann man schon von Zähnchen reden. Die Form und Anordnung dieser Gebilde ist wohl verschieden bei den einzelnen Species. So konnte ich bei Iulus sabulosus keine Zähnchen finden, dafür war der ganze vorderste Teil des Enddarmes mit kleinen abgerundeten Höckerchen, wie mit einem Pflaster ausgekleidet.

Ein Bild der Klappe zeigt Fig. 8 auf Taf. XXIX.. An der Außenseite befindet sich die Muscularis, die an dieser Stelle merkwürdigerweise nicht auffällig verdickt erscheint. Auf die Muskulatur folgt das Bindegewebe, welches sich nach hinten zwischen Muskel und Epithel einschiebt. Ueber dem Bindegewebe findet sich das Epithel, aus gleichartigen Zellen bestehend. Nur über den Fortsatz und die innere Seite der Klappe geht es in dünner Schicht weg. Von den Zähnchen sind zwei Reihen zu sehen. Das Epithel bildet im Enddarm Erhebungen, die durch verlängerte oder verkürzte Zellen hervorgebracht werden. Hierdurch unterscheidet es sich ebenfalls vom Magendarm.

Zwischen dem vorderen und mittleren Abschnitt des Enddarmes befindet sich eine Striktur, die von kräftigen Ringmuskeln umgeben ist, so daß hier ein Sphinkter gebildet wird, der offenbar

bei der Entleerung des Darmes in Funktion tritt. Der mittlere Teil des Enddarmes besitzt ein etwa eben so weites Lumen wie der vorhergehende Abschnitt. Er besitzt mehrere große Ausstülpungen, die durch Faltung des Epithels entstanden sind; so befindet sich eine Ringfalte gleich hinter der Striktur, welche zum Teil durch sie hervorgerufen wird. Zwei andere Falten, die sich aber nicht um den ganzen Darm herumziehen, liegen am Uebergang in den letzten Abschnitt.

Dieser letzte Abschnitt hat viel Aehnlichkeit mit dem Oesophagus; er ist wie dieser ein enges Rohr, allerdings bei weitem nicht so lang wie letzterer. Außerdem zeichnet er sich durch 6 Septen (Längsfalten) aus, die aber nicht so regelmäßig angeordnet sind und selbst wieder Einbuchtungen aufweisen. Besonders auffällig ist die mächtige Entwickelung der Muskulatur, die besonders am Uebergang in den mittleren Abschnitt eine gewaltige Ausbildung erfährt. Und zwar ist es wieder die Ringmuskulatur, die sich besonders auszeichnet; die Längsmuskulatur zeigt sich ja auch an dieser Stelle am besten entwickelt, bekommt aber doch nicht die Bedeutung wie die erstere. Das Darmepithel ist im letzten Abschnitt stark reduziert; deutlich reicht es nur bis etwa in die Mitte desselben; weiterhin kann man es nicht mehr deutlich erkennen (vergl. Taf. XXIX, Fig. 9). Auffallend ist der Unterschied in der Höhe der Epithelzellen, an manchen Stellen sind sie kaum noch zu sehen; an anderen Stellen erreichen sie dagegen eine beträchtliche Höhe.

Der After des Tieres liegt innerhalb der Analklappe. Er ist ein medianer Längsspalt zwischen den beiden Hälften der Klappe (Taf. XXIX, Fig. 2 u. 3).

Was die Befestigung des Darmes anlangt, so finden sich nur zwei Stellen, wo er durch besondere Muskeln mit dem Integument zusammenhängt; diese befinden sich am Anfang und am Ende des Darmes. Am Anfang des Darmes nur an dem Teil des Oesophagus, der im Kopfe verläuft. Es finden sich hier Muskelbündel, die immer zu 3 oder 4 vereinigt nach der Körperdecke verlaufen. Am hinteren Teil ist es der letzte Abschnitt des Enddarmes, dessen Ringmuskulatur plötzlich schwächer wird und sich in muskulöse Bänder auflöst, welche die Befestigung an der Körperwand übernehmen. Im übrigen ist der Darm von einer dünnen Fettkörperschicht umgeben, die aber nirgends stark ausgebildet ist.

