

Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Redien.

Von

Edwin Rossbach

(Berlin).

(Aus dem Marburger zoologischen Institut)

Mit Tafel XVI—XIX.

Einleitung.

Das zu den vorliegenden Beobachtungen benutzte Material an Sporocysten und Redien stammt zum größten Teile aus *Paludina vivipara*, zum kleineren aus *Limnaeus* (zumeist *stagnalis*). Redien wie Sporocysten wurden sowohl an Serienschnitten, wie an Totalpräparaten, die zur gegenseitigen Ergänzung dienten, gleichmäßig zur Untersuchung herangezogen; denn die Arbeit wurde anfangs in Hinsicht auf die Frage nach der Richtungkörperbildung der Keimzellen unternommen. Erst später, als das Resultat in dieser Richtung sich als ein völlig negatives erwies, wurde die Arbeitsrichtung entsprechend der jetzt vorliegenden Fassung geändert, da ich in den Redien, welche ich aus *Limnaeus* erhielt, wieder Redien auffand, so daß dadurch eine Untersuchung jüngster Redien ermöglicht wurde, wie sie günstiger wohl kaum gefordert werden können.

Da die Arbeit, wie gesagt, zuerst von andern Gesichtspunkten aus begonnen wurde, so schenkte ich dem Inhalt der Ammen- generationen zunächst keine besondere Aufmerksamkeit, weil es mir damals in erster Linie auf das Keimepithel und die Keimzellen ankam, gleichgültig, ob sich dieselben zu Redien oder Cercarien entwickelten. Erst nachher, als sich jene Änderung der Fragestellung nötig machte, erfuhr auch der gesamte Inhalt der Keimschläuche eine größere Beachtung. Man wird deshalb im folgenden manche Lücken finden, besonders in dem Abschnitt über die Entwicklungsgeschichte der Redien, die ich jedoch infolge Material-

mangels auszufüllen zurzeit nicht imstande bin. Denn trotz eifrigen Suchens gelang es mir nicht wieder, andre Redien produzierende Redien aus *Limnaeus* zu erhalten; die in *Paludina* vorkommenden Redien enthielten dagegen neben jüngeren Keimballen auch vollkommen ausgewachsene Cercarien, und die in derselben Schnecke heimischen, mir zur Verfügung stehenden Sporocysten zeigten nur kleine kuglige, noch maulbeerartige Keimballen ohne irgend welche Organdifferenzierung, so daß ein Rückschluß auf ihre definitive Bestimmung unmöglich war. Ich war deshalb bei der Entwicklung der Redien auf die Präparate der Redien aus *Limnaeus* angewiesen, welche mir, von Einzelheiten abgesehen, doch im ganzen ein klares Bild ihrer Entstehung gaben.

Trotz dieser Lücken übergebe ich meine Beobachtungen der Öffentlichkeit in der Hoffnung, durch diese doch einiges zur Kenntnis des anatomischen Baues, der Histologie und Entwicklungsgeschichte der Redien beizutragen, zumal unsre Kenntnisse dieser interessanten Ammengeneration noch lange nicht abgeschlossen sind. Denn so umfangreich die Literatur über das Miracidium, die Sporocyste und besonders die Cercarie ist, ich erinnere hier nur an die Arbeiten von BIEHRINGER, SCHAUINSLAND, SCHWARZE, welche sowohl Anatomie wie Entwicklungsgeschichte dieser Formen behandeln, so dürftig ist die Literatur in bezug auf die Redien, mit der sich hauptsächlich LEUCKART und in neuerer Zeit besonders LOOSS eingehender beschäftigt haben. Die älteren Autoren, die sich mit unsrer Redie abgaben, wie WAGNER, DE FILIPPI, PAGENSTECHER, gehören alle der Mitte des vergangenen Jahrhunderts an, einer Zeit, in welcher man den genetischen Zusammenhang der drei Entwicklungsformen der digenitischen Trematoden kennen lernte, was naturgemäß eine intensivere Beschäftigung mit diesem Gebiet der Helminthologie zur Folge haben mußte. Sie kommen aber kaum für unsre mit der heutigen mikroskopischen Technik ausgeführten Untersuchungen in Betracht. Die Vernachlässigung der Ammengeneration ist um so mehr zu verwundern, als die Redie infolge ihres einfacheren Baues manchen Aufschluß über die komplizierteren anatomischen und histologischen Verhältnisse der Geschlechtsformen zu geben vermag. Zum Vergleich werden bei der folgenden Darstellung deshalb auch stets die besser bekannten und genau studierten Verhältnisse der ausgebildeten *Digenea* herangezogen werden.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. KORSCHULT, für die sich stets gleichbleibende

freundliche Teilnahme und Förderung an meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso Herrn Privatdozent Dr. J. MEISENHEIMER, der mir während meiner Untersuchungen mit manchem wertvollen Ratschlag zur Seite stand. Auch Herrn Dr. P. SCHIEMENZ, dem Direktor der biologischen Versuchsstation des deutschen Fischereivereins zu Friedrichshagen am Müggelsee bei Berlin, der mir durch gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes in der Station die Möglichkeit gab, das Material zu sammeln, sei hier mein herzlichster Dank ausgesprochen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Die aus *Limnaeus stagnalis* erhaltenen Ammengenerationen gehören nach meinen Untersuchungen und durch Vergleichung der vorhandenen und besonders älteren Literatur zu *Cercaria armata* (Geschlechtstiere in Fröschen), die aus *Paludina vivipara* stammen zu der *Cercaria echinata* (Geschlechtsformen in Wasservögeln, wilden Enten usw.). Zur Konservierung des Materials wurde die HERMANNsche Flüssigkeit, sowie Sublimat-Eisessig-Alkohol verwendet. Beide Konservierungsmethoden erwiesen sich zu meinen Zwecken als ganz vorzüglich und brauchbar, von weiteren Versuchen mit andern Konservierungsflüssigkeiten wurde deshalb Abstand genommen.

Die Schnittpräparate wurden in üblicher Weise mittels des Mikrotoms aus in Paraffin eingebetteten Exemplaren hergestellt. Die Dicke der Serienschritte betrug meist 3–5 μ ; einige wurden auch, um ein besseres Übersichtsbild besonders in anatomischer Hinsicht zu gewinnen, mit 10 μ angefertigt. Für die meisten Schnitte wurde zur Färbung fast ausnahmslos die HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylinmethode angewendet, mit der ich die besten Resultate erhielt; auch nur mit gewöhnlichem Hämatoxylin gefärbte Schnitte erwiesen sich als ganz vorzüglich zur Untersuchung geeignet, da das letztere auch zugleich das Plasma und die Zellgrenzen, soweit solche vorhanden, mitfärbte. Die zu Totalpräparaten verwendeten Sporocysten und Redien wurden ausschließlich mit Alaunkarmin gefärbt, in Nelkenöl möglichst stark aufgehellt und dann in Kanadabalsam eingeschlossen. Die mit dieser Methode erzielten Resultate waren im allgemeinen befriedigend, besonders bei den Sporocysten, bei welchen man wegen ihrer Kleinheit und Durchsichtigkeit auch mit gutem Erfolge Immersionen anwenden konnte; weniger günstig zeigten sich Totalpräparate von Redien, da diese doch meist für eine feinere Untersuchung in toto schon zu dick und undurchsichtig sind.

I. Abschnitt: Die Anatomie der Redie.

1. Die Epidermis oder Cuticula der Redie.

Die Cuticula der von mir untersuchten Redien, sowohl der aus *Limnaeus*, wie der aus *Paludina*, welche äußerlich durch keine Besonderheiten von dem allgemeinen Redientypus abweichen, zeigt keine Verschiedenheiten von den Angaben, wie sie uns durch LEUCKART und LOOSS von den Redien, von BIEHRINGER von den Sporocysten gegeben wurden. Zu äußerst liegt eine zur Größe ausgewachsener Redien verhältnismäßig dünne, homogene, strukturlose Membran, die sog. »Cuticula«. Wie BIEHRINGER angibt, hielt man dieselbe lange Zeit für eine echte Cuticula. Entwicklungsgeschichtlich erweist sich jedoch diese Ansicht als nicht haltbar, wie BIEHRINGER für die Sporocysten, SCHWARZE für die Cercarien und LOOSS (1892) an den Redien nachgewiesen haben. Die Entwicklung der drei Generationen: Sporocyste, Redie und Cercarie ist nämlich in den frühen Stadien, auf denen die Bildung der Hautschicht stattfindet, eine so vollkommen analoge, daß man sie ohne weiteres miteinander vergleichen kann; ja von verhältnismäßig schon recht großen Keimballen kann man oft noch nicht mit Sicherheit sagen, wozu sie sich entwickeln werden, ob zur Redie oder Cercarie. Meist macht sich erst ein Unterschied im Verlauf der Entwicklung zwischen beiden mit dem Auftreten der Darmanlage und der Leibeshöhle bemerkbar. Ferner ist auch die Ansicht, daß die Körperbedeckung der Trematoden und ihrer Ammen eine echte Cuticularbildung sei, schon rein anatomisch betrachtet unrichtig, worauf BIEHRINGER mit Recht hinweist; denn zu einer Cuticula gehört auch eine dieselbe erzeugende Matrix, welche aber bei allen dreien vollkommen fehlt.

Ich selbst kann nun die von BIEHRINGER, SCHWARZE und LOOSS gemachten Angaben über die Bildung der Außenschicht bei Trematoden-Ammen auf Grund eigener Beobachtungen auch von meinen Redien in vollem Umfange bestätigen. Diese sind nun folgende. Bereits an ganz jungen Keimballen auf einem Stadium, wo diese noch kuglig sind, eine Längsstreckung noch nicht stattgefunden hat, findet schon die Bildung der späteren Cuticula statt. Sie ist die erste Veränderung, die an den Keimballen wahrzunehmen ist. Sehr junge Keimballen, die erst aus einer kleineren Anzahl von Zellen bestehen, haben noch keine festere Umhüllung um sich ausgeschieden, sondern die Zellen liegen, wenn man solche auf Totalpräparaten betrachtet,

anscheinend regellos über und aneinander, so wie sie auseinander hervorgegangen sind; nur ihr enges Zusammenliegen läßt auf ihre Zugehörigkeit schließen.

Mit fortschreitender Zellvermehrung ändert sich das Bild. Bei Sporocysten sowohl, wie bei Redien sind bekanntlich Zellgrenzen nur sehr schwer wahrnehmbar. Deshalb erscheint es auch bei jüngeren Keimballen, als ob deren Kerne in eine protoplasmatische Grundsubstanz eingebettet wären. Diese protoplasmatische Grundsubstanz scheint nun bei sehr jungen Keimballen, ehe noch an ein Heraustreten von Zellen zur Bildung einer besonderen Hautschicht zu denken ist, an ihrer Peripherie eine zarte Verdichtung in Gestalt einer äußerst feinen Membran zu erfahren, so etwa, wie tierische Eier an ihrem äußeren Umfang durch verdichtetes Plasma die primäre Eihülle bilden.

In jedem Keimballen finden sich nun, von den frühesten Stufen der Entwicklung an, zwei Arten von Zellen, auf die ich dann später noch bei der Frage nach der Entstehung der Keimballen und der Richtungskörperbildung näher einzugehen haben werde, nämlich solche mit einem großen, hellen, rundlichen und bläschenförmigen Kern, der einen oder mehrere wohl entwickelte Nucleoli enthält, und solche mit einem viel kleineren Kern, meist ohne Nucleolen, mit körnigem oder aufgeknäueltem Chromatin. Die Zellen nun, welche die Hautschicht bilden, gehören stets zu der ersten Kategorie. Diese drängen sich an die Oberfläche des Keimballens und ragen schließlich über sie hervor (Fig. 1 und 2, Taf. XVI). Dabei ändert sich auch ihre Gestalt: Anfangs kugelförmig, platten sie sich immer mehr und mehr ab und nehmen zuletzt eine ellipsoide Gestalt an, deren Längsachse tangential zur Oberfläche des Keimballens liegt. Wenn die die spätere Cuticula liefernde Zelle den Umriß des Keimballens etwa wie ein Uhrglas überwölbt, so zeigt sie ein besonders glashelles klares Aussehen, wodurch sie sich dann, obwohl sie zu der Kategorie dieser Zellen anfangs selbst gehörte, doch von den im Keimballen zurückbleibenden großen Zellen unterscheidet (Fig. 1, Taf. XVI), welche eine dunklere Schattierung aufweisen, wohl infolge des sie umgebenden Keimballenplasmas, in dem sie ja scheinbar eingebettet liegen. Der eben beschriebene Vorgang muß jedoch eine ziemliche Zeit in Anspruch nehmen, ehe die ganze Cuticula gebildet ist, da man an den Keimballen zu gleicher Zeit immer nur einzelne wenige Zellen heraustreten sieht und den gleichen Vorgang auch noch später bei Keimballen vorfindet, die sich bereits in die Länge strecken.

Die aus dem Zellverbände des Keimballens herausrückende Zelle schiebt die vorhin erwähnte plasmatische Begrenzung desselben bei ihrer Wanderung vor sich her, denn an Schnitten durch junge Redien-Embryonen sieht man, wie Fig. 2, Taf. XVI rechts unten zeigt, zu beiden Seiten des Cuticulakernes und dem Keimballen an dem mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparat einen Hohlraum liegen, der im Leben von dem Plasma der Zelle erfüllt ist. Über sie hinfert zieht die feine plasmatische Begrenzung des Keimballens, die sich zu beiden Seiten der Wandungszelle wieder mit demselben vereinigt. Wie nun an Schnitten festzustellen ist, denn Totalpräparate lassen, auch wenn sie noch so gut hergestellt sind, wegen der doch immer vorhandenen Undurchsichtigkeit der Keimballen die feineren Strukturverhältnisse nicht erkennen, bildet sich unter der nunmehr ganz aus der Vereinigung der übrigen Zellen des Keimballens herausgetretenen Wandungszelle eine neue feine Begrenzung, welche wohl dem an der Peripherie des Keimballens verdichteten Plasma der letzteren entsprechen dürfte. Das Resultat ist nun, wie Fig. 2 und 3, Taf. XVI zeigt, daß wir eine Wandungszelle zwischen zwei Lamellen, die wir auch später bei der definitiven Cuticula sowohl der Redien als auch der Sporocysten wiederfinden, vor uns liegen sehen.

Bekanntlich zeigt die Cuticula der ausgebildeten Redien wie auch der geschlechtsreifen Trematoden und Sporocysten keine Spur von Zellen mehr. Der dem Keimballen anliegende Kern plattet sich jetzt mehr und mehr ab; die ellipsoide Gestalt desselben erfährt häufig, wie Fig. 2, Taf. XVI rechts unten lehrt, eine biskuit- oder hantelförmige Einschnürung in der Mitte. Hand in Hand mit dieser Gestaltsveränderung gehen auch innere Umgestaltungen, welche auf eine Degeneration oder Umwandlung der Wandungskerne und -Zellen hindeuten. Der anfangs klare, glashell durchsichtige Zellkern erhält eine feinkörnige Struktur, durch welche auch seine Färbbarkeit bedeutend zunimmt (Fig. 3 und 4, Taf. XVI). Diese Granulation geht bei der weiteren Umwandlung auch noch verloren, und wir sehen, wie Fig. 5, Taf. XVI zeigt, einen schlanken, spindelförmigen, tief schwarz gefärbten Körper, der keine Spur einer Struktur mehr erkennen läßt. Auch diese Reste des ehemaligen Wandungskernes gehen verloren, und bei erwachsenen Redien deutet in der Cuticula nichts mehr auf ihre zellige Entstehung hin, sondern zwischen zwei Lamellen liegt eine etwas dunkel gefärbte, strukturlose, homogene Masse als Ausfüllung. In Fig. 5, Taf. XVI sieht man auch die dünne Außenlamelle über den spindelförmigen Wandkern in einiger

Entfernung hinwegziehen. Die gesamte Wandzelle wird also zur Ausfüllung des Raumes zwischen den beiden Lamellen verwendet.

So weit meine Beobachtungen über die Bildung der Cuticula der Redien, welche mit denen von SCHWARZE, BIEHRINGER, LOOSS (1892) usw. übereinstimmen. Hieran sollen im folgenden einige theoretische Bemerkungen angeknüpft werden. Es sind dies die Fragen nach der Auffassung und morphologischen Deutung der Cuticula bei den Trematoden und nach deren Keimblätterbildung. Ich wende mich zunächst zur Behandlung der ersten Frage.

Erst in jüngster Zeit ist noch eine Arbeit, nämlich die von MACLAREN erschienen, welche sich mit diesem Thema beschäftigt und auch eine gedrängte Übersicht über die diese Frage behandelnden Ansichten gibt. Es stehen sich hauptsächlich zwei Meinungen ziemlich scharf gegenüber. Die einen Forscher, zu welchen ZIEGLER, SCHWARZE, BIEHRINGER, MONTICELLI u. a. gehören, lassen die Hautschicht der Trematoden aus einem metamorphosierten Epithel entstehen, dessen Kerne verloren gehen und dessen Plasma chemisch verändert wird. Ein wirkliches Körperepithel scheint übrigens bei den Temnocephalen in Form einer außerhalb der Körpermuskulatur gelegenen kernhaltigen Schicht vorhanden zu sein, wie WACKE in seinen neulich erschienenen Untersuchungen zeigt.

Den genannten Autoren gegenüber stehen BRANDES (1892), WALTER, KOWALEWSKY, LOOSS und mit einiger Modifikation auch BLOCHMANN, nach deren Anschauung die Cuticula der Trematoden als das Produkt von unter der Muskulatur gelegenen Drüsenzellen betrachtet wird. Die von LEUCKART bis in die 80er Jahre hinein vertretene Ansicht, »daß die Körperbedeckung der Trematoden eine Cuticula sei, abgesehen von einer zelligen Subcuticularschicht«, ist schon von BIEHRINGER widerlegt und kann heute als gänzlich überwunden betrachtet werden. Zwischen diesen beiden einander recht schroff gegenüberstehenden Theorien nehmen nun MACLAREN und vor ihm H. v. BUTTELREEPEN eine vermittelnde Stellung ein, indem sie die Cuticula auffassen »als das Produkt eines Epithels, dessen äußere Zellkerne verloren gehen, während die zugehörigen Drüsenzellen, welche in das Parenchym eingesunken sind, durch ihr Secret die Dicke der betreffenden Schicht bedingen«. Diese Ansicht trifft meines Erachtens durchaus das Richtige. Man hat jedoch bisher zur Klärung dieser Frage die Ammen der Geschlechtsformen zu wenig herangezogen, da die Mehrzahl der diesbezüglichen Untersuchungen sich meist nur auf letztere erstreckte. Und doch scheinen vor allem jene zur Lösung

dieses Problems geeignet. So verschieden auch Sporocyste, Redie und Cercarie in ihrem Bau und Aussehen sein mögen, so haben doch alle wiederum sowohl anatomisch wie histologisch etwas Übereinstimmendes, und LOOSS weist mit Recht in seiner Arbeit über *Amphistomum subclavatum* (1892) darauf hin.

Wie der Vorgang der Cuticularbildung bei den Redien verläuft, wurde oben gezeigt. Danach erscheint für die Cuticula der Redien die zuerst von H. E. ZIEGLER ausgesprochene Ansicht zweifellos die richtige¹.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den geschlechtsreifen Trematoden und auch schon bei den Cercarien insofern, als bei diesen die Dicke der Cuticula eine recht beträchtlichere als bei den Redien und Sporocysten ist. Während sie hier nur eine schmale Begrenzung an der Außenseite des Körpers darstellt, erreicht sie dort eine ansehnliche und bedeutende Festigkeit. Ihre Entstehung ist aber auch bei den Cercarien, wie wir durch die Untersuchungen von SCHWARZE und LOOSS (1892) wissen, vollkommen analog der bei den Redien. Ich stimme nun mit MACLAREN darin überein, daß der beträchtliche Durchmesser der Trematoden-Cuticula — nach ihrer ursprünglichen zelligen Anlage — durch das zwischen die beiden Lamellen sich ergießende Secret subepithelialer Drüsen allmählich erreicht wird. Denn erstens sind solche Drüsen in der Tat bei den Trematoden vorhanden, die auch ihre Ausführungsgänge der Cuticula zuwenden (Abbildung 3, S. 520: MACLAREN), und dann besitzt, wie wir gesehen haben, die äußere Lamelle auch einen ziemlichen Grad von Elastizität, wodurch die allmähliche Dickenzunahme der Trematoden-Cuticula ganz gut verständlich wird. Sie wird also durch die Anwesenheit einer solchen Drüsenzellschicht bedingt; bei den Redien und Sporocysten dagegen bleibt die Cuticula in ihrer ursprünglichen Dicke erhalten, so wie sie anfangs durch den Cuticularisierungsprozeß gebildet wurde, da eine Verstärkung derselben durch Drüsensecret infolge des Fehlens solcher Drüsenzellen nicht möglich ist, denn Sporocysten und Redien fehlen — abgesehen von dem im Kopfabchnitt gelegenen, noch später zu besprechenden Drüsenzellenkomplex — solche vollkommen; während ja sonst die Cuticula der Ammen noch die der Geschlechtsformen weder genetisch noch anatomisch Verschiedenheiten aufweist.

Die Keimblätterfrage bei den Tematoden kann auch heute noch nicht als vollständig gelöst betrachtet werden, da die Embryonalanlagen dieser von den übrigen Tierklassen so stark abweichenden Organismen nur schwer mit denen der andern homologisiert werden können. Ich muß für das Folgende kurz auf die vorzüglichen Untersuchungen SCHAUINSLANDS zurückgreifen. Wie er gezeigt, findet bei der Bildung der Körperbedeckung des Miracidiums ein ganz ähnlicher

¹ Unmittelbar bevor ich diese Arbeit dem Druck übergebe, kann ich hinzufügen, daß ZIEGLER in den kürzlich ausgegebenen Verhandlungen der Deutschen Zoolog. Gesellschaft (Leipzig 1905, S. 35) sich auf Grund der neueren Untersuchungen seines Schülers C. F. RÖWER in sehr verschiedener Weise dahin ausspricht, daß in der Hautschicht der Trematoden, der sog. Cuticula, Kerne und Kernreste aufzufinden sind, daß diese einem Epithel vergleichbar ist und aus der äußersten Zellschicht der Keimballen hervorgeht.

Vorgang statt wie bei der Redie und Cercarie. Es bildet sich nämlich, nachdem die am oberen Pole des Eies liegende Eizelle sich in einen soliden, morula-ähnlichen Zellhaufen geteilt hat, eine Hüllmembran aus, indem, ganz analog den Verhältnissen, wie wir sie von den Redien kennen gelernt haben, eine gewöhnliche kuglige Embryonalzelle sich kugelkappenförmig über die Peripherie des Keimballens hinaustretend, diesem anlegt und uhrglasförmig überwölbt. Diesem Vorgange schließen sich andre Zellen an. Die diese Hülle bildenden Zellen werden wahrscheinlich ebenfalls cuticularisiert wie die der Redien und Cercarien; sie ziehen sich dabei in eine dünne Membran aus, welche bald den ganzen Embryo umgibt, so daß auf diese Weise die primäre Hautschicht des Embryo gebildet wird. Also geht auch beim *Miracidium* die Anlage der Hüllmembran in gleicher Weise wie bei den Redien vor sich; ob diese nun einen gleichen Cuticularisierungsprozeß wie die der Redie erfährt oder nicht, kann, glaube ich, für einen Vergleich außer acht gelassen werden. Die Vorgänge bei der Bildung der ersten Körperbedeckung sind also sowohl beim *Miracidium* wie bei der Redie und Cercarie in geradezu überraschender Weise gleich. Diese Schicht, die ich deshalb schon als die »primäre« bezeichnete, ist nun beim *Miracidium* nicht die definitive, sondern sie wird bekanntlich beim Ausschlüpfen der Flimmerlarve aus der Eihülle abgestreift und in derselben zurückgelassen. Es bildet sich vielmehr nach den Beobachtungen des genannten Forschers unter dieser primären Hüllmembran eine zweite Schicht platter Zellen aus, die den Embryo umgeben: Die definitive, das Flimmerkleid tragende Körperbedeckung, welche SCHAUNSLAND als »Ectoderm« auffaßt und ebenfalls durch Umwachsung des Keimballens entstehen läßt gleich der ersten, so daß nach seiner Auffassung der ganze Vorgang als eine Gastrulation durch Epibolie aufzufassen ist.

Daß die Bildung der Körperbedeckung bei *Miracidium* und Redie identisch oder doch mindestens sehr ähnlich ist, wie sie beide überhaupt, worauf auch bereits hingewiesen wurde, noch weitere Übereinstimmungen aufweisen, daß Looss (1892) sie miteinander vergleichen konnte, haben wir gesehen; ja die Übereinstimmung beider scheint nach einer wichtigen Beobachtung des letztgenannten Forschers, die ich hier heranziehen muß, noch weiter zu gehen, obgleich ich selbst den zu beschreibenden Vorgang nicht beobachtete. So lange nämlich die Redien, aber auch die Cercarien, noch im Muttertiere liegen, haben sie geschlossene Mund- und Geburtsöffnung. »Der Durchbruch beider,« sagt Looss in seiner Arbeit über *Amphistomum subclavatum* (1892), »erfolgt erst durch eine Häutung, bei welcher die gesamte Epidermis wie auch die cuticulare Auskleidung des Mundsaugnapfes abgeworfen werden.« Bei *Amphistomum subclavatum* selbst hat Looss nur die Anzeichen dieses Häutungsprozesses an der Redie gesehen, jedoch hat er ihn nach seinen Angaben bei der Redie von *Cercaria cystophora* direkt beobachten können. Die Häutung geschieht in der Weise, daß sich die Haut zunächst von dem Körper abhebt, am Hinterende desselben einreißt, schließlich nach vorn geschnellt und abgeworfen wird. Ich selbst habe diesen übrigens bisher nur von Looss beschriebenen Prozeß nicht beobachtet, da ich lebende Redien nicht untersuchte. Nach SCHAUNSLAND wird nun die neue Ectodermanlage in der Mehrzahl der Fälle beim *Miracidium* zu der definitiven, den Flimmerbesatz tragenden Hautschicht durch den gleichen Prozeß wie bei der Bildung der dauernden Körperbedeckung der Redie, indem sich unter der ersten, der »primären«, eine neue Schicht von Epithelzellen ausbildet. Wie man also sieht, ist die Art und Weise der Entstehung der beiden

Hautschichten beim Miracidium und der Redie die gleiche, nur ist der Unterschied zwischen beiden Entwicklungsformen der, daß beim ersteren die Zellschichten meist mehr oder minder ihre zellige Natur bewahren, bei der Redie dagegen durch einen Cuticularisierungsprozeß verändert werden. Looss dagegen hat, wie es scheint, eine andre Auffassung über die Entstehung der definitiven Cuticula bei der Redie. Er sagt: »Das, was nunmehr die Bedeckung des Körpers liefert, glaube ich als eine Cuticula im Sinne von BRANDES auffassen zu müssen, wenigstens konnte ich Zellkerne in der neuen Haut nicht entdecken, auch schließt sich ihr übriges Verhalten dem der Cuticula der ausgebildeten Würmer an. Ihre Bildung dürfte wohl übrigens mit der Umwandlung der inneren Wandzellen im Zusammenhang stehen.«

Diese Ansicht ist jedoch nicht ganz konsequent; ich kann mich auf Grund meiner eignen Beobachtungen derselben nicht anschließen, da sie einen Widerspruch enthält. Wie bereits aus der Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten über die Entstehung der Cuticula bei den Trematoden von MACLAREN angeführt wurde, ist die Theorie von BRANDES (1892) die, nach welcher »die Hautschicht der Trematoden als das Produkt von Drüsenzellen betrachtet wird, welche unter der Muskulatur gelegen sind«. Es wurde auch bereits bemerkt, daß solche Drüsenzellen bei den Redien nicht vorkommen, abgesehen von den verhältnismäßig wenigen, im Vorderteil der Redie gelegenen Drüsenzellen (vgl. Fig. 18, Taf. XVII), die zuerst von LEUCKART, dann von LOOSS selber und andern als sog. »Pharyngealdrüsen« angesprochen worden sind, und die auch, wie in dem betreffenden Kapitel erörtert wird, wahrscheinlich einer ganz andern physiologischen Funktion dienen. Meines Erachtens läßt sich daher für die Bildung der definitiven Cuticula bei den Redien die Auffassung von BRANDES nicht heranziehen, die für die Geschlechtsformen, wo sich solche Drüsen in Menge finden, wohl Geltung haben kann, aber nicht für die Redien oder Sporocysten. Looss (1892) trifft vielmehr das Richtige, wenn er die Körperbedeckung der Redien aus den inneren Wandzellen hervorgehen läßt, also durch einen gleichen Cuticularisierungsvorgang, wie wir ihn bereits für die primäre Hülle der Redien kennen lernten. Ein solches Verhalten würde sich auch zwanglos den Beobachtungen SCHAUMSLANDS anschließen, nach welchen beim Embryo unmittelbar nach der Entwicklung der ersten Körperbedeckung, die ja später funktionslos wird und im Ei zurückbleibt, sich schon unter derselben eine zweite Lage von Zellen differenziert, welche eine zweite, die endgültige Körperhülle abgibt. (Bei diesem Vergleich zwischen den Hüllen des Miracidiums und der Redie ihrer Bildung nach, wird außer acht gelassen, daß auch diese zweite, die Cilien tragende Körperdecke des Miracidiums beim Einwandern in das Wirtstier abgeworfen wird. Für das Miracidium als solches jedoch bildet die cilientragende Zellschicht in der Tat die endgültige Bedeckung.) Es ist eigentlich selbstverständlich, daß man zur Bildung zweier gleicher Organe auch den gleichen Entwicklungsvorgang sieht. Übrigens bildet auch Looss, allerdings für Sporocysten, die sich wieder aus Sporocysten entwickeln, der *Cercaria vivax* Sons in einer 4 Jahre später als die vorhin zitierte erschienenen Arbeit (1896) in den Figuren 169, 170 und 171, Tafel XV Sporocystenkeimballen ab, wo eine zweite distinkte Zellschicht, aus platten, spindelförmigen, stark granulierten Zellen bestehend, sich ausbildet unter der ersten, primären Cuticula, die teilweise noch ihren zelligen Ursprung erkennen läßt; er bezeichnet beide Zellschichten in dieser Arbeit als »enveloppe cellulaire externe et interne«. Trotzdem nähere Angaben darüber im Text nicht gemacht sind, scheint es doch nach den Abbildungen,

als wenn LOOSS von seiner ursprünglichen Ansicht, die definitive Cuticula bei Sporocysten und Redien als eine solche im Sinne von BRANDES aufzufassen, wieder abgekommen sei.

Meine eignen Beobachtungen über die Bildung der bleibenden Cuticula bei den Redien sind folgende. Lange bevor ich durch das Studium der Loosschen Arbeiten auf eine Häutung der Redien aufmerksam gemacht worden war, waren mir vereinzelte junge, noch in den Muttertieren liegende Redien aufgefallen, die unter der noch mit zerfallenden Kernen versehenen Cuticula eine distinkte Zellschicht aufwiesen, welche sich jener dicht anlegte und sich auffällig von den übrigen, das Innere der Redie erfüllenden Zellen unterschied. Die Zellen dieser Schicht enthalten, wie Fig. 5, Taf. XVI zeigt, große helle, dicht aneinander schließende Kerne von meist ovaler Gestalt, die einen deutlichen, ziemlich großen Nucleolus besitzen; sie gleichen in Gestalt und Aussehen vollkommen denjenigen Zellen, welche die erste Cuticula lieferten, während die übrigen Zellen der embryonalen Redie meist kleiner sind, stärker gefärbt, von rundlicher Form und mit einem körnigen Chromatin versehen. In der Fig. 5, Taf. XVI ist nur der eine Teil des Längsschnittes dargestellt. Es handelt sich hier um ein deutlich von den übrigen Zellen sich abhebendes, unter der Körperbedeckung liegendes Epithel. Ich vermute nun, daß dieses Epithel bei der Häutung der Redie und nach dem Abwerfen der ersten Cuticula durch einen gleichen Cuticularisierungsprozeß die definitive Körperbedeckung liefert. Einen Beweis für diese Vermutung zu erbringen, bin ich leider nicht im Stande, da ich die Veränderung jenes Epithels nicht beobachtete und die Häutung selbst nach den Angaben von Looss erst nach der Geburt der Redie stattfindet. Für diese Ansicht indessen lassen sich verschiedene Gründe anführen. Daß es sich eventuell um ein Keimepithel handelt, ist deshalb ausgeschlossen, weil das Tier, von dem die Zeichnung stammt, wohl die Anlage des Darmes zeigt, aber noch keine Andeutung der Bildung einer Leibeshöhle; gleichmäßig ist der Raum zwischen Darmanlage und dem Epithel mit Keimzellen erfüllt, denn ein Keimepithel wird, wie später bei der Bildung der Leibeshöhle noch zu erörtern ist, erst nachher durch das Auftreten einer solchen und die Bildung von Keimballen geliefert, indem die Propagationszellen durch diese Vorgänge allmählich an die Cuticula herangedrückt werden, wo sie schließlich mit dem nunmehr einsetzenden Wachstum des jungen Tieres und durch den Verbrauch von Keimzellen, also im Verlauf der weiteren Entwicklung, das Bild eines Epithels abgeben. Auch habe

ich sonst noch verschiedentlich an andern Exemplaren, die überhaupt noch keine Darmanlage aufwiesen, ein solches distinktes Epithel der eben beschriebenen Art unter der Cuticula beobachten können, ferner an solchen, die bereits vollkommen ausgebildet waren. Schon das Aussehen der Kerne dieses Epithels läßt auf eine solche Verwendung schließen, da, wie wir es bereits von den Kernen der primären Cuticula sahen und später bei der Entwicklung des Redien-darmes wieder antreffen werden, fast alle Organe der Redien aus solchen großen mit hellen, bläschenförmigen Kernen versehenen Zellen gebildet werden, die sich dadurch von den andern, meist etwas kleineren und stärker granulierten Zellen des Keimballens unterscheiden. Ich glaube daher nicht fehlzugehen, wenn ich das beschriebene, so charakteristische Epithel als den Vorläufer der späteren definitiven Cuticula anspreche.

Wir haben nun gesehen, daß sowohl in der Bildungsweise, wie in der Verwendung der beiden Hautschichten sowohl der Redie, wie des Embryos eine auffallende Übereinstimmung herrscht. SCHAULAND bezeichnet nun die sekundäre Hülle des Miracidium als »Ectoderm«, weil sie die bleibende Körperbedeckung desselben darstellt. Auch für die Redien dürfte daher die Anwendung dieses Begriffes auf die zweite, die definitive Cuticula liefernde Zellschicht zulässig sein, wenn man überhaupt die Vorgänge bei der Embryonalentwicklung der Trematoden mit denen der andern Tierklassen vergleichen kann. In dem Kapitel über die Darmbildung der Redien wird noch auf die Entstehung des Entoderm und Mesoderm einzugehen sein.

2. Die Muskulatur der Redie.

Unter der Cuticula der Redie findet sich die Muskulatur. Gleichwie bei geschlechtsreifen Trematoden ist auch bei den Redien die Muskulatur in der Form des Hautmuskelschlauches entwickelt. Daß ganz junge Redien infolge ihrer Muskulatur Bewegungsfreiheit in ziemlich hohem Maße besitzen, wurmförmige Kontraktionen ausführen können und dadurch bis zu einem gewissen Grade lokomotionsfähig werden, wird durch die Beobachtungen aller Forscher bestätigt, die Gelegenheit hatten, lebende Redien zu beobachten. Hieraus erklären sich auch die Wanderungen, welche die Redien innerhalb ihres Wirtstieres nach den verschiedensten Organen desselben zu unternehmen imstande sind, um z. B. von der Kiemenhöhle der Gastropoden in die Leber und andre Organe zu gelangen. Je älter die Redien werden, desto mehr geht ihnen infolge der Zunahme der Brut

im Innern und der damit einsetzenden Organdegeneration die Fähigkeit der Ortsbewegung verloren, so daß sie schließlich zu einem unbehelflichen, fast bewegungslosen Keimsack herabsinken. Aber selbst ganz alte Redien, die beim Öffnen einer Schnecke bewegungslos auf dem Objektträger lagen, hatten noch nicht völlig die Kontraktionsfähigkeit verloren, denn fast immer war beim Übergießen mit der Konservierungsflüssigkeit eine mit bloßem Auge deutlich wahrnehmbare Zusammenziehung des ganzen Tieres in der Längsachse zu bemerken. Meist zeigen auch konservierte ältere Redien auf Längsschnitten eine mehr oder weniger ausgeprägte wellenförmige Faltung ihrer Cuticula, die durch Längskontraktionen im Moment des Abtötens entstanden ist.