Schleimzellen, wie sie im Darm anderer Arthropoden vor-

kommen, konnten bei Iulus mediterraneus nicht aufgefunden werden. Wahrscheinlich hat die oben (p. 510) beschriebene Drüsenzellenschicht die Funktion dieser Zellen übernommen.

Drüsen des Darmkanals.

Wie die obigen Ausführungen über den Darmkanal ergeben, ist dieser verhältnismäßig einfach gebaut, obgleich Iulus nur pflanzliche Nahrung zu sich nimmt. Der entodermale Darm, der Magendarm, nimmt nur etwa $^2/_3$ von der Länge des gesamten Darmtraktus ein, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß sich Leberschläuche oder andere Differenzierungen des Mitteldarmes nicht finden. Es ist daher von besonderer Bedeutung, daß dem Darmkanal eine Reihe von Drüsen zugeordnet sind. Auch die oben beschriebene Zellschicht (p. 510), die sich besonders an dem Anfangsteil des Magendarmes findet, ist wohl, wie ich oben erwähnte, als Drüsenschicht aufzufassen.

Ehe ich zur Beschreibung der Drüsen übergehe, will ich mitteilen, was bis jetzt über dieses Thema geschrieben wurde.

Plateau beschreibt eine tubulöse Drüse (glande antérieure, dite salivaire) mit folgenden Worten: „Les glandes antérieures sont au nombre de deux, placées sur les côtés du tube digestif et s'étendent depuis la bouche jusque vers le tiers postérieur ou même la terminaison de l'intestin moyen. Chaque de ces glandes est un très long tube cylindrique de 0,2 mm de diamètre environ, un peu sinueux, s'ouvrant dans la cavité buccale par un col étroit suivant l'œsophage auquel il adhère, pendant un petit trajet, puis longeant le tube digestif sans y être directement uni, jusque près de l'origine de l'intestin terminal, arrivé là, il se replie brusquement en anse, revient sur lui-même, suit d'abord parallèlement la première moitié en y adhérant intimement, puis s'enroule plus ou moins autour d'elle pour se terminer en coecum non loin de son point de départ. Un de ces appareils, déroulé complètement, atteind facilement la longueur totale du corps du Myriopode."

Die Mündungsstelle dieser tubulösen Drüse wurde von Rossi genauer festgestellt: „Die Mündung dieser Drüsen befindet sich am vorderen Ende des Gnathochilariums zwischen den Mala gnathochilarii und den Lobi linguales (nach der Bezeichnung Latzels). An diese äußere Mündung schließt sich zunächst ein chitinöser Kanal an, welcher zwischen der Stipes gnathochilarii und der Lamella lingualis sich hinzieht und dann erst in den mit Epithel versehenen Ausführgang der Drüse übergeht. Das Drüsen-

epithel geht in das Epithel des Gnathochilariums über." (Nach dem italienischen Original übersetzt.) Den Verlauf der Drüse beschreibt Rossi ebenso wie Plateau.

Silvestri unterscheidet bei Pachyiulus communis 4 Paar Kopfdrüsen, von denen eines röhrig ist — das, welches Plateau und Rossi schilderten — die anderen traubig. Von diesen traubigen Drüsen münden 2 Paar oberhalb und seitwärts in die Mundhöhle und lagern über dem Gehirn, während das dritte Paar zwischen Mandibula und Hypopharynx ausmündet und sich rückwärts längs des Vorderdarmes erstreckt.

Den von Plateau und Rossi gelieferten Beschreibungen der ersten Drüse, welche ich die tubulöse Drüse nennen will, ist eigentlich nicht viel mehr hinzuzufügen. Ich kann die Befunde dieser Autoren an meinen Präparaten von Iulus mediterraneus nur bestätigen. Der Ausführgang der Drüse mündet, wie Rossi bei Iulus communis schon beobachtete, am Vorderrand des Gnathochilariums; ebenso kann ich die Angabe von Rossi bestätigen, daß das Drüsenepithel an der Mündung in die Hypodermis des Gnathochilariums übergeht. Wenn man von der Mündung der Drüse ausgeht, so bemerkt man, daß der Drüsenschlauch sich rückwärts ohne erhebliche Windungen seitlich unter dem Darm hinzieht und nahezu bis in die Region des Enddarmes reicht (Textfig. 8). Die zweite Hälfte der Drüse ist rückläufig, geht erst ein Stück mit der ersten parallel und zieht dann, in Schlingen auf und um den ersten Teil sich legend, wieder nach vorn. Der Anfang der Drüse findet sich merkwürdigerweise im Kopf, unterhalb des Oesophagus (Textfig. 8). Dieser im Kopf verlaufende Teil ist wieder von dem ersten Teil losgelöst und macht fast den Eindruck, als wenn er der Ausführgang einer selbständigen Drüse wäre. Am Ende ist er in ein Bläschen erweitert, blind geschlossen und besitzt ein schwächeres Epithel (Fig. 18).

Die Histologie dieser tubulösen Drüse ist äußerst einfach. Die Drüse besteht aus einer einzigen Lage radiär stehender Zellen, die nach innen vorgewölbt sind. Wenn man auf Schnittbildern häufig 3—4 Lumina dicht um ein Hauptrohr gelagert findet, so ist das aus der Lage des gewundenen Teiles der Drüse zu erklären, der sich, wie erwähnt, in vielen Schlingen auf den ausführenden Teil legt. Vgl. Textfig. 8 und Fig. 23, auch Fig. 19a.

Aus der Lage der Mündungsstelle der Drüse schließt Rossi, daß sie keine Speicheldrüse ist, sondern zum Nestbau Verwendung findet. O. Vom Rath (1890) bezweifelt aber, daß die am Mund

mündenden Drüsen das Sekret zum Nestbau liefern, da die Tiere beim Nestbau die Erde mit der Analregion betupfen.

Was Silvestri für Pachyiulus comm. festgestellt hat, gilt auch für Iulus mediterraneus: es ist obige Drüse die einzige Röhrendrüse, die sich im Organismus von Iulus findet (wenn wir von den Malpighischen Gefäßen absehen). Alle anderen Drüsen sind traubig.

Auf Querschnitten durch den Hinterkopf von Iulus mediterraneus sind 3 Drüsenlumina zu finden, ein großes in der Mitte und 2 kleinere darüber bezw. darunter. Das mittlere, große, rührt von der eben besprochenen tubulösen Drüse her, dasjenige, welches sich unter diesem findet, gehört dem letzten, losgelösten Teil derselben Drüse an. Das dritte Lumen liegt in der Mitte eines großen Drüsenkomplexes und ist der Ausführkanal einer selbständigen Drüse, welche ich die hintere Speicheldrüse nennen will.

Man sieht den Kanal zwischen Mandibel und Hypopharynx münden, es handelt sich hier also um die von Silvestri erwähnte Drüse. Da die Drüse den Vorderdarm umgibt, ist ihr Ausführgang nur kurz. Merkwürdig ist, daß er während fast seines ganzen Verlaufes von Drüsengewebe umgeben ist, welches im hinteren Teil des Kopfes noch einmal so stark auftritt, daß es als Drüse für sich betrachtet werden könnte, wenn nicht der Kanal dieses Stück mit gleichbleibendem Lumen durchbohrte. Die Drüse selbst liegt der Hauptmasse nach um den Vorderdarm herum, und zwar sind die rechte und die linke Hälfte über und unter dem Darm miteinander vereinigt; ich betrachte sie daher als eine einzige Drüse, die nur paarige Ausführgänge besitzt. Auch auf dem Querschnitt erscheint sie als einheitliche Drüsenmasse. Früher wurde diese Drüse als Fettkörper betrachtet; noch Rossi nennt sie „corpo adiposo", scheint also über ihre histologische Natur noch nicht im klaren gewesen zu sein. Die Drüse nimmt den Raum zwischen Oesophagus und Körpermuskulatur ein[1]), und zwar ist ihr Querschnitt an der Stelle, wo der Vorderdarm in den Magendarm mündet, am größten und nimmt nach vorn hin ab.

Der Ausführgang, welcher seitlich neben dem Vorderdarm liegt, verläuft erst über dem Ausführgang der ersten Drüse. An der Stelle, wo er in den Kopf eintritt, kreuzt er den erwähnten Gang an der Innenseite (also nach dem Vorderdarm zu) und verläuft

1) Speicheldrüsen treten auch am Darm der fleischfressenden Chilopoden auf, aber nicht in der Mannigfaltigkeit wie bei Iulus. Nach Vogt und Yung besitzt Lithobius forficatus ein Paar traubige Speicheldrüsen, die auf beiden Seiten des Oesophagus liegen.

schräg unter dem Ausführgang der ersten Drüse, steigt aber dann im Bogen auf, um von unten her am Boden der Mundhöhle im letzten Teil derselben zu münden (Textfig. 8).