Der Hautmuskelschlauch der Redien besteht aus zwei übereinander liegenden Schichten: Einer außen unmittelbar unter der Cuticula liegenden Ringmuskelschicht und einer darauf nach innen folgenden Längsmuskelschicht. Die Lagerungsverhältnisse ergeben sich aus dem Längsschnitt einer Redie in Fig. 6, 9, 10, 11, Taf. XVI. Die beiden Muskelschichten sind nicht von gleicher Stärke. Während die Längsmuskulatur aus ziemlich dicken, stark färbbaren, etwas geschlängelten Muskelfasern besteht, die jedoch nicht das Tier in seiner ganzen Länge durchsetzen, sondern von verschiedener Länge sind, sind die Fasern der Ringmuskelschicht bedeutend dünner und stellen sich auf Längsschnitten durch Redien als eine feine Punktierung unter der Cuticula dar; sie sind auch schwächer färbbar als die Längsmuskelfasern. Während nun die einzelnen Ringmuskelfasern dicht aneinander liegen und parallel verlaufend die Redie umgeben, treten zwischen den Fasern der Längsmuskulatur größere Abstände auf. [Fig. 7, Taf. XVI einen Tangentialschnitt durch eine ältere Redie darstellend.] Eine Querstreifung der Fasern beider Muskelschichten vermochte ich nicht an meinen Eisenhämatoxylin-Präparaten festzustellen; nach meinen eignen Befunden besteht die Muskulatur der Redien aus glatten Fasern, obwohl BUGGE eine solche beschreibt. Er gibt seine diesbezüglichen Beobachtungen in einem kurzen, nur wenige Zeilen umfassenden Anhang, die ihm bei seinen Untersuchungen des Excretionsgefäßsystems von Cercarien, die er in Redien von *Limnaeus stagnalis* fand, aufgefallen waren. Er sagt (S. 217): »Bei Methylenblaufärbungen erschien die Ring- und Längsmuskulatur nicht gleichmäßig gefärbt, worauf schon BRANDES (1892) für Trematoden aufmerksam gemacht hat, was jedoch mit einer Querstreifung der Ring- und Längsmuskelfasern nichts zu tun hat. Meine

Eisenhämatoxylin-Präparate zeigten regelmäßig bei gewisser Differenzierung eine deutliche Querstreifung der Ring- und Längsmuskelfasern von Redien und Cercarien, wie wir sie bei Arthropoden und andern Wirbellosen auffinden und wie sie von CERFONTAINE in dem Saugnapf von *Meristocotyle* und von NICKERSON bei *Stichocotyle nephropis* schon gesehen ist.«

Trotzdem ich infolge dieser bestimmten Angaben meine Aufmerksamkeit besonders auf diesen Punkt richtete, glückte es mir nicht, obgleich ich dafür ganz geeignete Präparate habe, eine Querstreifung in den Muskelfasern meiner Redien festzustellen. Auch BETTENDORF erwähnt in seiner wenige Jahre vor der oben genannten erschienenen Arbeit, die sich mit Hilfe der Methylenblaufärbung eingehend mit dem feineren Bau der Trematodenmuskulatur befaßt, nichts von einer solchen Querstreifung. Fig. 8, Taf. XVI zeigt eine stark vergrößerte Längsmuskelfaser, wie sie mir an meinen Präparaten entgegentrat. Die contractile Substanz findet sich zu beiden Seiten der Faser in Form einer feinen Granulierung. Der innere Teil der starken Längsfaser erscheint daher meist etwas heller gefärbt, außen umgeben von einer sich intensiver färbenden, der contractilen Substanz; beide Teile sind ziemlich scharf gegeneinander abgesetzt. Die gleiche Beobachtung betreffs des Baues der Muskelfasern der Trematoden gibt auch, wie ich der BETTENDORFSchen Arbeit entnehme, JÄGERSKIÖLD an. Jedoch beschreibt er eine derartige Differenzierung der Fasern von der Ringmuskulatur; ich hingegen vermochte an diesen eine Differenzierung wegen ihrer geringen Größe nicht zu konstatieren. Wenn auch meine und die JÄGERSKIÖLDSchen Beobachtungen insofern voneinander abweichen, als letzterer eine Differenzierung der Ringmuskelfasern, ich für die der Längsmuskulatur konstatierte, so haben sie doch das Gemeinsame, daß eine Differenzierung der Muskelfasern in der beschriebenen Weise besteht, nicht etwa eine Querstreifung. Zu berücksichtigen ist dabei, daß die JÄGERSKIÖLDSchen Angaben für eine Geschlechtsform, meine für eine Ammengeneration gelten. Die abweichenden Beobachtungen mögen vielleicht auch darin ihren Grund haben, daß bei *Ogmogaster*, für welchen die JÄGERSKIÖLDSchen Beobachtungen Geltung haben, die Ringmuskulatur stärker entwickelt als die Längsmuskulatur ist, während die Redien bezüglich der Ausbildung der beiden Muskelsysteme im allgemeinen mit dem für die Trematoden gültigen Schema übereinstimmen, daß die Längsmuskulatur bedeutend stärker als die Ringmuskulatur ist.

Durch eine Differenzierung, wie ich sie von der Muskelfaser der

Redie beschrieb, kann leicht der Eindruck einer Röhre hervorgerufen werden, was auch Looss (1892) annimmt, wenn er in seiner Arbeit über *Amphistomum subclavatum* sagt (S. 149): »Dabei zeigen sie teilweise sehr deutlich, daß sie innen hohl, also sogenannte Röhrenmuskeln sind.« Auch andre Autoren, z. B. BRANDES (1892) sprechen von hohlen Muskelfasern bei den Trematoden. Diese Beobachtungen beziehen sich zwar auf geschlechtsreife Formen, ob aber zwischen diesen und ihren Ammengenerationen bezüglich der Muskulatur so weitgehende Differenzen tatsächlich bestehen mögen, erscheint mir doch zweifelhaft; an den Längsmuskelfasern meiner Redien war stets im Gegenteil innerhalb der contractilen Substanz, der stärker tingierten Außenschicht der Faser, eine zarte Längsstreifung wahrzunehmen.

Ferner sei noch erwähnt, daß ich weder in der Körpermuskulatur, noch in der des zu besprechenden Pharynx irgend welche Muskelkerne aufgefunden habe. Bei der Muskulatur der Geschlechtsformen fanden die meisten Autoren ebenfalls die Fasern ohne Muskelkerne, jedoch ist diese Frage noch keineswegs endgültig damit abgeschlossen, da von andern solche festgestellt wurden. So hat neuerdings BETTENDORF durch Methylenblaufärbung große mit den Muskelfasern meist durch Protoplasmafortsätze in Verbindung stehende Zellen konstatiert, die er für Myoblasten oder Muskelbildungszellen ansieht.

Einige Autoren beschreiben noch einen vor dem distinkten Kopfteil der Redie gelegenen ringförmigen Wulst, der nach THOMAS durch »ein gürtelförmiges Band von Längsmuskelfasern« hervorgerufen sein soll, wodurch dann eine Falte der Körpercuticula gebildet wird, zwischen deren »vorderen und hinteren Rand die kurzen Fasern« der Längsmuskulatur sich ausspannen. Eine derartige Verdickung von Muskelschichten habe ich nie im vorderen Teil meiner Redien aufgefunden, sondern im Gegenteil lief die Körpermuskulatur immer in gleicher Anordnung und Dicke um den ganzen Körper der Redie herum. Auch LEUCKART gibt an, daß der »Kopfgürtel« häufig den Redien fehlen kann.

Die übrige bei den Redien noch vorkommende Muskulatur, die Organmuskulatur, soll im Zusammenhang mit diesen besprochen werden.

Der Darm der Redien.

Zunächst soll der ausgebildete Zustand des Darmes beschrieben werden. Von allen Organen der Redie ist er das bei weitem charakte-

ristischste und auch das umfangreichste. Infolge seines Vorhandenseins erhebt sich die Redie in ihrer Organisation über die Sporocyste. Zwar wissen wir durch die Untersuchungen verschiedener Forscher, so G. WAGENERS, der der erste war, der das Vorhandensein eines Darmes feststellte, und dann besonders durch die eingehenden Untersuchungen SCHAUINSLANDS über die Embryonalentwicklung der digestischen Trematoden, ferner durch LEUCKART, COE u. a., daß auch das Miracidium einen Darmapparat besitzt und zwar in gut ausgebildeter Weise, ähnlich so, wie er in den folgenden Zeilen von der Redie beschrieben wird, d. h. einen verschieden großen, unpaaren Blindsack, der von einem einschichtigen Darmepithel begrenzt wird, und der bei den Miracidien einiger Trematodenarten sogar einen abgesetzten, gut entwickelten Pharynx mit deutlicher Radiärmuskulatur besitzt. Bei dem Miracidium jedoch stellt der Darm lediglich ein larvales Organ dar, das beim Eindringen desselben in das Wirtstier durch die dann folgende Umwandlung in die Sporocyste nach und nach zugrunde geht. Bei der Redie dagegen ist der Darm ein bleibendes Organ.

Wie schon bemerkt, nimmt der Darm der Redie häufig den größten Teil des Tieres ein, obwohl dies je nach den Arten auch gewissen Schwankungen unterworfen sein kann. Besonders variiert die Größe und der Umfang des Darmes nach dem Alter der Redie. So kann zuweilen, wie noch bei der Reduktion des Darmes erörtert wird, bei sehr alten Individuen der ehemals fast die ganze Länge des Tieres durchziehende Darm zu einem bloßen Anhängsel des Pharynx herabsinken, kaum größer als dieser selbst. Zwischen dem Darm der ausgebildeten Trematoden und dem der Redien findet sich ein bemerkenswerter Unterschied. Die Geschlechtsformen wie auch die Cercarien besitzen durchgängig einen besonderen, deutlich von den übrigen Teilen des Darmapparates abgesetzten Saugnapf, der die Saugbewegungen und teilweise auch die Lokomotion dieser Tiere vermittelt und für dieselben so charakteristisch und konstant ist, daß er ja zu ihrer Bezeichnung »Saugwürmer« geführt hat. Der Darmkanal der Redien besitzt dagegen keine derartige Saugnapfbildung, wenigstens habe ich niemals eine Andeutung einer solchen an den von mir untersuchten Exemplaren gesehen.

An dem Darmkanal lassen sich in allen Fällen drei deutlich voneinander unterschiedene Abschnitte feststellen. Dies sind: erstens der am Vorderende des Darmes gelegene Pharynx, der bei den Redien zugleich auch die Funktion eines Saugnapfes zu übernehmen

hat, dann der stets vorhandene, meist ziemlich umfangreiche Darmblindsack. Zwischen beide schiebt sich noch ein kurzer unpaarer Abschnitt ein, der die Verbindung zwischen Darm und Pharynx vermittelt und als »Oesophagus« zu bezeichnen ist. Ich gebe zunächst eine anatomische und histologische Beschreibung des

Pharynx. Das orale Ende der Redie, an welchem der Pharynx liegt, ist in der Mehrzahl der Fälle etwas abgeplattet, so daß man von einem Mundfelde sprechen kann, wie es die Figuren 6, 9, 10 (Taf. XVI) zeigen, die Längsschnitte durch den oralen Teil einer Redie darstellen. Eine endständige, kreisrunde Öffnung, die durch eine Einstülpung der Körpercuticula gebildet wird, ist die Mundöffnung. Sie führt in einen sehr kurzen Vorraum, der von einer Fortsetzung der Körpercuticula ausgekleidet wird und sich nach dem Lumen des Pharynx zu etwas trichterförmig verjüngt. An diesen schließt sich stets der in allen Fällen sehr kräftige Pharynx an, der fast den ganzen vorderen Teil der Redie erfüllt. Er stellt, im ganzen betrachtet, ein ziemlich kompaktes, kugliges Organ dar, der Hauptmasse nach aus Muskulatur bestehend. Der Pharynx ist das einzige Organ, das bei der Degeneration der Redie vollkommen erhalten bleibt, und er ist deshalb auch noch an den ältesten Exemplaren erkennbar, während hingegen der Darmkanal selbst mit dem Alter der Redie mehr oder minder einem Reduktionsprozeß unterworfen ist.

Der Bau des Redienpharynx ist der Hauptsache nach der gleiche, wie er auch bei den Geschlechtsformen gefunden wird, und wie er hier durch viele Untersuchungen genauer bekannt geworden ist. Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß der Pharynx der Redie trotz des gleichen Baues mit dem der ausgebildeten Digenea zu gleicher Zeit zweien physiologischen Funktionen dienen muß, nämlich außer der Anheftung und Befestigung der Redie an den Geweben des Wirtstieres noch der Nahrungsaufnahme und der Weiterbeförderung der Nahrungsteile durch den Oesophagus in den Darm. Diese beiden Aufgaben werden bei den geschlechtsreifen Trematoden im allgemeinen durch zwei gesonderte Organe versehen: durch den Saugnapf und den Pharynx. An dieser Stelle sei beiläufig bemerkt, daß es auch einige digenetische Geschlechtsformen gibt, welche Looss (1894) anführt, so *Distomum reticulatum*, *D. folium* und *cygnoides*, ferner die Amphistomeen, bei denen der Pharynx allmählich ganz geschwunden und der Mundsaugnapf allein übrig geblieben ist. Diese Geschlechtsformen haben wohl von allen die meiste Ähnlichkeit mit den Redien. Vielleicht darf man nach den Looss'schen Angaben den

Pharynx der Redien mit dem Saugnapf dieser Trematoden vergleichen, zumal beide auch eine gleiche Entstehung haben.

Wie bei allen digenetischen Trematoden und den Cercarien, ist auch der Pharynx der Redien außen von einer glashellen, homogenen und strukturlosen Membran umgeben, welche den Pharynx von dem übrigen mesodermalen Gewebe trennt. Kerne vermochte ich in derselben nicht wahrzunehmen, obschon diese Membran ebenfalls einen zelligen Ursprung hat, wie bei der Entwicklung des Pharynx noch erörtert wird. Da diese den Pharynx außen begrenzende Membran häufig in späterem Alter der Redie zusammenfällt und zu einem dünnen Häutchen wird, ist sie nicht gleichmäßig gut an allen Exemplaren zu beobachten. Die durchschnittliche Dicke dieser Cuticula beträgt an gut erhaltenen Individuen etwa 3 bis 4 μ .

Wie der Pharynx außen mit einer Membran versehen ist, so trägt er auch auf seiner dem Lumen zugekehrten Innenfläche eine sehr stark entwickelte Cuticula, die selbst bis in die späteste Zeit hinein stets erhalten bleibt und auch bedeutend dicker als jene ist. Sie ist, wie die Fig. 10, Taf. XVI und 24, Taf. XVII zeigen, nicht an allen Stellen gleichmäßig stark, so daß dadurch zuweilen ein wellenförmiger Verlauf ihrer Innenfläche erzeugt wird. So ist es jedoch nicht bei allen Individuen, ich fand auch ebenso häufig solche, wo sie in fast gleichbleibender Stärke den Innenrand des Pharynx auskleidete (Fig. 11, Taf. XVI). An dem hinteren, dem unpaaren Darm zugekehrten Teile des Pharynx nimmt sie meist in ihrem Durchmesser etwas zu, während sie in der vorderen Partie desselben, sich verflachend, in die Körpercuticula übergeht (Fig. 9, Taf. XVI, Fig. 24, Taf. XVII). An dieser Stelle ungefähr von gleichem Durchmesser wie die letztere, erreicht sie in der hinteren Abteilung des Pharynx oft den doppelten der Körpercuticula. Die Ränder der Innencuticula sind auch nicht immer glatt, sondern sehr häufig, besonders bei sehr alten Exemplaren, wo sie eine bedeutende Dicke erreichen kann, vielfach gefaltet und mit kleinen, in das Lumen des Pharynx vorspringenden Höckern und Papillen versehen. Wie die den Körper bedeckende »Cuticula«, hat auch die Innencuticula des Pharynx einen zelligen Ursprung¹, wie weiter unten bei der Schilderung der Pharynxentwicklung gezeigt werden wird.

Die übrige Masse des Pharynx wird, von spärlichem Binde-

¹ Auf diese Tatsache wird auch in der oben genannten, ganz kürzlich erschienenen Publikation ZIEGLERS, die ich hier nur noch kurz erwähnen kann, ein großes Gewicht gelegt.

gewebe abgesehen, ausschließlich von einer starken Muskulatur gebildet; sie ist die stärkste Muskelmasse des ganzen Redienkörpers. Dem Zwecke des Pharynx als Organ zur Nahrungsaufnahme und Weiterbeförderung derselben entsprechend, ist seine Muskulatur keine einheitliche, sondern in verschiedenen Lagen mit spezieller Funktion der einzelnen Schichten angeordnet, in ähnlicher Weise wie auch im Pharynx der Geschlechtsformen. Die Hauptmasse des eiförmigen, dick aufgeblähten Pharynx wird von einer außerordentlich mächtigen Radiärmuskulatur gebildet, wie die Fig. 6, 9, 10, 11, Taf. XVI und 13, Taf. XVII zeigen. Die Fasern der Radiärmuskulatur spannen sich zwischen der äußeren und inneren Cuticula des Pharynx aus. Diese sind es, welche dem Pharynx auf Totalpräparaten die auffallende, ganz charakteristische Streifung verleihen. Die einzelnen Muskelfasern zeigen im allgemeinen einen gestreckten Verlauf (Fig. 9, 10, 11, Taf. XVI), doch schlängeln und verästeln sie sich vielfach, besonders an den Insertionspunkten, so daß zuweilen auch ein Geflecht von Muskelfasern sich bildet (Fig. 6, Taf. XVI). Die Dicke der einzelnen Muskelfasern ist verschieden, je nach dem Alter des Tieres, in jüngeren sind sie natürlich schmaler als in älteren. Bei sehr alten Exemplaren erreichen sie einen ansehnlichen Durchmesser wie die Fibrillen der Längsmuskulatur des Körpers (vergleiche Fig. 8, Taf. XVI), und können sogar noch stärker als diese werden. Es erübrigt sich wohl, an dieser Stelle nochmals zu erwähnen, daß es mir ebensowenig wie an den Längsfasern der Körpermuskulatur, so an denen der Radiärmuskulatur des Pharynx gelang, eine Querstreifung festzustellen.

Außer dieser Radiärmuskulatur findet sich im Pharynx der Redien von der derben Cuticula, die sein Lumen begrenzt, nach innen zu eine deutliche, scharf ausgeprägte Ringmuskulatur, die auf Längsschnitten in Form von regelmäßigen, kurzen, dicken und intensiv gefärbten Strichen auftritt, wie die Fig. 9, 10, 11 (Taf. XVI), 12 und 14 (Taf. XVII) zeigen. Sie ist so stark entwickelt, daß sie in den meisten Fällen auf Schnitten, aber auch auf Totalpräparaten schon mit ganz schwachen Vergrößerungen deutlich sichtbar ist. Die Lagerung der Ringmuskelschicht des Pharynx unterhalb der Innen-cuticula und ihre Mächtigkeit veranschaulicht Fig. 13 (Taf. XVII), welche einen Querschnitt durch den Pharynx einer Redie darstellt. Von den im Pharynx vorkommenden drei Muskelschichten ist sie die stärkste. Fig. 12 (Taf. XVII), welche eine Ergänzung zu Fig. 13 (Taf. XVII) bildet, stellt einen im vorderen Teil etwas schräg ge-

troffenen Tangentialschnitt durch den Schlundkopf dar. Im vorderen Teile dieser Figur erkennt man die Fasern der Ringmuskulatur in Gestalt der kurzen, starken Strichelung, wie sie auch auf Längsschnitten auftritt; in der hinteren, dem Oesophagus zugewendeten Partie, die tangential getroffen ist, erstrecken sie sich im natürlichen Verlaufe bogenförmig um die Innencuticula des Pharynx herum. Die Zeichnung läßt auch erkennen, daß die einzelnen Fasern dieser Ringmuskulatur einen beträchtlichen Durchmesser besitzen (vgl. auch Fig. 13, Taf. XVII); alle sind von gleich starker Färbung, von gleichem Durchmesser und Verlauf. Sie kommen nur in verhältnismäßig beschränkter Anzahl vor im Vergleich zu den schwächeren, aber in bedeutend größerer Menge auftretenden Radiärmuskelfasern. Die Ringmuskelfibrillen, denen die wichtige Funktion der Verengung des Pharynxlumens bei der Saugbewegung zukommt, während nach LEUCKART die Radiärfasern die entgegengesetzte Wirkung, d. h. Erweiterung desselben, ausüben und »die sich dadurch als wichtige Saugeinrichtungen erweisen«, ersetzen augenscheinlich ihre geringere Anzahl den Radiärfasern gegenüber durch eine stärkere Contractilität, worauf ihre intensive Tinktionsfähigkeit hindeutet. Eine Spaltung der Ringmuskelfasern im Pharynx in mehrere Schichten erfolgt nicht, wie wir es auch von derselben Muskulatur am Oesophagus noch sehen werden.

Zu erwähnen ist noch, daß die einzelnen Fasern der Ringmuskulatur nach Fig. 12 (Taf. XVII) in einer Zone einer homogenen Substanz liegen, die wahrscheinlich bindegewebiger Natur ist. Nach meinen Präparaten liegt die Ringmuskelschicht der inneren Pharynxcuticula dicht an und findet möglicherweise an ihr einen Insertionspunkt. Dagegen scheinen die einzelnen Fasern der Radiärmuskeln sich nicht direkt an der inneren und äußeren Cuticula des Pharynx zu inserieren. Wie einige gute Präparate zeigten, endigen letztere, Fig. 10, 11 (Taf. XVI), 12 und 13 (Taf. XVII) nach dem Lumen des Pharynx zu stets vor der Ringmuskulatur und inserieren an dem eben erwähnten Bindegewebe, in welches die Ringmuskulatur eingelagert ist; ebenso an der Außenseite des Pharynx an dem Bindegewebe der jetzt zu besprechenden Längsmuskulatur.

Als letztes der drei Muskelsysteme, die sich im Pharynx der von mir untersuchten Redien fanden, ist noch eine unmittelbar unter seiner Außencuticula gelegene, allerdings nur sehr zarte Längsmuskulatur zu nennen. Sie ist die schwächste der drei Muskelschichten und bedeutend schwerer in ihren Einzelheiten zu erkennen als

Längs- und Ringmuskulatur. Am besten gelingt ihre Sichtbarmachung bei intensiver HEIDENHAINscher Eisenhämatoxylinfärbung, während sie auf andern Schnitten, besonders wenn diese von alten Exemplaren stammen, nicht so klar in die Augen fällt. Fig. 10 (Taf. XVI) zeigt die Längsmuskulatur auf einem Längsschnitt durch den vorderen Teil einer Redie, Fig. 13 (Taf. XVII) dieselbe auf einem Querschnitt. Letzterer stellt nur den Pharynx ohne das umgebende Gewebe und die Körpercuticula dar; er zeigt auch, daß die einzelnen Fasern der Längsmuskulatur gleich wie die der Ringmuskulatur in eine bindegewebige Grundsubstanz eingebettet liegen, welche die einzelnen Fibrillen voneinander trennt. Merkwürdigerweise spart diese um die Längsfibrillen einen kreisrunden Raum aus, in dessen Mittelpunkt die contractile Faser liegt. Diese selbst haben einen wellenförmigen, geschlängelten Verlauf. In der Mehrzahl läuft auf Längsschnitten nur eine einzige Längsfaser um den Pharynx herum, nur selten und dann an größeren älteren Individuen bemerkte ich, daß zwei bis drei einander parallel verlaufende vorhanden waren, so daß die Kontraktionen des Pharynx in der Längsachse nur äußerst schwach bei der Redie sein können.

LEUCKART, der einer der wenigen Autoren ist, die einige Angaben über die Muskulaturverhältnisse im Schlundkopf der Redien machen, während wir über diese bei den Geschlechtsformen eine ganze Reihe trefflicher Beobachtungen besitzen, beschreibt sie im allgemeinen so, wie ich sie auch gefunden habe, trotzdem sich von ihm einige Abweichungen in meinen Resultaten finden. So sagt LEUCKART: »Unter der nach innen gekehrten derben Cuticula liegt zunächst eine dünne Lage ringförmiger Fibrillen. Ähnliche Ringfasern sind der Außenfläche der Radialmuskeln aufgelagert.« LEUCKART spricht demnach die äußere Muskellage des Redienpharynx als eine Ringmuskulatur an. Es handelt sich aber in der Tat, wie ich mich auf vielen Schnitten überzeugen konnte, um eine zarte Längsmuskulatur, die unterhalb der äußeren Cuticula den Pharynx umgibt. Ferner nennt LEUCKART die innerste Muskelschicht desselben »eine dünne Lage ringförmiger Fibrillen«. Nun ich habe im Gegenteil stets bei allen meinen Redien, sowohl bei denen aus *Limnaeus* wie aus *Paludina* gefunden, daß gerade diese von den drei Muskelsystemen des Pharynx die am stärksten und besten ausgebildete ist, die bei HEIDENHAINscher Färbung schon mit schwachen Vergrößerungen in das Auge fällt. Die Verschiedenheit unsrer Ergebnisse bezüglich der Pharynxmuskulatur der Redien braucht indes nicht auf Beobachtungsfehlern zu beruhen, sondern kann durch die Verschiedenheit unsres Untersuchungsmaterials bedingt sein, da LEUCKART fast alle seine Angaben auf die Redie des *Distomum hepaticum* bezieht. Es mögen in der Tat auch wohl Abweichungen bei verschiedenen Arten vorkommen, wie man es auch bei den Angaben über die Saugnäpfe und Pharynges der Geschlechtsformen findet (vergleiche BRAUN), wo diese nicht nur für verschiedene Arten verschieden lauten, sondern nicht einmal für ein und dieselbe Art bei den einzelnen Forschern übereinstimmen. In bezug auf den anatomischen und histologischen Bau sowie Anordnung der einzelnen Muskelschichten im Pharynx fanden sich jedoch

zwischen den Redien aus *Limnaeus* und denen aus *Paludina* keine Unterschiede. Die Muskellagen im Saugnapf und Pharynx der ausgebildeten Trematoden sind meist komplizierter, da bei diesen neben den konstant auftretenden Radiärmuskeln noch eine größere Zahl von Ring- und Längsmuskellagen hinzukommt, ferner noch die Radialmuskulatur kreuzende Längsfibrillen. Außer den drei angeführten Muskelsystemen habe ich kein weiteres im Redienpharynx beobachtet, so daß also die Muskulaturverhältnisse bei den Redien wesentlich einfacher liegen als bei den ausgebildeten Formen. Sie sind auch für die Redie funktionell vollkommen ausreichend.

Über die Funktion dieser verschiedenen Muskelschichten im Pharynx und die Rolle, die sie bei der Nahrungsaufnahme spielen, habe ich, wie über die Biologie der Redien, selbst keine Beobachtungen angestellt; ich verweise jedoch an dieser Stelle auf die Beschreibung, die LOOSS (1894, von dem Freßakt einer starken Redie aus *Bithynia tentaculata* gibt (S. 138–139). Diese Redien, die »eine aner kennenswerte Freßfähigkeit« besitzen, scheinen, wie LOOSS anführt, ein besonderes Wohlgefallen an ihren eignen Nachkommen zu besitzen, denn oft hat der Autor gesehen, daß sie in ihrer »Nähe liegende, von zerstörten Redien stammende Keimballen, selbst wenn diese den drei- und vierfachen Durchmesser ihres Pharynx besaßen, in kürzester Frist verschlangen«. Der Freßakt vollzieht sich kurz in folgender Weise: Während sich die hintere Öffnung des Pharynx durch die Ringmuskulatur verschließt, erfolgt durch eine gleichzeitige Kontraktion der Radiärmuskulatur eine becherförmige Erweiterung des Pharynxlumens, in welche der Nahrungsteil hineingezogen wird. Es kann dabei ein fürmliches Abbeißen stattfinden. Hierauf erfolgt eine energische Kontraktion der vorderen Ringmuskulatur, wodurch die Schließung des Pharynxbeckens bewirkt wird. Diese Kontraktion setzt sich, von vorn nach hinten wellenförmig fortschreitend, auf die übrige Ringmuskulatur fort, wodurch der Nahrungsballen ziemlich schnell nach hinten getrieben wird. Der Vorgang wiederholt sich in gleicher Weise, bis der ganze Keimballen aufgefressen ist. LOOSS rührt dann in seiner Schilderung fort: »Bei der ganzen Aktion sind auf die verschiedenen Muskelsysteme des Saugnapfes die Rollen augenscheinlich so verteilt, daß die um die vordere und hintere Öffnung herumlaufenden, meist etwas verstärkten Ringmuskeln als Sphincteren wirken, wohingegen die Radiärfasern Erweiterer des Lumens, die innere Ringmuskulatur Verengerer desselben darstellen. Letztere heben dabei auch zugleich die Kontraktion der Radiärfasern wieder auf und können bei der Schluckbewegung noch unterstützt werden durch die äußeren Ring- sowie Längsmuskeln des Saugnapfes.« Aus diesen Angaben ist zu entnehmen, daß auch LOOSS ebenso wie LEUCKART noch eine zweite außen an dem Pharynx der Redien verlaufende Ringmuskulatur annimmt. In der Arbeit, welcher die oben angeführte Stelle entnommen ist, gibt LOOSS (1894) nur eine Beschreibung des Freßaktes einer Redie, aber nicht eine solche des Pharynx selbst. Die Angaben, welche von ihm in der erwähnten Arbeit über den Bau des Pharynx gemacht werden, gelten nur für den der Geschlechtsformen. Er glaubt aber, »daß alle Pharynges im Prinzip denselben Bau zeigen«. Wenn ich auch nicht, wie schon erwähnt, eine zweite äußere Ringmuskelschicht im Pharynx meiner Redien auffand, so lassen sich doch meines Erachtens die von LOOSS gemachten Beobachtungen auch auf diese ohne weiteres übertragen, denn die vorhin von mir beschriebene, außerordentlich starke, innere Ringmuskulatur ist zu einer Verengung des Pharynxlumens vollkommen ausreichend; es bedarf dazu nicht noch erst einer zweiten äußeren Ringmuskulatur. Wenn bei den Ge-

schlechtsformen auch, wie meist angegeben wird, noch ein zweites Ringmuskelsystem vorhanden ist, so wird dem inneren bei der Verengung des Pharynxlumens doch immer der Hauptanteil zufallen.

Im Anschluß an die Muskulaturverhältnisse des Redienpharynx habe ich noch eine Angabe mehrerer Autoren, z. B. LEUCKARTS, zu erwähnen. Wie bereits bei der Körpermuskulatur der Redie erörtert wurde, beschreibt LEUCKART vor dem Kopfteil einen ringförmigen, aus der Längsmuskulatur gebildeten Wulst. Von diesem Ringwulst soll sich nun der größte Teil der Längsmuskelfibrillen abzweigen, »um an den Pharynx und die Vorderfläche des Kopftheiles zu inserieren. Sie dienen als Retractoren der genannten Teile und können mit den beim Miracidium des Leberegels vorhandenen Fasern, den Retractoren des Rüssels, verglichen werden«. Ebenso wenig wie ich den von LEUCKART beschriebenen ringförmigen Muskelwulst im Kopfabschnitte meiner Redien beobachtete, so wenig vermochte ich von solchen an den Pharynx herantretenden Muskelzügen etwas zu sehen. Bei den Geschlechtsformen wie bei den Miracidien wird allerdings übereinstimmend von einer speziellen, zur Bewegung des Pharynx dienenden Muskulatur berichtet; bei den ersteren erweist sich diese nach LEUCKART »als eine Abzweigung der Körpermuskeln, die die Bewegung des Pharynx gegen den Saugnapf reguliert«, so daß er beim Leberegel zwei besondere Muskelzüge zur Bewegung des Pharynx unterscheidet: »einen *Musculus protractor pharyngis* und ferner noch als dessen Antagonist einen *Musculus retractor pharyngis*«. Bei meinen Redien kam nie eine derartige zur Bewegung des Pharynx dienende Muskulatur vor, wie LEUCKART sie beschreibt. Zu einer Längskontraktion des Pharynx dient die außen an demselben gelegene Längsmuskulatur, welche wohl in gewissen Grenzen eine Zusammenziehung desselben in der Längsachse gestattet.

Nachdem die Muskulaturverhältnisse des Redienpharynx im voranstehenden erörtert worden sind, habe ich noch eines in demselben vorkommenden wichtigen Gebildes zu gedenken. Es sind dies die konstant im Pharynx auftretenden sog. »großen Zellen«, wie sie von den Autoren bezeichnet werden, und wie sie in gleicher Anordnung und Ausbildung auch im Pharynx, Mund- und Bauchsaugnapf der ausgebildeten Trematoden angetroffen werden. Bei allen Redien finden sich im Pharynx zwischen den Radiärmuskelfasern große, helle, bläschenartige Zellen von meist birnförmiger Gestalt, welche einen ziemlich großen, zuweilen fein granulierten Kern mit meist einem, seltener mit zwei scharf umrissenen Nucleolen besitzen.

Sie liegen zwischen der inneren Ringmuskulatur und der äußeren Längsmuskulatur des Pharynx, meist dieser etwas genähert, in einer der Krümmung desselben entsprechenden Zone angeordnet, eingestreut zwischen die Radiärfasern (Fig. 9, 11, Taf. XVI, 12, 13, Taf. XVII). Meist liegen regelmäßige Zwischenräume zwischen den einzelnen »großen Zellen«, seltener liegen diese wie auf den Fig. 9 und 11 (Taf. XVI) dichter aneinander. Wegen ihrer bedeutenden Größe und ihres konstanten Vorkommens bilden die »großen Zellen« die auffallendste Erscheinung im ganzen Pharynx sowohl bei Redien wie bei den Geschlechtsformen; an Schnitten bemerkt man sie schon mit ganz schwachen Vergrößerungen. Die einzelnen Fibrillen der Radiärmuskulatur, welche meist einen gestreckten Verlauf nehmen, geben denselben in der Nähe dieser Zellen auf und verlaufen bogenförmig um dieselben herum.

Schon den frühesten Forschern, welche sich mit den Saugnäpfen und Pharynges der Trematoden beschäftigten, sind diese eigenartigen Gebilde aufgefallen und, wie bereits angeführt, von ihnen als die »großen Zellen« bezeichnet worden. Trotz mancher Untersuchungen über die Natur und die physiologische Bedeutung dieser Zellen, welche bis in die jüngste Zeit fortgeführt wurden, sind die Akten darüber noch lange nicht geschlossen. Sie haben im Laufe der Jahre die verschiedenste Deutung seitens ihrer Erforscher erfahren, und auch diese haben meist keine bestimmten Tatsachen, sondern nur Vermutungen erbracht. So deutet sie LEUCKART, der diese Zellen bei den erwachsenen Trematoden genauer studierte, in der verschiedensten Weise. In der ersten Auflage seines Parasitenwerkes spricht er die fraglichen Zellen als Drüsenzellen an, weil er an ihnen einen nach dem Lumen des Pharynx zu gerichteten Ausführungsgang zu erkennen glaubte, obwohl er einen Durchbruch dieses Ganges durch die sehr dicke Innencuticula des Saugnapfes nicht festzustellen vermochte. In den späteren Auflagen des genannten Buches kommt LEUCKART von dieser Auffassung wieder zurück; doch macht sich auch noch jetzt eine große Unsicherheit bezüglich der physiologischen Deutung dieser Bestandteile der Saugnäpfe bei ihm bemerkbar, indem er sie einmal als Reste von Muskelbildungszellen, »gewissermaßen Muskelkörperchen im Sinne M. SCHULTZES« (BRAUN) ansieht und dann in demselben Werke an anderer Stelle als Ganglienzellen deutet. STIEDA war der erste, welcher der zuerst geäußerten Meinung von LEUCKART, die »großen Zellen« als Drüsenzellen anzusprechen, entgegentrat, und dieselben als Ganglienzellen in Anspruch nahm. Dieser Auffassung schlossen sich eine Anzahl Forscher, und später auch LEUCKART selbst, an.