Es handelt sich hier um eine traubige Drüse, die Zellen stehen radiär um die Ausführgänge. Die Zellen dieser Drüse sind insofern von denen der ersten unterschieden, als sie nicht nach innen vorgewölbt sind. Den Ausführungsgang zeigt Fig. 19b.

Außer diesen beiden bis jetzt besprochenen Drüsen findet sich noch eine dritte Drüse, die ebenfalls traubig ist und paarige Ausführgänge besitzt. Diese Drüse liegt im Kopf über und vor dem Gehirn, oberhalb der Mundhöhle (Textfig. 8). Ich nenne sie die vordere Speicheldrüse. Das Gehirn besteht aus zwei größeren seitlichen Teilen, die durch zwei Brücken miteinander in Verbindung stehen. In dem Raum zwischen der Chitinwand und diesen Brücken liegt die Hauptmasse der Drüse, welche nur wenig über die seitlichen Gehirnteile übergreift (Taf. XXX, Fig. 20). Sie ist ebenso wie die vorige Drüse gebaut und besitzt 2 kurze Ausführgänge, die, von Drüsengewebe umkleidet, medianwärts und vorwärts laufen und am Dach der Mundhöhle, ungefähr in der Mitte derselben, nahe der Medianebene münden.

Die Malpighischen Gefäße.

Außer den Drüsenschläuchen, die an dem Kopf münden, besitzt der Darmkanal von Iulus noch Malpighische Gefäße. Diese sind außerordentlich lange Schläuche, die in den Anfangsteil des Enddarmes münden. Sie lassen sich bei Betrachtung mit der Lupe nur schwer von den anderen Drüsen unterscheiden, zumal sie sich nach vorn in vielen Windungen bis in die Region der vorderen Segmente erstrecken. Es sind, wie von Rossi festgestellt wurde, „nur zwei Malpighische Gefäße vorhanden, die seitlich in den Enddarm münden, nahe der Stelle, wo er durch die Klappe vom Magendarm geschieden ist“ (Textfig. 8). Die geringe Anzahl der Gefäße wird durch die außerordentliche Länge derselben gut ausgeglichen; kann man doch auf dem Querschnitt bemerken, daß sie sich mehrmals in ganzer Ausdehnung von vorn nach hinten erstrecken, so daß man manchmal 3—4 Querschnitte von ihnen seitlich unterhalb des Darmes sehen kann. Vergl. Taf. XXX, Fig. 13. In histologischer Beziehung unterscheiden sie sich nicht sehr von den Drüsen; sie zeigen ein Cylinderepithel aus nahezu kubischen Zellen und ein Lumen, in dem manchmal zarte Gerinnsel zu sehen sind.

Literaturverzeichnis.

1) Attems, Graf O., „Myriopoden“ in: Zoolog. Ergebnisse der 3. asiatischen Forschungsreise des Grafen Eugen Zichy, Leipzig 1901.
2) Balbiani, E. G., Le tube digestif de Cryptops. Arch. de Zoologie exp. et générale, T. VIII, 1890.
3) Bode, Joh., Polyxenus lagurus de Geer. Zeitschr. f. ges. Naturw., Bd. XLIX, 1877.
4) Causard, M., Recherches sur la respiration branchiale chez les Myriopodes diplopodes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique, T. XXXVII, 1903.
5) Fabre, M., Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriopodes. Annales des Sciences naturelles, T. III, 1855.
6) Haase, E., Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. Schneider, Zoolog. Beiträge.
7) Heathcote, F. G., The postembryonic development of Iulus terrestris. Philosophical Transact. of the Royal Society of London, Vol. CLXXIX, 1888.
8) Hennings, C., Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXVI, 1904.
9) — Neuere Myriopodenarbeiten. Zoolog. Centralbl., Bd. XIII, 1906.
10) Heymons, R., Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzungsber. der Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Bd. XL, 1897.
11) — Die Entwickelungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Heft 33, Stuttgart 1901.
12) Kenyon, Fr. C., The Morphology and Classification of the Pauropoda with notes on the morphology of the Diplopoda. Tuft's College Studies, Vol. IV, 1895.
13) Latzel, R., Die Myriopoden der Oesterr.-Ungar. Monarchie, Wien 1880.
14) Nemeck, Zur Phylogenie einiger Diplopodenfamilien. Zoolog. Anz., 1901.
15) Newport, G., On the Organs of Reproduction and the Development of the Myriapoda. Phil. Transact. R. Soc. London, 1841.
16) Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors 1877.