Andre Autoren dagegen, wie VILLOT, MACÉ und WALTER, ferner noch WRIGHT und MACALLUM sahen sogar die »großen Zellen« als die Terminalzellen des Excretionsgefäßsystems, also als »Renalzellen« an. Daß diese Auffassung keine Wahrscheinlichkeit hat und eine durchaus irrige ist, haben bereits LOOSS (1894), SCHUBERG und BETENDORF nachgewiesen und nach meinen eignen Beobachtungen kann ich mich selbst in dieser Beziehung nur den letztgenannten Forschern vollkommen anschließen. Allerdings ist hier zu beachten, daß die Verhältnisse bei den Redien insofern anders liegen und bei den Ge-

schlechtsformen ein solcher Irrtum eher möglich ist, als bei letzteren Zellen von dem Typus der im Pharynx vorkommenden »großen Zellen« überall im Körper verbreitet sind, und daß auch anderseits durch Looss (1894) in der Tat »Gefäße im erwachsenen Zustand, welche im Cercarienzustande auch noch Flimmertrichter tragen«, im Pharynx der erwachsenen Trematoden nachgewiesen wurden, die aber »bei der Übertragung d. h. in das definitive Wirtstier und dem weiteren Wachstum ausnahmslos verloren gehen«. Looss (1894) und BETENDORF, welche sowohl erwachsene Formen wie Cercarien lebend untersuchten, haben niemals im Saugnapf oder Pharynx eine Bewegung von Wimpereschöpfen wahrgenommen. Looss (1894) schließt seine Mitteilung über diesen Punkt mit den Worten: »Was die »großen Zellen« bei unsern Würmern auch immer sein mögen, ich kann es zunächst nicht sagen, aber Terminalzellen der Excretionsgefäße sind sie sicher nicht.« Bei meinen Redien fanden sich nirgends Zellen im Körper, welche eine Ähnlichkeit mit den birnförmigen Zellen des Pharynx aufgewiesen hätten, da die ganze Redie, von den verhältnismäßig wenigen Zellen, die als Nerven-, Darm- oder Terminalzellen des Excretionsgefäßsystems Verwendung finden, abgesehen, sonst von den typischen, nicht mit andern zu verwechselnden Keimzellen vollständig erfüllt wird. Sucht man nach Ähnlichkeiten mit den »großen Zellen« des Pharynx, so könnten es nur die später noch zu beschreibenden Drüsenzellen im Vorderteil der Redie sein [vgl. Fig. 12, 18 (Taf. XVII)], und auch diese sind durch ihre bedeutendere Größe und bestimmte Lage vor jenen ausgezeichnet.

Obwohl sich im jugendlichen Zustande die beiden lateralen Excretionskanäle der Redie sehr weit nach vorn erstrecken (Fig. 34, Taf. XVIII), habe ich jedoch nie ein Eindringen derselben in den Pharynx zu konstatieren vermocht. Die Terminalzellen der erwachsenen Redien (Fig. 19, 20, 22, Taf. XVII) unterscheiden sich jedoch in so evidenter Weise von den »großen Zellen« (vgl. zu den genannten Figuren die Fig. 9, 11, Taf. XVI, Fig. 12, 13, Taf. XVII), daß eine Identifizierung und Verwechslung beider vollkommen ausgeschlossen ist. Wie Looss (1885) richtig bemerkt, sind beide Elemente durch Gestalt, Größe, Tinktionsfähigkeit, wie überhaupt in ihrem Gesamthabitus grundverschieden voneinander. Wie die »großen Zellen« aus den angegebenen Gründen keine Terminalzellen des Excretionsapparates sein können, ist meinen Erfahrungen, an Redien wenigstens, nach auch eine Deutung derselben als Ganglienzellen aus ähnlichen Gründen nicht gut möglich. Denn die zweifellos als solche erkannten Zellen, wie sie zu beiden Seiten der Schlundcommissur liegen (Fig. 9, 10, 11, Taf. XVI), unterscheiden sich in allem so sehr von den »großen Zellen« des Pharynx, wie diese von den Terminalzellen, so daß eine gleiche physiologische Deutung für beide Zellformen ein Unding ist.

Zwar hat Looss (1885) noch früher eine andre Deutung für die »großen Zellen« gegeben, indem er sie als Bindegewebszellen ansprach, jedoch ist ihm diese Ansicht in einer späteren Arbeit wieder selbst unwahrscheinlich geworden.

So blieben denn von den mancherlei Deutungen, welche die »großen Zellen« im Laufe der Zeit erfahren haben, nur noch die beiden Möglichkeiten übrig, daß sie entweder Drüsenzellen oder Myoblasten vorstellen. Ich selbst wage nicht, mich für die eine oder die andre Meinung zu entscheiden, denn leider habe ich darüber weder

aus meinen Präparaten erwachsener Redien, noch aus denen von Entwicklungsstadien über die Umwandlung der die Masse des Pharynx bildenden Mesodermzellen Aufschluß erhalten können. Ich möchte daher nur noch folgendes über diese Frage hier anführen.

Die Mehrzahl der neueren Forscher, die sich mit derselben beschäftigten, neigt dazu, die in Rede stehenden Pharynxzellen für Myoblasten oder Reste von Muskelbildungszellen zu erklären. Für diese Ansicht wird mit Recht die Entwicklungsgeschichte des Pharynx herangezogen. Wie wir gesehen, besteht die Hauptmasse des Pharynx aus Muskulatur. Wie seine noch später zu besprechende Entwicklungsgeschichte lehrt, geht diese Muskelmasse aus großen, blasenförmigen Zellen hervor, die sich im Vorderteil des Redienembryos zur Bildung des Pharynx gruppieren (Fig. 24, Taf. XVII, 25, 27, 28, 29, 30, Taf. XVIII). Deshalb sagt LEUCKART: »Im Entwicklungsleben unsrer Trematoden, der Distomeen wenigstens, gibt es eine Zeit, in der an Stelle der erwähnten Muskeln eine einfache Schicht großer Zellen vorkommt, deren Plasma dann später die Radiärfasern in sich ausscheidet.« Während LEUCKART aus der Entwicklungsgeschichte des Pharynx auf die Natur der »großen Zellen« als Myoblasten schließt, gewinnt BETTENDORF dieselbe Ansicht mit Hilfe der Methylenblaufärbung auch an erwachsenen Trematoden und an Cercarien gleichfalls durch die Entwicklungsgeschichte der Muskulatur. Die Beschreibung, die er von den Myoblasten gibt, ist folgende: »Diese Myoblasten sind große, meistens mit mehreren Protoplasmafortsätzen versehene Zellen mit großem, bläschenförmigen Kern, worin ein Kernkörperchen meist deutlich zu erkennen ist.« Bei den Cercarien hingegen »sind es flaschenförmige Gebilde, deren dickes, kolbenförmiges Ende, welches auch den Kern umschließt, nach dem Inneren des Körpers sieht, während der halsartige Teil der Zelle der Körperoberfläche zugekehrt ist«. An Cercarien hat BETTENDORF nach seinen Angaben, allerdings erst nach langen Versuchen, die Umwandlung der »großen Zellen«, die eine spindelförmige Gestalt besitzen, in Muskelfasern direkt beobachten können. Protoplastische Ausläufer dieser Zellen liefern die Muskelfibrillen, die von ihnen später allmählich fortrücken und auch selbst auseinanderweichen. Diese wichtigen Beobachtungen BETTENDORFS beziehen sich nun allerdings nicht direkt auf die Zellen des Pharynx oder Mundsaugnapfes, sondern auf die »großen Zellen«, wie sie sich auch sonst noch vielfach im Körper der erwachsenen Trematoden vorfinden. Wegen der übereinstimmenden Gestalt beider Zellformen überträgt

der Verfasser diese an jenen Zellen gewonnenen Resultate auch auf die des Pharynx.

An meinen mit Eisenhämatoxylin gefärbten Redien habe ich nie protoplasmatische Ausläufer der Pharynxzellen gesehen, sondern diese waren, wie aus den beigegebenen Figuren ersichtlich ist, stets scharf umgrenzt. Aber auch sie zeigten häufig ein krug- oder birnenförmiges Aussehen. Ebenso wenig fand ich, wie bereits bei der Beschreibung der Körpermuskulatur erwähnt wurde, Myoblasten an den doch ziemlich starken Längsfasern derselben. BETTENDORF meint, daß wohl diese eigenartige Gestaltung der »großen Zellen« die meisten Forscher veranlaßt hätte, sie als Drüsenzellen zu deuten, obwohl »das Kriterium einer Drüsenzelle, ein Ausführungsgang, bei fast allen vermißt wurde«. Gerade auf solche Ausführungsgänge der großen Pharynxzellen richtete ich bei meinen Untersuchungen die vollste Aufmerksamkeit, aber, obwohl ich zuweilen zunächst recht überzeugende Bilder fand, gelang es mir doch niemals, Ausführungsgänge derselben mit Sicherheit nachzuweisen. Auch BRAUN führt zur Zurückweisung der Drüsennatur dieser Gebilde an, »daß es auch kaum denkbar sei, wie die doch zweifellos sehr feinen capillaren Ausführungsgänge die stark entwickelte Muskulatur durchbohren und durch diese hindurch ihr Secret in den Pharynx schaffen sollen, zumal die cuticula-artige Auskleidung dieses Organs recht dick ist«. Daß jedoch dieser Einwurf kein stichhaltiger Grund dagegen ist, ersieht man daraus, daß die später noch zu beschreibenden, im Kopfteil der Redie gelegenen Zellen, die hier sicher Drüsen sind, mit ihren feinen Ausführungsgängen die bei älteren Redien ziemlich starke Körpercuticula durchsetzen (vgl. hierzu Fig. 18, Taf. XVII).

Auch die neueste diese Frage behandelnde Arbeit, die von HAVET, welche nach der GOLGISCHEN Methode das Nervensystem von *Distomum hepaticum* untersucht, erklärt die »großen Zellen« des Pharynx zum größten Teil für Muskelzellen, einige mögen Nerven-, nur vereinzelte dagegen Drüsenzellen sein. Aus dem Angeführten geht zur Genüge hervor, daß die Mehrzahl der neueren Forscher die »großen Zellen« als Myoblasten anzusehen geneigt ist. Aber, daß trotzdem diese Frage auch jetzt noch nicht als endgültig erledigt zu betrachten ist, sei noch angeführt, daß SCHUBERG, der gleichfalls die Methylenblaufärbung anwandte, kurze Zeit vor BETTENDORF die »großen Zellen« gerade wegen ihrer protoplasmatischen Ausläufer als Ganglienzellen gedeutet hat. Genaueres aus der Entwicklungsgeschichte, die allein mit Sicherheit über die Natur dieser Gebilde

Auskunft geben kann, vermochte ich an den mir zur Verfügung stehenden Redien nicht zu erlangen.

Der Oesophagus.

An den Pharynx schließt sich immer ein kurzes Verbindungsstück an, das den Übergang vom Pharynx zum Darm vermittelt (Fig. 11, Taf. XVI, 15, Taf. XVII). Ich will dasselbe als »Oesophagus« bezeichnen. BRAUN nennt zwar den vom Pharynx umgebenen Abschnitt des Rohres Oesophagus, was schließlich auch seine Berechtigung hat, doch erscheint es mir richtiger, diesen Ausdruck nur für das kurze Verbindungsstück zwischen Pharynx und Darm anzuwenden, da dieser Teil ein in sich abgeschlossenes Ganzes bildet, und dann wird durch diese Bezeichnung auch eine Übereinstimmung mit den pharynxlosen Geschlechtsformen erzielt, wie wir sie in den bereits erwähnten Amphistomeen, ferner in *Distomum folium* und *D. cygnoides* kennen lernten, bei welchen das unpaare Darmstück vom Mundsaugnapf bis zu den beiden Darmschenkeln mit derselben Bezeichnung belegt wird, so daß man vielleicht das muskulöse Organ am Vorderdarm der Redien, das ja auch zu gleicher Zeit die Funktion eines Saugnapfes und Schlundkopfes zu versehen hat, mit dem Saugnapf jener Formen vergleichen kann. LEUCKART und BRAUN scheint dieses Verbindungsrohr bei den Redien entgangen zu sein, wenigstens sagt dieser: »Unmittelbar hinter dem Pharynx beginnt der meist einfache flaschen- oder cylinderförmige Darm.« Bei allen meinen Redien, sowohl bei denen aus *Limnaeus* als aus *Paludina*, habe ich einen solchen kurzen Oesophagus bemerkt (Fig. 11, Taf. XVI. Fig. 15, Taf. XVII zeigt den Oesophagus auf einem Tangentialschnitt durch den hinteren Teil des Pharynx und den Vorderteil des Darmes, Fig. 14, Taf. XVII schließlich auf einem Querschnitt.

Die Länge des Oesophagus schwankt etwas nach dem Alter und dem Kontraktionszustande des Tieres, immer jedoch beträgt sie nur wenige Bruchteile der Pharynxlänge. Was seinen anatomischen Bau anlangt, so wiederholt er im allgemeinen den des Pharynx. Wie bei diesem liegt innen eine starke Cuticula, die jedoch, im Gegensatz zu der des Pharynx, an allen Stellen gleichmäßig dick und glatt ist; sie läßt nur ein enges Lumen frei. Auf die innere cuticulare Auskleidung folgt nach außen zu eine starke Ringmuskulatur, Fig. 14 (Taf. XVII), und eine Radiärmuskulatur, also in bezug auf die Lagerungsverhältnisse genau so wie beim Pharynx, wenn auch ungleich viel schwächer als diese. Längsmuskelfasern habe ich am Oesopha-

gus nicht beobachtet; sie scheinen zu fehlen. Solche hätten hier auch wohl, physiologisch betrachtet, wenig Zweck, da eine Kontraktion des Oesophagus in der Längsachse wohl kaum erfolgen dürfte. Alle drei Bestandteile, Innencuticula, Ring- und Radiärmuskulatur, sind direkte Fortsetzungen der entsprechenden Teile des Pharynx auf den Oesophagus. Jedoch ist die Ringmuskulatur nicht wie beim Pharynx eine einfache Schicht, sondern, wie Fig. 14 (Taf. XVII) zeigt, in mehrfachen, miteinander parallel verlaufenden Lagen entwickelt, von denen die innerste, der Cuticula zunächst liegende, die stärkste ist. Sie ist hier stärker als im Pharynx wohl deshalb entwickelt, um die Nahrungspartikelchen durch das ziemlich enge Lumen in den Darm drücken zu können.

Der Darm der Redie.

An den eben beschriebenen Oesophagus schließt sich der Darm an. Obwohl ein solcher allen Redien ausnahmslos zukommt, ist er doch ein sehr variables Organ, da er in Größe, Ausdehnung sowohl, wie in histologischer Beziehung nach dem Alter der Redie außerordentlich variiert. Immer jedoch stellt er einen einfachen Blindsack dar, der bei jüngeren Redien meist »flaschen- oder cylinderförmig« gestaltet ist. Mit dem Alter pflegt er oft in eine unregelmäßig gestaltete Sackform überzugehen. Nach PAGENSTECHER soll es sogar Redien mit einem gablig geteilten Darm wie bei den Geschlechtsformen geben; es sind dies die Redien der *Cercaria ornata* aus *Planorbis corneus*. Für die Vergleichung mit den Geschlechtstieren erscheint dieses Verhalten sehr bedeutungsvoll.

Infolge der Veränderlichkeit dieses Organs mit dem Alter lassen sich keine allgemein gültigen Angaben über die Länge des Darmes machen; man kann nur so viel sagen, daß er, im Verhältnis zur Länge des Tieres selbst, bei jungen Redien länger als bei alten ist. Bei sehr jungen Exemplaren, die eben erst aus dem Muttertier entlassen sind und etwa eine Länge von $\frac{1}{2}$ mm haben, erstreckt sich der Darmkanal fast durch das ganze Tier, manchmal fast bis an das Hinterende desselben, obwohl auch hier Variationen vorkommen. Der Darm solcher jungen Redien hat nicht immer einen gestreckten Verlauf, sondern er ist zuweilen etwas geschlängelt und kann auch an einzelnen Stellen mit beträchtlichen, das Lumen verengernden Einschnürungen versehen sein. Mit der Entwicklung der nächsten Generation im Innern der Redie und ihrer Ausdehnung verkürzt sich der Darm immer mehr und mehr, »bis er schließlich nur noch einen

kurzen Anhang des Pharynx darstellt, mitunter kaum länger als letzterer selbst (LEUCKART). Mit dieser Reduktion seiner Länge verliert der Darm auch zu gleicher Zeit seine bestimmte, flaschenförmige Gestalt, die dann meist in eine unregelmäßige Sackform überzugehen pflegt, Fig. 10 (Taf. XVI), auf welcher nur die Umrisse des Darmes angegeben sind. Auch das feste Gefüge, welches die Wandzellen des embryonalen Darmes besitzen, wie wir bei der Entwicklung desselben noch sehen werden, scheint sich bei dieser Degeneration mehr oder minder zu lockern.

Der Darm aller von mir untersuchten Redien, gleichgültig ob alte oder junge, war immer gleichmäßig von einer feinkörnigen Masse von gelblich-brauner Farbe erfüllt, die die Nahrung der Redie darstellt. Dem Anschein nach, wenigstens der Färbung nach zu schließen, handelt es sich um Leberteilchen des Wirtstieres. Denn ich erhielt fast alle Redien aus der Leber von *Limnaeus* und *Paludina*; diese bildete den Hauptsitz der Redien, wo sie zuweilen in so unglaublicher Menge vorkommen können, daß die Leber des Wirtes vollkommen zerstört ist und nur noch aus einem dichten, verfilzten Knäuel von Redien besteht. In andern Organen, z. B. in der Uteruswand von *Paludina*, fanden sich die Redien seltener. Die Färbung der Schneckenleber und die des Darminhaltes stimmen überein, obwohl ich Leberzellen in dem letzteren nicht aufzufinden vermochte. Daß die Nahrung diesen Teilen des Wirtstieres auch entstammen muß, darauf läßt die Art des Vorkommens der Redien schon schließen.

An dieser Stelle möchte ich eine Beobachtung anfügen, die ich an zwei sehr jungen, aber bereits fertig ausgebildeten Redien, die noch in zwei älteren aus *Limnaeus* erhaltenen lagen, machte. In den betreffenden beiden Mutterredien lagen sie am aboralen Pole. In ihrem Darme war die gleiche braun-gelbliche Masse enthalten wie in dem der Muttertiere und erfüllte auch bei jenen den ganzen Darmkanal. Daß der Inhalt des Darmes der Amme aus Leberteilchen der Schnecke besteht, ist wohl nicht verwunderlich, wie aber kommt dieselbe Nahrungsmasse von gleicher Färbung und Aussehen in den Darm dieser jungen Redien, die doch in den allseitig geschlossenen alten liegen und deren Darm ebenfalls vollkommen geschlossen ist? Möglicherweise ernähren sich die jungen, eben ausgebildeten Redien noch vor ihrer Geburt im Innern des Muttertieres von Teilen desselben, etwa von nicht verbrauchten Keimzellen, wie aber kommt die eigentümliche Leberfärbung des Darminhaltes der jungen Redien zustande? Aber auch letztere Annahme ist nicht gut

möglich, weil die jungen, im Muttertier liegenden Redien bis zu ihrer Geburt eine durch die Körpercuticula geschlossene Pharynxöffnung besitzen, die erst nach der Geburt durch eine Häutung geöffnet wird. Ich vermag keine Erklärung für diese eigentümliche Erscheinung zu geben, die ich nur zweimal antraf, da die andern Entwicklungsstadien der Redien jünger waren.

Bei der jetzt folgenden histologischen Beschreibung des Redien-darmkanals beschränke ich mich ausschließlich auf die Verhältnisse erwachsener Redien, da die Entwicklung des Darmes in einem andern Kapitel geschildert wird; denn die Unterschiede in der Histologie des Darmes einer erwachsenen und größere Keimballen enthaltenden Redie und dem einer jungen sind recht bedeutende. Die Wandung des Darmes wird von einem einschichtigen Epithel gebildet, das, wie die Fig. 6, 9, 11 (Taf. XVI) zeigen, aus sehr großen kubischen oder meist polygonalen Zellen, einem Plattenepithel, besteht. Die Darmwandungszellen haben eine große Ähnlichkeit mit den sonst im Innern der Redie vorkommenden bläschenförmigen Keimzellen. Eine scharfe Abgrenzung dieses Darmepithels nach innen wie nach außen, wie sie der embryonale Darm in seiner »Tunica propria« besitzt (vgl. hierzu den Querschnitt durch den embryonalen Darm Fig. 4 [Taf. XVI], 26 [Taf. XVIII]), ist bei alten Redien nicht mehr mit Sicherheit wahrzunehmen, wie denn überhaupt die embryonalen histologischen Verhältnisse bei der Degeneration mehr oder minder meist alle verloren gehen. Auch macht sich bei älteren Tieren, bei denen der Darm sonst noch gut erhalten ist, eine große Verschiedenheit zwischen dem vorderen und hinteren Teile desselben bemerkbar. Während nämlich die Darmzellen vorn am Pharynx erhalten bleiben, ihre frühere Gestalt und gegenseitige Lagerung meist beibehalten, Fig. 6, 9, 11 (Taf. XVI), degenerieren sie, von vorn nach hinten fortschreitend, immer mehr. Die Zellen werden im hinteren Teile der Darmwandung immer spärlicher und kleiner und verschwinden an der aboralen Partie derselben schließlich ganz, so daß sie dort zuletzt nur noch aus einer dünnen, anscheinend strukturlosen Membran bestehen kann. Um das Collabieren und Veröden des Darmepithels zu zeigen, sind die Fig. 16, 17 (Taf. XVII) entworfen worden. Fig. 16 (Taf. XVII) stellt einen Längsschnitt durch einen ungefähr in der Mitte gelegenen Teil eines Rediendarmes dar, bei welchem die Wandung noch verhältnismäßig stark und mit einigen spärlichen, kleinen Zellen versehen ist. Aber auch hier macht sich schon die Degeneration im Gegensatz zu dem vorderen Teil des

Darmes bemerkbar. Fig. 17 (Taf. XVII) ist dem aboralen Teil eines Darmlängsschnittes entnommen, wo die Verödung der Wandung noch weiter fortgeschritten ist. Hier fehlen Zellen vollkommen, und die Wandung beginnt infolgedessen zusammenzusinken. Dieser Schnitt stammt allerdings von einem andern Exemplar. Das letztere ist mit Rücksicht darauf gewählt worden, daß dieses den noch gleich zu besprechenden Stäbchenbesatz und die Muskulatur des Darmes in vorzüglichster Weise zur Anschauung bringt; es werden dadurch jedoch die gleichen Verhältnisse illustriert, wie sie auch an demselben Individuum auftreten. Beide Zeichnungen sind, zum Zwecke des Vergleichs, mit Hilfe des Zeichenapparates mit der gleichen Vergrößerung entworfen.

Bei der Beschreibung des Darmepithels habe ich noch einer Eigentümlichkeit desselben der aus *Limnaeus* stammenden Redien zu gedenken. Der Darm dieser Exemplare war nämlich auf seiner ganzen Innenfläche mit einem dichten Besatz feiner Stäbchen versehen (Fig. 16, 17, Taf. XVII), die durch die Eisenhämatoxylinfärbung besonders scharf und klar hervortreten. Ein solcher Stäbchenbesatz fehlte keiner Redie aus *Limnaeus*. LEUCKART sowie BRAUN, die sich eingehender auch mit dem Bau der Redien beschäftigten, erwähnen nirgends eines solchen Stäbchenbesatzes. Nur bei LOOSS (1896) fand ich eine Mitteilung darüber. Er sagt von der Redie des *Amphistomum subclavatum*: »Les parois présentent une particularité que j'ai rencontrée très souvent aussi dans les redies de l'*Amphistomum* de la grenouille. Cette particularité consiste en ce que la surface de cet épithélium porte des filaments très délicats et assez nombreux dont la longueur augmente avec l'âge des vers. A première vue ces filaments offrent une grande ressemblance avec des cils vibratiles, mais, d'autre part, on ne peut leur reconnaître aucun mouvement ni vibratile ni amiboïde. Ils semblent toutefois en relations avec la résorption des aliments qui consistent en fragments de couleur jaune-brûnâtre dérivant apparemment du foie des hôtes.« Aus dieser Mitteilung geht hervor, daß LOOSS diese Eigentümlichkeit nicht bei allen, sondern nur bei bestimmten, wenigen Redienarten gefunden hat. Aus diesem Grunde mag sie auch LEUCKART entgangen sein, der ja besonders die Redie des *Distomum hepaticum* zu seinen Untersuchungen heranzog. Auch meine eignen Beobachtungen stimmen damit überein, denn den aus *Paludina* stammenden Redien fehlte ein Stäbchenbesatz des Darmes. LOOSS (1896) nennt diese Gebilde »des filaments très délicats« und vergleicht sie dadurch mit wimpernden Cilien, wie sie vielfach im Darmkanal wirbelloser Tiere, z. B. der

Gastropoden und Lamellibranchiaten gefunden werden, obgleich er bei der Untersuchung lebender Tiere keine Flimmerung an ihnen beobachtet hat. Dieser Auffassung entsprechend, stellt der Autor auch in seiner Abbildung (Fig. 130, Taf. XII) diese Gebilde als ziemlich lange, wellenförmig gebogene Cilien dar. Ob mir gleich die Erfahrung am lebenden Tiere fehlt, so glaube ich doch nicht, nach meinen Präparaten zu urteilen, daß es sich hier um ein Flimmer-epithel handelt, sondern vielmehr, wie schon angegeben, um einen Stäbchenbesatz, wie wir ihn gleichfalls im Darmkanal mancher Evertebraten, der Arthropoden z. B., wiederfinden, denn für ein Flimmer-epithel sind die einzelnen Stäbchen, die besonders bei alten Individuen recht umfangreich werden können, zu dick und auch zu kurz. Looss (1896) führt ferner an, daß die Länge der Stäbchen mit dem Alter der Redie zunimmt. Auch meine Beobachtungen stimmen damit überein. Niemals habe ich einen solchen Stäbchenbesatz im Darm von Embryonen gesehen, die noch im Muttertiere lagen, aber sonst ausgebildet waren (Fig. 4, Taf. XVI, Fig. 26, Taf. XVIII). Auch junge, freie Redien enthielten noch keinen Stäbchenbesatz, so daß sich derselbe in der Tat erst im vorgerückteren Alter zu entwickeln scheint. Ob er in irgend eine Beziehung zum Darminhalt oder zur Resorption tritt, vermag ich nicht zu sagen.

Auch eine Darmmuskulatur, über die ebenfalls keine Literatur-angabe sich vorfand, ist bei der Redie entwickelt. Diese besteht, wie die Längsschnitte durch den Darm einer älteren Redie (Fig. 16, 17, Taf. XVII) zeigen, in einer einschichtigen, schwach entwickelten Ringmuskulatur an der Außenfläche des Darmepithels. Man ersieht daraus, daß die Muskulatur des gesamten Verdauungskanals von vorn nach hinten immer einfacher wird: Im Pharynx noch Ring-, Radiär- und Längsmuskulatur, am Oesophagus Ring- und Radiärmuskulatur und am eigentlichen Darm selbst schließlich nur noch Ringmuskulatur. Bei älteren Tieren ist infolge der Degeneration des Darmes und des dadurch bedingten Zusammenfallens der Wandung seine Ringmuskulatur meist nur schwer erkennbar; es müssen zu ihrer Sichtbarmachung immer die günstigsten Stellen herausgesucht werden. Eine Längsmuskulatur, wie sie an dem Darm der Geschlechtsformen beschrieben wird, vermochte ich bei meinen Redien nicht festzustellen.

Die Kopfdrüsen der Redien.

Wie bereits bei der Frage nach der Deutung der »großen Zellen« im Pharynx eingehender erörtert wurde, ist auch die nach Hautdrüsen

bei den Geschlechtsformen der Trematoden trotz vieler bis in die Gegenwart fortgeführter Untersuchungen noch immer nicht mit Sicherheit entschieden, da die im Körper der Trematoden sich findenden flaschen- oder krugförmigen Elemente von den Forschern bald als Drüsen-, bald als Muskelbildungszellen, und von noch andern als nervöse Elemente angesprochen werden. Zweifellose Drüsenzellen, weil hier ihre die Körpercuticula durchsetzende Ausführungsgänge konstatiert werden können, finden sich im Kopfteil der Redie.

LEUCKART war der erste, der sie beobachtete und beschrieb. er sagt darüber: »Auf der Außenwand des Pharynx sehe ich bei den Redien des *Distomum hepaticum* zahlreiche einzellige Drüsen, deren langgezogene Ausführungsgänge nach vorn verlaufen und auf der Mundscheibe zwischen den hier in Menge vorkommenden kleinen Erhebungen ausmünden.« Eine Abbildung dazu wird nicht gegeben. Auch LOOSS (1892) sieht Drüsenzellen im Vorderteil der Redie des *Amphistomum subclavatum*: »Die Mehrzahl der übrigen im Vorderkörper gelegenen Zellen zieht sich nach vorn halsartig aus und formt sich zu Drüsenzellen um, deren Mündung an der vorderen Öffnung des Saugnapfes zu liegen scheint.« Auch THOMAS sah diese Kopfdrüsen, verlegte aber irrthümlicherweise ihre Mündungen in den Darm.

Die Drüsen der Redien kommen stets in großer Anzahl vor, und LOOSS (1892) bemerkt mit Recht, daß bei der Embryonalentwicklung wohl die Mehrzahl der im Vorderkörper der Redie gelegenen Elemente sich in Drüsenzellen umwandelt (Fig. 18, Taf. XVII). Die Drüsenzellen selbst mit ihren Ausführungsgängen sind leicht an mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten zu erkennen, wodurch Drüsenkörper und Secretionskanal gleichmäßig gefärbt werden; sehr viel seltener sind sie an Präparaten, die mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin gefärbt sind, zu erkennen, weil durch diese Methode meist nur die Kerne, seltener auch das Plasma gefärbt werden. Die Drüsenzellen erfüllen fast den ganzen Vorderteil der Redie; sie liegen in dem Raum zwischen Körpercuticula, Pharynx und dem Ganglienzellenbelag der beiden lateralen Cerebralganglien. Der Drüsenkörper selbst ist sehr ansehnlich, er mißt durchschnittlich in der Länge 20—25 μ , in der Breite 10—18 μ . Die Ausführungsgänge können ziemlich lang werden und zuweilen auch etwas gewunden sein; sie sind stets nach der Mundscheibe, nach der Öffnung des Pharynx zu gewendet und durchsetzen hier die Körpercuticula. Secretionsprodukte, wie sie manchmal in Gestalt kleiner Körnchen bei solchen Drüsenzellen im Ausführungsgang gefunden werden, habe ich nicht beobachtet (vgl.: Zur Topographie der Kopfdrüsen Fig. 11, Taf. XVI).

Kopfdrüsen, wie sie hier von den Redien beschrieben werden,

sind auch durch LEUCKART, LOOSS (1892), und besonders durch COE von den Miracidien bekannt geworden, ebenso von den Geschlechtsformen. Sie scheinen demnach bei den Trematoden und ihren Ammen-generationen weit verbreitet zu sein. Nach dem letztgenannten Forscher scheint im Gegensatz zur Redie die Zahl der Drüsenzellen beim Miracidium eine sehr beschränkte zu sein, da sich nach ihm jederseits vom Magendarm nur ein einziger, allerdings sehr großer Drüsenkörper vorfindet. Immerhin hält der Autor es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß mehrere Zellen gemeinsam denselben zusammensetzen.

Was die Bedeutung und den Zweck der Kopfdrüsen betrifft, so sind wir, wie BRAUN bemerkt, »nur auf Vermutungen angewiesen«. Am meisten Wahrscheinlichkeit für die physiologische Aufgabe derselben hat die recht wohl plausible Deutung LEUCKARTS, der sie für »eine Art Giftapparat« hält, dessen Secret die umliegenden Gewebe des Wirtstieres reizt und dadurch ein Zerfallen derselben zwecks erleichterter Nahrungsaufnahme bewirkt. Eine gleiche Erklärung gibt auch BRANDES (1888) sowohl von den Kopfdrüsen wie von den Drüsen in den Haftorganen der Holostomiden, während die physiologische Deutung dieser Organe durch v. LINSTOW, der sie als »Leimdrüsen« zur Befestigung des Trematoden im Wirtstiere anspricht, für die Redien aus dem Grunde wohl kaum zu verwenden ist, da eine besondere Befestigung der letzteren, die ja in den Geweben des Wirtstieres vollkommen eingebettet liegen, nicht erst erforderlich ist. Auch meiner Ansicht nach scheinen die Kopfdrüsen die sehr nahe liegende physiologische Funktion zu erfüllen durch ein ätzendes Secret die umliegenden Gewebszellen in ihrem Verbande zu lockern, um der Redie die Nahrungszufuhr zu erleichtern.

Das Excretionsgefäßsystem der Redien.

So umfangreich auch wiederum die das Excretionsgefäßsystem der ausgebildeten Trematoden behandelnde Literatur ist, so spärlich sind die Angaben über das bei der Redie. Es sei gleich vorausgeschickt, daß das folgende Kapitel nur eine Beschreibung der Terminalzellen des Ausscheidungsapparates der Redien enthält, da es mir niemals mit einiger Sicherheit gelang, bei erwachsenen Tieren die Excretionskanäle selbst zu beobachten, wohingegen erstere bei Embryonen stets in wünschenswertester Deutlichkeit entwickelt waren. Es ist schwer zu sagen, woran diese merkwürdige Tatsache liegt. Vielleicht sind die Kanäle so fein und zart, daß ihre Wandungen bei der Konservierung zusammenfallen und so nicht mehr sichtbar sind, oder, was auch möglich ist, sie gehen bei der Degeneration der Redie als nunmehr funktionslose Organe zugrunde; vielleicht wirken beide Umstände gemeinsam mit. Auch LOOSS (1892)

ist diese Erscheinung aufgefallen. Er sagt bei der Entstehung der Wandung der Excretionskanäle der Cercarien: »Hiermit stimmen die Beobachtungen vollkommen überein, welche ich über die Reduktion dieser Gefäße und Trichter bei der Degeneration der Sporocysten- und Redienwandungen gemacht habe, Beobachtungen, die aber noch sehr der Vervollständigung bedürfen. So erklärt sich wohl auch, daß man diese Gefäße an konservierten Präparaten so vollständig verschwinden sieht.« Daß eine Reduktion des Gesamtorganismus der Redien mit dem Alter mehr oder minder auftritt, haben wir bereits vielfach gesehen. So wird es auch mit dem Excretionsgefäßsystem sein, denn an embryonalen Redien ist es fast immer in bester Weise entwickelt (vgl. Fig. 34, Taf. XVIII). Auch LEUCKART sagt, daß es »nicht in allen Fällen gleich deutlich und immer nur streckenweise zu erkennen ist«. Daß aber ein solches ausnahmslos allen Redien zukommt, davon konnte ich mich an allen meinen Präparaten überzeugen, denn, wenn auch die Kanäle selbst fehlten, so waren doch überall die Terminalzellen vorhanden. Die bei den embryonalen Redien sehr gut sichtbaren Kanäle sollen bei der Entwicklung des Wassergefäßsystems beschrieben werden.