17) Plateau, Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriopodes de Belgique. Mém. Acad. R. Belgique, T. XLII, 1878.
18) Vom Rath, Otto, Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. (Dissert. vorgel. d. math.-naturw. Fakultät zu Straßburg i. E.) Bonn, 1886.
19) — Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. V, 1890.
20) — Zur Biologie der Diplopoden. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., Bd. V, 1891.
21) Rossi, G., Sul sistema nervoso sottointestinale dei Myriapodi. Atti della R. Accad. del Lincei, Rendiconti 1901, Vol. X.
22) — Sull'apparecchio digerente dell' Iulus communis. Bull. della Società entomologica italiana, Firenze 1902.
23) — Sulla organizazzione dei Myriapodi. Ricerche Lab. Anat. Roma, Vol. IX, 1902.
24) — Sulla respirazione cutanea e branchiale dei Diplopodi. Zoolog. Anz., 1904.
25) Silvestri, F., Sulle ghiandole cefaliche o anteriori del Pachyiulus communis (Savi), Portici 1902.
26) — Acari Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta; Classis Diplopoda, Vol. I, Portici 1903. (Referat v. Hennings in: „Neuere Myriopodenarbeiten".)
27) Snethlage, E., Ueber die Frage vom Muskelansatz und die Herkunft der Muskelanlage bei den Arthropoden. Spengel, Zoolog. Jahrb., Bd. XXI, 1905.
28) Verhoeff, K., Zur Phylogenie der Diplopoden. Carus, Zoolog. Anz., 1901.
29) — „Myriapoda" in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. V, II. Abt., Leipzig 1902.
30) Voges, E., Beiträge zur Kenntnis der Iuliden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXI, 1878.
31) — Das Tracheensystem von Glomeris. Carus, Zoolog. Anz., 1879.
32) — Das Respirationssystem der Scutigeriden. Carus, Zoolog. Anz., 1882.
33) Vogt und Yung, Lehrbuch der praktischen vergl. Anatomie, Braunschweig 1889—1894.

Während des Druckes erschienen die Mitteilungen von H. E. Ziegler: „Ueber die Tracheen von Iulus" und von W. Effenberger: „Ueber die Tracheen von Polydesmus", beide im Zoolog. Anzeiger, Bd. XXXI, 1907. Die erstere nimmt schon auf meine Arbeit Bezug.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

ant Antenne
ank Analklappe
ans Analschuppe
bgw Bindegewebe
bm Bauchmark
bls beinloses Segment
cut Cuticula
cutz Cuticularzähnchen
d Darm
dgf Dorsalgefäß
dr Drüse
drg Drüsengang
drz Drüsenzelle
ds Darmsepte (einspringende Falte)
ep Epithel
emi mittlerer Teil des Enddarmes
el letzter Teil des Enddarmes
geh Gehirn
gnat Gnathochilarium
hyp Hypodermis
lbs letztes beintragendes Segment
lh laterales Horn der Stigmentasche
lm Längsmuskulatur
mgf Malpighisches Gefäß
mus Muskel
mx Matrix (Hypodermis)
mh mediales Horn d. Stigmentasche
n Nerv
oes Oesophagus
ovd Ovidukt
rf Ringfalte
rm Ringmuskulatur
s Sehne
sr Schlußring
st Stigma
stt Stigmentasche
tpr Tunica propria
tr Tracheen
v Vulva
wz Wachstumszone
zk Zellkern

Tafel XXIX.

Fig. 1. Der Kopf und die 5 vordersten Segmente von Iulus mediterraneus, von der Bauchseite betrachtet. *I, II, III* u. s. w. Nummern der Beinpaare, *1, 2, 3, 4* Nummern der Segmente.

Fig. 2. Analregion von Iulus mediterraneus. *bs* letztes beintragendes Segment, *bls* beinloses Segment, *sr* Schlußring.