Die Hauptverbreitung der Terminalzellen, die mit der Eisenhämatoxylinmethode aufs deutlichste gefärbt werden, liegt in der mittleren und hinteren Partie des Redienkörpers; im vorderen Teile waren solche nicht aufzufinden. Besonders häufig treten sie in der Nähe der Fußstummel der Redie auf, wo sie oft in einem größeren Komplex zusammenliegen, zuweilen fünf bis sechs auf einem einzigen Längsschnitt. Die Wimperflammen sind dabei meist nach einem Punkt gerichtet (Fig. 19, 22, Taf. XVII), vermutlich dorthin, wo der Excretionskanal liegt, den ich jedoch selbst nicht auffinden konnte. An jeder Terminalzelle kann man nun nach BUGGE zwei Teile unterscheiden, die eigentliche Zelle mit dem Kern und daran anschließend die Wimperflamme mit der Capillare. Beide Teile, Zelle sowohl wie Wimperflamme, sind kegelförmig gestaltet. Fig. 20 (Taf. XVII) die beiden rechts liegenden Zellen, bei denen jedoch die Flammen selbst auf dem Schnitt nicht getroffen sind. Die Capillaren, wenigstens der obere, die Flamme umgebende Teil derselben, da der übrige ebenso wie die Excretionskanäle nie zu beobachten war, erweitert sich trichterförmig von dem spitzen Ende der Flamme etwa bis zur Mitte der letzteren und verläuft dann in gleicher Weite bis zur Terminalzelle. Fig. 19 (Taf. XVII) rechts oben zeigt die Capillare an einer Wimperflamme, die zugehörige Zelle ist nicht mit ange-

schnitten. Bei älteren Redien sind auch die Endstücke der Capillaren meist nicht gut erhalten.

Ebenso wie bei Cestoden und Trematoden findet sich auch in den Capillaren der Redien in ihrer Mitte ein mit Eisenhämatoxylin sehr intensiv sich färbender Ringwulst, der sog. »Capillarring«, der stets auf der Innenseite der Capillarwandung liegt. Dieser »Capillarring« besteht nach BUGGE nicht aus einer homogenen Masse, sondern »aus einzelnen in der Längsachse des Trichters stehenden schwarzen Stäbchen von keulenförmiger Gestalt, deren dickes oberes Ende bis über die Mitte der Trichter reicht, während sie sich gegen die Capillaren hin verjüngen und miteinander verschmelzen«. Diese Stäbchen sollen durch eine Kittsubstanz zusammengehalten werden. Ich selbst vermochte an meinen Präparaten eine derartige feine Differenzierung nicht zu beobachten, doch machen die der BUGGESCHEN Arbeit beigegebenen Abbildungen diese Verhältnisse recht gut verständlich. Einige Forscher, führt BUGGE noch an, verlegten die in Rede stehende Verdickung der Capillarwandung auf die Außenseite derselben; ich selbst habe, wie jener Autor, den »Capillarring« bei den Redien, wenn ich auch nicht allzuoft so günstige Bilder erhielt, stets auf der Innenseite gesehen, so daß ich daher in dieser Hinsicht die Angaben des genannten Forschers, die von Cestoden und Trematoden gelten, auch als für die Redien gültig bestätigen kann. In der Mehrzahl der Fälle fand ich die Capillarwände, Fig. 19, 20 (Taf. XVII), als eine dunkler gefärbte, scharfe Begrenzung, den Wimperflammen dicht anliegend. Der Hohlraum, der sich während des Lebens zwischen Capillartrichter und Wimperflamme findet, und in welchem letztere sonst schwingt, ist meist verschwunden, vielleicht infolge der Konservierung oder vielleicht auch der Degeneration. Wie aus den diesbezüglichen Figuren hervorgeht, ist die Dicke der Capillarwandung ziemlich beträchtlich.

Die Wand des Capillartrichters verläuft bis zu dem kegelförmigen Plasma der eigentlichen Terminalzelle, bis zu der »Kappe« oder »Basalplatte« der Wimperflamme, wo sich beide vereinigen. Die letztere selbst läßt, wie es auch bereits von andern Autoren, z. B. LOÖSS (1885) und PINTNER sowohl für Trematoden wie Cestoden beschrieben wurde, eine feine Längsstreifung erkennen. Fig. 19 (Taf. XVII) zeigt diese an einer Terminalzelle unten rechts, wo die Flamme selbst nur angeschnitten ist und daher eine Auffaserung zeigt. Die Flamme kann zuweilen leicht gewunden sein, Fig. 19 (Taf. XVII). An dem proximalen, breiten, im Plasma des Proto-

nephridiums liegenden Ende ist die Wimperflamme durch eine kappenförmige Platte abgeschlossen, die sich ebenfalls sehr stark mit HEIDENHAINSCHEM Eisenhämatoxylin färbt. Es ist dies die bereits erwähnte »Basalplatte« der Wimperflamme. Ihre Gestalt ist konvexkonkav, die Konvexität ist dem Kern der Terminalzelle zugewendet. Diese »Basalplatte«, von der die einzelnen Wimpern ihren Ursprung nehmen, denkt man sich aus vielen einzelnen »Basalkörnern« zusammengesetzt, zu jedem »Basalkorn« soll eine Wimper gehören. Den Zusammenhang zwischen Basalkörnern und Wimpern selbst habe ich nicht beobachtet; ein solcher ist ja auch nur sehr schwierig und nur an besonders günstigen Untersuchungsobjekten festzustellen, doch war an einzelnen günstigen Stellen eine feine Körnelung der »Basalplatte« wahrzunehmen, Fig. 22 (Taf. XVII).

Der Bau und das Aussehen der Terminalzellen selbst weicht erheblich von dem Typus der Zellen ab, die man sonst in der Redie antrifft; sie unterscheidet sich auch scharf von den umliegenden bläschenförmigen Keimzellen, so daß man erstere auf Schnitten, auch wenn die Wimperflamme selbst nicht getroffen ist, sofort von diesen unterscheiden kann. Meist ist der Kern der Terminalzelle etwas kleiner als der der Keimzellen, obschon dieser Größenunterschied kein durchgreifender ist. Der Kern nimmt den größten Teil der Verschlusßzelle ein; sein Durchmesser beträgt in der Länge etwa 10μ , in der Breite 5 bis 6μ . Distal, nach der Wimperflammenkappe zu, ist der ovale Kern, der meist ein, seltener zwei deutliche Kernkörperchen enthält, oft etwas eingebuchtet oder doch abgeplattet, Fig. 19, 20 (Taf. XVII). An diese Einsenkung lehnt sich der konvexe Teil der »Basalplatte«. Zwischen dem proximalen Ende der Flamme bzw. ihrer »Kappe« und dem abgeplatteten Teil des Kernes liegt das häufig kegelförmig gestaltete Protoplasma der Verschlusßzelle; in diesem Fall liegt die Basis des Plasmakegels nach dem Kern zu (Fig. 20, Taf. XVII, die beiden rechts gelegenen Terminalzellen, auch Fig. 19, Taf. XVII). Es hat also den Anschein, als wenn sich das gesamte Plasma der Nierenzelle an dem distalen Ende des Kernes konzentrierte, gleichsam um die Verbindung zwischen Kern und Wimperflamme herzustellen, denn auf allen Längsschnitten lag der Kern ein Stück von der letzteren entfernt.

BUGGE sieht im Plasma des Protonephridiums ebenfalls eine feine Längsstreifung; ich habe eine solche nicht wahrnehmen können. Kern und Plasma der Terminalzelle waren im Gegenteil immer mehr oder minder stark granuliert, wodurch sich der Kern besonders in-

ativ tingierte. Abgesehen von den Größenverhältnissen unterschied sich auch die Endzelle gerade durch diese Granulationen von den umliegenden Keimzellen, die blasser gefärbt und bedeutend weniger granuliert waren. Die kleinen Körnchen im Plasma und Kern der Nierenzellen werden allgemein, so von BUGGE, LOOSS (1892, 1896), PINTNER u. a., als Excretionsprodukte betrachtet. Zwischen den Terminalzellen der Redien einerseits, und denen der Trematoden und der ihnen nahe verwandten Cestoden andererseits scheint ein erheblicher Unterschied in der äußeren Gestaltung zu bestehen. Alle Forscher, die sich mit der Anatomie des Excretionsapparates der Scoleciden beschäftigten, geben an, daß das Plasma der Verschlußzellen oberhalb des Kernes sich in pseudopodienartige Fortsätze auszieht, die diese, wie BUGGE sich ausdrückt, »wie die Krone eines Baumes oberhalb des Stammes« umgeben, wodurch sie auch Bindegewebszellen sehr ähneln. Ich selbst habe, wie die beigegebenen Abbildungen erkennen lassen, an den Terminalzellen meiner Redien eine derartige, doch nicht so leicht zu übersehende Erscheinung nicht konstatieren können, vielmehr lagen stets die Kerne der Zellen am proximalen Ende des ganzen Organs und gaben diesem so den Abschluß. Auch LOOSS (1896), der in Fig. 9 (Taf. XIV) seiner Arbeit die Endzelle des Excretionsgefäßsystems einer Redie abbildet, gibt diese ohne eine bäumchenförmige Verzweigung des Plasmas an, ebenso die einer Sporocyste in Fig. 127 (Taf. XII), während er (Taf. IV, Fig. 18, 74, 77, 87) die der Geschlechtsformen mit plasmatischen Ausläufern darstellt. Es ist möglich, daß deren Fehlen an der Konservierung liegt, aber andre Forscher haben sie mit denselben Konservierungs- und Färbemethoden an den Geschlechtsformen auch beobachtet; der Möglichkeit, daß es sich hier um ältere Redien handelt, und daß die Fortsätze infolge der Degeneration verschwunden sind, widerspricht es, daß die Terminalzellen sich in genau der gleichen Ausbildung auch bei Embryonen wiederfinden, Fig. 34, 39, 40 (Taf. XVIII), wenn schon das gänzliche Fehlen der Excretionskanäle in alten Exemplaren auf eine Degeneration zurückgeführt werden muß. Da also auch bei Embryonen, bei denen sonst der gesamte Excretionsapparat in vorzüglichster Weise entwickelt ist, war von plasmatischen Ausläufern der Terminalzellen nichts zu sehen, so daß es den Anschein gewinnt, als wenn diese Art ihrer Ausbildung die normale sei. BUGGE führt nun in seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Schlußzellen an, daß plasmatische Ausläufer oder Fortsätze zuerst den Terminalzellen fehlen, die dann genau das

gleiche Bild bieten wie die der Redien und sich erst im Verlaufe der weiteren Entwicklung des Tieres und seines Excretionsapparates ausbilden. Zwar gelten die BUGGESchen Angaben von den Terminalzellen der Cestoden, jedoch sind die Organisationsverhältnisse des Excretionsgefäßsystems bei Cestoden und Trematoden so vollkommen analoge, daß man die an jenen gemachten Erfahrungen auch ohne weiteres auf letztere übertragen kann; auch für Cercarien macht BUGGE bezüglich der Ausbildung der jüngeren Stadien der Terminalzellen die gleichen Mitteilungen. Es ist nun meine Ansicht, die durch die vorhergehenden Betrachtungen gestützt wird, daß man es vielleicht bei den Redien mit einem Entwicklungszustand der Terminalzellen zu tun hat, der bei den Geschlechtsformen nur ein embryonaler, bei ersteren jedoch ein dauernder ist.

Obwohl COE und LOOSS (1896), ersterer für das Miracidium, dieser für Sporocysten und Redien, die Terminalzellen so beschreiben, wie ich sie auch fand, d. h. ohne protoplasmatische Ausläufer, so erwähnen sie doch dieses Unterschiedes derselben gegenüber denen der Geschlechtsformen nicht; LOOSS (1896) sagt im Gegenteil S. 200: »Je ne veux au reste omettre d'attirer l'attention sur la grande ressemblance que présente la structure de cet appareil vasculaire avec celui d'un assez grand nombre de distomes adultes.« Ob damit nun auch die Terminalzellen gemeint sind, ist nicht bestimmt ausgesprochen, aber doch jedenfalls anzunehmen. Wenn nun auch sonst die Übereinstimmung zwischen Redie und Sporocyste einerseits, Cercarien und Geschlechtsformen andererseits bezüglich des Excretionsapparates eine recht bedeutende ist, so ist meines Erachtens diese Differenz zwischen den Verschlußzellen beider doch wichtig und auffallend genug, um wenigstens Erwähnung zu finden.

Das Nervensystem der Redie.

Auch das Nervensystem der Redie ist zuerst von LEUCKART aufgefunden worden. Wenn es auch nicht sehr umfangreich ist, so findet sich doch ein solches bei allen Redien. Auch bei älteren Individuen war dasselbe gut in seiner ursprünglichen Ausbildung erhalten; von allen Organen der Redie wird das Nervensystem bei der Degeneration am wenigsten in Mitleidenschaft gezogen. Es ist in der für alle Würmer charakteristischen Form des Schlundganglions entwickelt. Es besteht (Fig. 6, 9, 10, 11, Taf. XVI und 15, Taf. XVII) aus zwei zu beiden Seiten des Pharynx gelegenen, verhältnismäßig ziemlich umfangreichen Ganglien, die durch eine über den flaschen-

förmig verjüngten Anfangsteil des Darmes, von mir als Oesophagus bezeichnet, ziehende Schlundcommissur miteinander in Verbindung stehen. In gleicher Weise wird das Nervensystem auch von andern Forschern beschrieben (LEUCKART, LOOSS). Die beiden lateralen Schlundganglien werden außen von einem Kranz zahlreicher, mit Eisenhämatoxylin sich tief dunkel färbender Kerne eingefaßt (Fig. 9, 10, 11, Taf. XVI). Letztere werden allgemein als die von Ganglienzellen angesehen, woran wohl kaum zu zweifeln ist, da sowohl ihre Lagerung als auch ihre Tinktion auf eine solche Funktion hindeuten. Die Kerne sind meist oval, aber auch rundlich, und unterscheiden sich von den Keimzellen sowohl durch ihre dunklere Färbung, als auch durch ihre geringere Größe. Infolge der von mir angewandten Färbungsmethoden waren an ihnen weder Achsencylinder, noch nervöse Fortsätze zu erkennen. Im Innern dieses Kranzes von Ganglienzellen findet sich die nervöse Substanz der Ganglien in Gestalt der sog. »Punktsubstanz« oder einer feinen Streifung (Fig. 10, 11, Taf. XVI und 15, Taf. XVII). In derselben Weise beschreiben auch LOOSS (1892) von den Redien des *Gastrothylax gregarius* und andre Forscher die histologische Struktur des Rediennervensystems, so daß meine Resultate mit diesen übereinstimmen.

LEUCKART sieht noch von diesem Centralnervensystem bei der Redie »in günstiger Lage auch einzelne Fasern an die Leibeswände übertreten«. Eine Innervierung der Wandung sowie der Organe habe ich an meinen Präparaten nicht beobachtet, obwohl eine solche sicher wohl stattfinden mag. Dagegen konnte ich an vorteilhaften Schnitten embryonaler Redien aus *Limnaeus* eine nach vorn und hinten eine kurze Strecke verlaufende, sich spitz bzw. kegelförmig verjüngende Fortsetzung der Punktsubstanz der beiden Ganglien wahrnehmen, von welcher jedoch der vordere Nervenstrang immer kürzer war. Auch LOOSS (1896) beschreibt eine solche von jugendlichen Redien des bereits genannten *Gastrothylax gregarius*.

II. Abschnitt. Die Entwicklung der Redie.

Um die Entwicklung der Redie zu studieren, standen mir nur etwa 20 Redien zur Verfügung, die aus einem *Limnaeus* stammten, da sie eine neue Rediengeneration produzierten. Leider finden sich, wie ich bereits bemerken mußte, in den folgenden Zeilen manche Lücken, da ich bei der Entwicklung der Redie nur auf diese sehr beschränkte Anzahl von Exemplaren angewiesen war. Es ist mir

nicht möglich, diese Mängel zu beseitigen, da die vorliegende Arbeit infolge der auf das Studium der Richtungskörperbildung leider nutzlos verwandten Zeit zu einem gewissen Abschluß gebracht werden mußte. Wenn auch manches fehlen mag, so ließen doch meine Präparate das, was sie zeigten, in aller wünschenswertesten Klarheit erkennen, so daß sich die folgenden Mitteilungen als brauchbar und unsre Kenntnisse der Redie fördernd erweisen werden.

Die Entwicklung des Darmes und des Pharynx.

Die Entwicklung der Körpercuticula wurde aus praktischen Gründen an den Anfang des ersten Abschnittes gestellt, hier soll zunächst die Entwicklung des Digestionsapparates der Redie geschildert werden. Die Anlage und Entwicklung des Darmes ist, nachdem die Körperbedeckung sich gebildet hat, die nächste Veränderung, die man an dem zur Redie bestimmten jungen Keimballen beobachten kann. LOOS (1892) und LEUCKART geben von ihren Redien eine bestimmte Länge an, mit welcher die Bildung des Darmkanals beginnt; so beginnt nach LEUCKART bei den zur Redie sich entwickelnden Keimballen des *Distomum hepaticum* die Darmbildung bei einer Größe von etwa 0,1 mm, bei denen das *Amphistomum subclavatum* nach den LOOSSSchen Beobachtungen (1892) bei etwa 0,18 mm. Beide Angaben sind also ziemlich übereinstimmend. Ich vermochte bei meinen Redien in dieser Hinsicht keine bestimmte Länge festzustellen; es läßt sich allgemein nur so viel sagen, daß die Anlage des Darmes mit dem Pharynx bei solchen Keimballen auftritt, die nach Ausbildung der Cuticula aus der kugelförmigen Gestalt in eine länglich-ovale übergehen; anderseits fand ich auch häufig Redienkeimballen, die größer waren und sich bereits in die Länge gestreckt hatten und doch noch keine Differenzierung im Inneren erkennen ließen. Bei meinen Redien war also das Auftreten der Darmanlage von keiner bestimmten Länge abhängig. LOOS (1892) führt noch von den Redien des *Amphistomum subclavatum* an, daß sich bei diesen schon eine neue Keimballenentwicklung noch vor der Anlage des Darmes zeigt; solche jungen Keimballen können auch nach ihm bereits, ehe es zu einer weiteren Organentwicklung kommt, wieder eine größere Anzahl, zuweilen 7 bis 8, solcher enthalten. Ich habe an meinen Exemplaren eine solche frühzeitige Keimballenbildung nicht beobachten können, wenn auch gewiß die Produktion der Keimballen für die nächste Generation schon sehr zeitig auftritt. Sie zeigt sich immer erst nach oder bei der Ent-

wicklung des Darmes, meist erst mit dem später erfolgenden Auftreten der Leibeshöhle, wo dann allerdings sich gleich eine beträchtliche Zahl von Keimballen zeigt.