Fig. 3. Dieselbe nach Entfernung des letzten beintragenden und des beinlosen Segmentes.

Fig. 4. Querschnitt durch den Oesophagus kurz vor der Einmündung in den Magendarm. *dr* hintere Speicheldrüse.

Fig. 5. Eine Längsfalte des Oesophagus, stärker vergrößert. Ueber die Epidermis zieht sich die chitinige Cuticula. Der Hohlraum zwischen Epidermis und Muskulatur ist von Bindegewebe ausgefüllt.

Fig. 6. Ein Stück des Magendarmes längsgeschnitten. Die Drüsenzellen (*drz*) sind länglich.

Fig. 7. Ebensolcher Schnitt nach dem Ende des Magendarmes zu. Die Drüsenzellen sind kubisch.

Fig. 8. Die Klappe zwischen dem Magendarm und dem ersten Abschnitt des Enddarmes, längsgeschnitten. *ep* Epithel des Enddarmes.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Analregion eines geschlechtsreifen Tieres. Hinsichtlich der Wachstumszone (*wz*) vergleiche noch Fig. 24 und 25.

Fig. 10. 2 Segmente aus der Knospungszone, aus Fig. 22 stärker vergrößert.

Fig. 11. Bild eines Querschnittes durch die Wachstumszone (etwas schematisiert).

Fig. 12. Starke Tracheen, welche von der hinteren Stigmentasche eines Doppelsegmentes ausgehen, längs- und quergeschnitten.

Tafel XXX.

Fig. 13. Querschnitt durch die vordere Körperhälfte von Iulus mediterraneus. Unter dem Darm liegt auf jeder Seite die tubulöse Drüse (*dr*) und ein mehrmals getroffenes Malpighisches Gefäß (*mgf*).

Fig. 14. Typus einer hinteren Stigmentasche aus den Doppelsegmenten.

Fig. 15. Stigmentasche des 4. Segmentes von vorn gesehen.

Fig. 16. Stigmentaschen des 5. Segmentes von vorn gesehen.

Fig. 17. Stigmentaschen des 6. Segmentes von vorn gesehen (typisch für die folgenden Doppelsegmente).

Fig. 18. Anfangsteil der tubulösen Drüse (Röhrendrüse).

Fig. 19. a Tubulöse Drüse (Röhrendrüse) im Längsschnitt mit dem darumgewundenen rücklaufenden Teil im Querschnitt. b Ausführungsgang der hinteren Speicheldrüse im Längsschnitt.

Fig. 20. Drüse vor dem Gehirn (vordere Speicheldrüse).

Tafel XXXI.

Fig. 21. Frontalschnitt durch die ersten 6 Segmente. Man sieht die Stigmentaschen des 1. Fußpaares (*stt I*), des 2. Fußpaares (*stt II*), des Fußpaares des 4. Segmentes (*stt IV*) und die Stigmentaschen der beiden Fußpaare des 5. Segmentes (*stt V*); von den Stigmentaschen des 6. Segmentes sind die Tracheen getroffen (*stt VI*).

Fig. 22. Längsschnitt durch das Wachstumsgebiet eines jungen Iulus von ca. 4 mm Länge. Ein Detailbild dazu ist Fig. 10.

Fig. 23. Bild eines Querschnittes, welcher etwas weiter hinten liegt als Fig. 13 und stärker vergrößert ist. Man sieht die tubulöse Drüse (*dr*), die vorderen Stigmentaschen (*stt*) und unter dem Bauchmark Tracheen aus den hinteren Stigmentaschen.

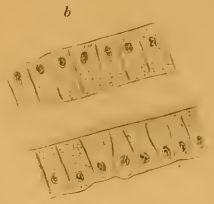
Fig. 24. Längsschnitt durch das Wachstumsgebiet eines geschlechtsreifen Tieres nahe der Medianebene. Vergl. Fig. 9.

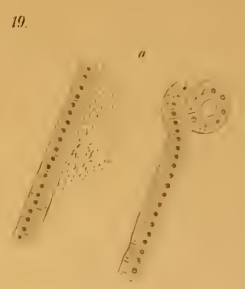
Fig. 25. Ein Schnitt aus derselben Längsschnittserie, mehr lateralwärts gelegen.

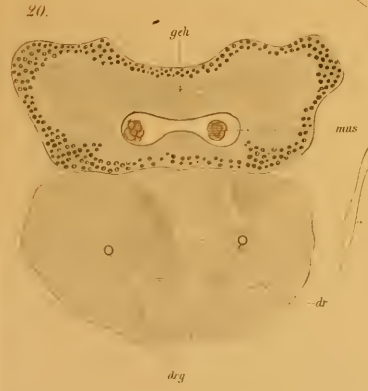
Fig. 26. Längsschnitt in der Nähe der Medianebene durch den ventralen Teil eines Doppelsegmentes. Man sieht die an der medialen Seite der Stigmentaschen sich ansetzenden Beinmuskeln.

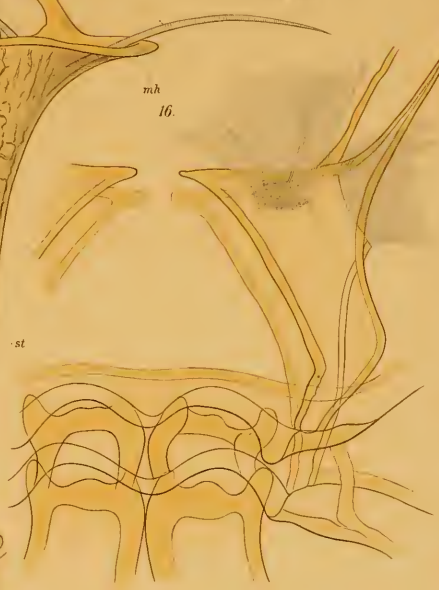
Fig. 27. Längsschnitt wie voriger, nur mehr lateral, so daß die Stigmentaschen in der Längsrichtung und die Stigmen getroffen sind.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

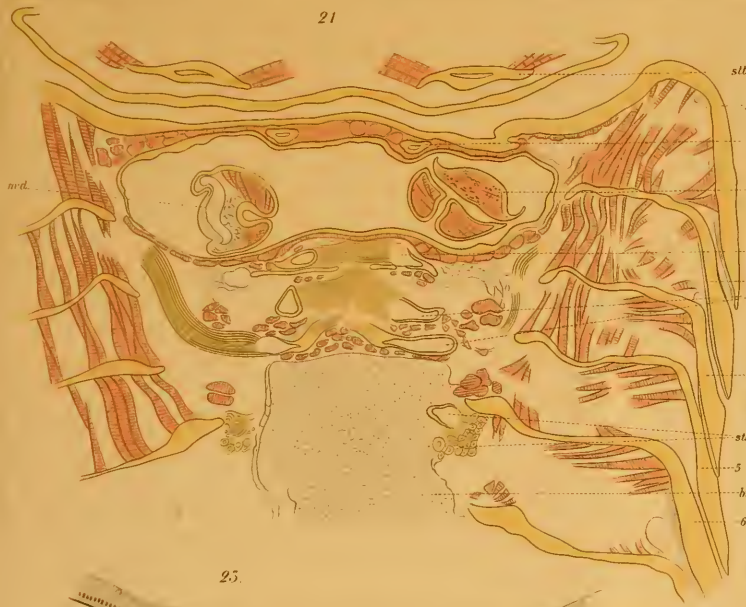


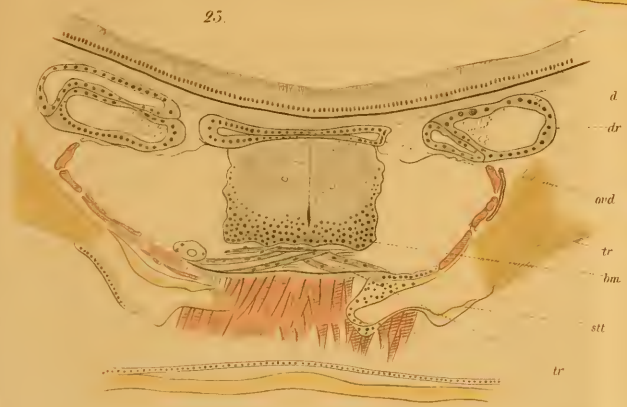






Verlag von Gustav Fischer in Jena.





Verlag von Gustav Fischer in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: NF_35

Autor(en)/Author(s): Krug Hermann

Artikel/Article: Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. 485-522