Nach der Ausbildung der Körperbedeckung bietet der dann noch meist rundliche Keimballen keine Differenzierung in seinem Innern, sondern die ihn zusammensetzenden Elemente liegen regellos durcheinander. Ein Unterschied zwischen letzteren macht sich nur insofern bemerkbar, als man neben bläschenförmigen, großkernigen, hellen Zellen auch eine größere Anzahl solcher mit stark ganulierten, kleineren Kernen vorfindet, wie das auch von andern Autoren, so LOOSS (1892) und SCHWARZE beschrieben worden ist. Aber eine bestimmte Anordnung dieser beiden Zellkategorien innerhalb des Keimballens ist nicht festzustellen. So führt es SCHWARZE von Cercarienkeimballen an, bei denen die kleinen Kerne innerhalb der sie umgebenden großen Keimzellen liegen und die späteren Geschlechtsorgane der Cercarie liefern sollen. Bei den Cercarien konnte auch LOOSS eine solche Anordnung nicht beobachten. Das ist die einzige auf diesem Stadium bemerkbare Differenzierung; die das Mesoderm und Entoderm liefernden Zellen zeigen noch keine Sonderung vor jenen, die später als Propagationszellen fungieren.

Bei der zunehmenden Längsstreckung des Keimballens jedoch tritt nunmehr in seinem Inneren eine große Veränderung auf, indem in seiner Längsachse sich eine Zellmasse zu konsolidieren beginnt: die Anlage des Entoderms. Durch diesen Vorgang wird die bisher noch nicht differenzierte Masse des Keimballens in eine centrale oder axiale und zugleich in eine periphere gesondert. Durch diesen Entwicklungsprozeß sind nun auch die drei Keimblätter der Redie entstanden: Der axiale Zellstrang als Entoderm und das zwischen diesem und der Cuticula, die, wie wir aus ihrer Entwicklung sahen, das Ectoderm repräsentiert, gelegene Mesoderm, aus welchem letzteren sich nachher die Keimzellen, das Excretionsgefäßsystem, die Kopfdrüsen und das Nervensystem entwickeln.

LEUCKART hatte für die Entstehung des Rediendarmes zuerst eine Einstülpung von außen angenommen, ist jedoch in der zweiten Auflage seines bekannten Parasitenwerkes von dieser Ansicht wieder zurückgekommen. Man hat es, wie aus der Bildung des axialen Entodermstranges hervorgeht, ja auch mit einer typischen Organanlage zu tun. Wegen des beschränkten Untersuchungsmaterials zur Entwicklung der Redien ist es mir nicht gelungen, die Konsolidierung des Entodermstranges in seinen einzelnen Phasen zu verfolgen. Jedoch

findet die Bildung desselben nach den übereinstimmenden Angaben von LOOSS (1892) und LEUCKART nur allmählich statt, und zuerst ist die Abgrenzung gegen das Mesoderm noch wenig ausgeprägt, dann wird dieselbe aber immer schärfer. Die Keimballen, die mir zur Beobachtung vorlagen, zeigten die Darmanlage, wenn dieselbe entwickelt war, stets schon scharf und deutlich umgrenzt (Fig. 23, Taf. XVII, die auch zugleich die Bildung der Leibeshöhle zeigt, und Fig. 24, Taf. XVII). Vermittelnde Übergänge, die die allmähliche Ausgestaltung des axialen Zellstranges in den einzelnen Stadien zeigen, vermochte ich nicht zu erhalten, obwohl ich an einzelnen Embryonen den Anfang dazu durch eine dunklere Färbung in der Längsachse derselben liegender Zellen zu erkennen glaubte.

Die Konsolidierung des Entoderms beginnt nach LOOSS (1892), der die einzelnen Stadien dieses Vorganges lückenlos an lebendem Material beobachtete, von einem Pole des ovalen Keimballens aus, der späteren Mundöffnung des Tieres. Ursprünglich, bei seiner ersten Anlage, besteht das Entoderm aus den gewöhnlichen, hellen, großkernigen Zellen, wie sie sich ja in jedem Keimballen vorfinden, die sich aber in seiner Längsachse in bestimmter Weise anordnen, indem sie sich hintereinander anreihen. Während nun dieser Vorgang nach dem späteren Hinterende des Tieres zu fortschreitet, treten die vorn, am Ausgangspunkt gelegenen Zellen in eine engere Vereinigung miteinander, indem sie fester zusammenschließen und sich von dem umgebenden Mesoderm dadurch allmählich immer schärfer abgrenzen, daß das Plasma dieser einzelnen, hintereinander gereihten Zellen verschmilzt und durch Verdichtung die Abgrenzung des Entodermstreifens gegen das Mesoderm hervorruft. Dadurch nimmt auch, wie die angeführten Figuren erkennen lassen, die Färbungsfähigkeit dieser Organanlage bedeutend zu. So zeigt Fig. 23 (Taf. XVII) die von vorn nach hinten fortschreitende Differenzierung und Verdichtung der Darmanlage, zugleich mit dem Auftreten der Leibeshöhle. Während an dieser Figur oben der Achsenstrang schon in typischer Weise ausgebildet und von dem Mesoderm bzw. der Leibeshöhle scharf abgegrenzt ist, auch dunkel gefärbt, nimmt die Färbungsfähigkeit der Entodermzellen nach hinten zu immer mehr ab, wird auch undeutlicher und man erkennt hier statt der dort in der dunklen Plasmamasse hintereinander liegenden, scharf begrenzten Kerne solche Zellen von rundlicher Gestalt mit großen runden Kernen, wie sie sonst in den Keimballen vorkommen, also noch nicht differenziert; auch sind

im hinteren Teile der Darmanlage deren Grenzen noch nicht so ausgeprägt wie im vorderen.

Auffallend und bemerkenswert ist, daß die Kerne aus der kugligen Gestalt in eine ovale übergehen (Fig. 23, 24, Taf. XVII, Fig. 32, Taf. XVIII) und sich mit ihrer Längsachse senkrecht zu der des axialen Stranges und des ganzen Tieres stellen. Sie enthalten meist einen, seltener zwei Nucleolen. Mit dem Übergang der Kerne aus der runden in die ovale Gestalt schließen sie sich auch, die zuerst weiter auseinander lagen, einander an (Fig. 23, Taf. XVII, Fig. 32, Taf. XVIII). Dann grenzt sich auch das Plasma des Entoderms scharfer von dem Mesoderm ab, so daß es zuletzt zu einer Bildung einer »Tunica propria« [Looss (1892)] kommt, die sich bei jungen Redien und Embryonen findet (Fig. 4, Taf. XVI, Fig. 26, Taf. XVIII), bei älteren aber durch die Ausdehnung des Darmsackes mit dem Wachstum immer mehr und mehr verschwindet.

Ist die Anlage und Ausbildung des centralen Entodermstranges so weit vorgeschritten, daß er ein in sich vollkommen geschlossenes, vom Mesoderm scharf abgesetztes Ganzes bildet, so tritt im Entwicklungsgange der Redie ein neuer Vorgang auf: die Bildung der Darmhöhle. Diese wird dadurch vorbereitet, daß in dem bisher soliden Entodermstrang in der Längsachse ein feiner Spalt auftritt, der von vorn, d. h. der späteren oralen Partie der Redie, beginnend, sich in die kompakte Masse allmählich vorschiebt und diese nach beiden Seiten auseinander treibt (Fig. 24, Taf. XVII, Fig. 25, Taf. XVIII). An der Stelle, wo der Spalt eindringt, besteht der Darmstrang auch nicht mehr aus einer Reihe der oben beschriebenen eigenartigen Zellen, sondern nunmehr aus zwei Reihen, den späteren Darmwandungen, in welche sich der Spaltraum einzwängt (Fig. 24, Taf. XVII, Fig. 25, Taf. XVIII unten). In welcher Weise dieser zur Ausbildung gelangt, konnte ich an meinem konservierten Material nicht beobachten. Looss (1892), der diese Vorgänge an lebenden Redien von *Amphistomum subclavatum* beobachtete, gibt an, daß das Auseinanderweichen der die Darmwand liefernden Zellen des soliden Entodermstreifens herbeigeführt wird »infolge eines Secretionsprozesses, indem die Zellen eine klare, farblose Flüssigkeit absonderten, welche sie selbst auseinander trieb«. Es können nach demselben Forscher auch mehrere selbständige durch Secretion entstehende Lumina innerhalb des kompakten Zellzapfens sich herausbilden, die später zusammenfließen und dann die Zellmasse auseinander drängen (Taf. XX, Fig. 5 der Loosschen Arbeit). Solche vereinzelt, isolierte Lumina bemerkte

ich an meinen Präparaten nicht, sondern das Auseinanderweichen des entodermalen Zellstranges erfolgte stets von vorn, von der Anlage des späteren Pharynx her, durch das Eindringen eines feinen Spaltraumes (Fig. 24, Taf. XVII, Fig. 25, Taf. XVIII).

Wie die Anlage des Entodermstreifens und das Vordringen des Spaltes in demselben immer von dem späteren oralen Pole der Redie beginnt und nach hinten zu fortschreitet, so beginnt auch die Ausdehnung des letzteren stets von vorn. Fig. 25 (Taf. XVIII), die einen schräg getroffenen Längsschnitt durch die vordere Partie eines Redienembryos darstellt, zeigt die in der Bildung des Darmlumens sich zuerst einstellende zwiebelförmige Auftreibung des vorderen Darmabschnittes, der sich später zum Pharynx entwickelt und daher das Pharynxlumen repräsentiert, zugleich auch den von dort wie auf Fig. 24 (Taf. XVII) in den axialen Zellstrang eindringenden Spalt-raum. Auf den folgenden Schnitten des zu dieser Serie gehörigen Embryos ist der Entodermstrang noch geschlossen.

Im Anschluß an die Beschreibung der Darmentwicklung der Redie möchte ich gleich hier die des fertigen Darmes einer sehr jungen Redie geben, da dieser von dem einer älteren, ausgewachsenen in einigen Punkten ganz erheblich abweicht (vgl. hierzu das Kapitel über den Bau des Darmes einer alten Redie). Fig. 26 (Taf. XVIII) zeigt einen Querschnitt durch ein sehr jugendliches, aber bereits vollkommen ausgebildetes, noch im Muttertier liegendes Exemplar, Fig. 4 (Taf. XVI) den Teil eines gleichen Querschnittes. Man vergleiche mit den genannten Zeichnungen die einer alten Redie (Fig. 9, 11, Taf. XVI).

Die die Wandung des jungen Darmes bildenden Zellen sind zunächst bedeutend kleiner und weniger succulent als die der alten Redien; sie besitzen noch eine kuglige oder ovale Gestalt, während letztere, polygonal gestaltet, mehr ein Plattenepithel darstellen (Fig. 9, 11, Taf. XVI). Auch ist das Gefüge der Zellen des jungen Redien-darmes untereinander ein viel festeres, als bei jenen, wo, wohl infolge der Streckung des ausgebildeten Darmkanals mit dem Wachstum der Redie und der Degeneration im Alter, eine gewisse Lockerung des Zusammenhanges der einzelnen Elemente auftritt. Außen am Darm jugendlicher Redien ist eine begrenzende »Tunica propria« deutlich entwickelt, die bei älteren mehr oder minder verschwindet. Ihre Bildung habe ich nicht verfolgen können; nach Looss (1892) entwickelt sie sich, wie auch alle andern bei der Redie auftretenden gleichen Gebilde, aus cuticularisierten Zellen. Eine Muskulatur, wie

ich sie deutlich am Darm älterer Redien auffand, war nicht mit Sicherheit festzustellen. Nach innen, nach dem Darmlumen zu, wird der Darm junger Redien ebenfalls durch eine an die »Tunica propria« erinnernde Cuticula abgegrenzt. Zuweilen zeigt diese innere Begrenzung der Darmwand eine polygonale Gestaltung (Fig. 4, Taf. XVI, Fig. 26, Taf. XVIII), die jedoch später in eine kreisrunde übergeht. An dem Darm der embryonalen Redien, welchen die beiden zuletzt genannten Figuren zeigen und die aus *Limnaeus* stammen, ist der ziemlich starke und dichte Stäbchenbesatz, welchen diese im Gegensatz zu denen aus *Paludina* auf der Innenseite ihres Darmkanals besitzen, noch nicht entwickelt; er stellt also, wie auch Looss (1896) angibt, erst eine spätere Errungenschaft der Redie dar.

Die Entwicklung des Pharynx der Redie.

Hand in Hand mit dem Vordringen des Spaltes innerhalb des Entodermstranges geht die Entwicklung des Pharynx vor sich. Während dieser durch sein Vordringen die Darmwand und zugleich das Darmlumen zur Ausbildung bringt, bildet sich der Pharynx um den »hohlen Anfangsteil« des Achsenstranges aus (Fig. 25, Taf. XVIII). Zunächst erfährt der Pharynx eine Erweiterung durch eine zwiebel-förmige Auftreibung des Spaltraumes. Mit diesem Zeitpunkt setzt auch eine ganz erhebliche Größenzunahme des Embryos sowohl in die Länge, als in die Breite ein; hierdurch wird auch zugleich in der vorderen Partie des Tieres durch Zurückweichen des Mesoderms vom entodermalen Achsenstrang die Leibeshöhle angelegt, wie nachher noch eingehender zu erörtern ist. Das vorn, am späteren oralen Teile der Redie gelegene Mesoderm gruppiert sich um die zwiebel-förmige Auftreibung, Fig. 27 (Taf. XVIII), und gestaltet sich dort zu einer kugelförmigen Masse um, der späteren Muskulatur des Pharynx. Auf dem eben beschriebenen Stadium zeigen die Zellen selbst noch keine Differenzierung. Abgesehen von ihrer bestimmten Lagerung, bieten sie sonst das gewöhnliche Bild der bekannten runden Mesodermalzellen. Eine Veränderung findet allmählich dadurch statt, daß sich diese kuglige Pharynxmasse mit einem Kranz von Zellen umgibt, die einen gleichen Cuticularisierungsprozeß durchmachen, wie man ihn an den Ectodermzellen sah, wodurch eine den Pharynx nach außen abschließende Cuticula gebildet wird. Wie man hieraus wiederum ersieht, sind solche Cuticularisierungsvorgänge bei der Redie sehr verbreitet. Die erwähnte zellige Begrenzung der mesodermalen Pharynxmasse habe ich an meinen Exemplaren nicht direkt

beobachtet; sie ist von Looss (1892), dem wir bezüglich der Entwicklungsgeschichte der Redien so außerordentlich viel verdanken, an den Redien von *Amphistomum subclavatum* gesehen worden.

Die Fig. 28, 29, 30 (Taf. XVIII), welche Querschnitte einer Serie durch den Pharynx darstellen und einem gleichaltrigen oder etwas späteren Stadium wie Fig. 27 (Taf. XVIII) entsprechen, lassen erkennen, wie sich die bis dahin durcheinander liegenden mesodermalen Zellen der kugligen Muskelmasse des Pharynx so anordnen, wie man es auch später auf Schnitten durch den ausgebildeten Pharynx sieht, indem sie sich zu einer einzigen im Umkreise des Pharynxlumens liegenden Schicht lagern. Die Längsachsen dieser später meist ovalen Muskelzellen stehen in der Regel senkrecht zu der des Pharynx. Sie liefern zweifellos die bereits erwähnten, in ihrer Bedeutung noch nicht sicheren »großen Zellen« des definitiven Pharynx. Ihre Schicksale weiter zu verfolgen, was allein genauen Aufschluß über ihre Funktion hätte geben können, ist mir leider nicht möglich gewesen. Die zuletzt genannten drei Fig. 28, 29, 30 (Taf. XVIII) zeigen die äußere cuticulare Begrenzung des Pharynx bereits ausgebildet; auch ist die Muskulatur schon entwickelt, wie die feine Streifung innerhalb des Pharynx erkennen läßt.

Wie bekannt, zeigt der Schlundkopf älterer Redien auch stets eine starke innere Cuticula (Fig. 9, 10, 11, Taf. XVI).

Diese entsteht gleichfalls durch einen Cuticularisierungsprozeß der entodermalen Zellschicht des Pharynx. Ihre anfänglich runden Zellen, wie man sie noch auf Fig. 25 (Taf. XVIII) sieht und auch vom Darmepithel her kennt, flachen sich allmählich ab, veröden und liefern schließlich die innere Pharynxcuticula. Während also beim Darm selbst die Zellen des früheren entodermalen Achsenstranges erhalten bleiben, erleiden sie im Bereich des Pharynx eine Umwandlung, indem ihre zuerst rundlichen, hellen Kerne sich abplatteten, stark granuliert werden und zuletzt degenerieren. »Diese Cuticula, sagt Looss (1892), ist demnach mit dem Darmepithel gleichwertig.« Auch dieser Verödungsprozeß beginnt, ebenso wie die Anlage des Entodermstranges und die Bildung der Darmhöhle, vom oralen Abschnitt her, wie die Fig. 27, 28, 29, 30 (Taf. XVIII) zeigen. Die letzten drei veranschaulichen drei ausgewählte, aufeinander folgende Bilder aus einer Serie von Querschnitten durch den Schlundkopf desselben Exemplars. Während auf dem ersten Schnitt von vorn (Fig. 28, Taf. XVIII) die Cuticularisierung des Pharynxepithels schon vollendet ist, nimmt die Zahl der auf den folgenden Schnitten (Fig. 29, 30,

Taf. XVIII) noch vorhandenen Zellen zu (Fig. 29, Taf. XVIII, zwei, Fig. 30, Taf. XVIII, vier Zellen, die allmählich ebenfalls, von vorn nach hinten fortschreitend, der Verödung anheimfallen). Auf diesem Stadium der Entwicklung ist der Pharynx noch durch die Körpercuticula geschlossen; sein Durchbruch erfolgt erst später, nach der Geburt, durch die von LOOSS beobachtete Häutung der Redie.

Ich möchte hier noch auf eine Beobachtung aufmerksam machen, die mir an den jungen Redien zu wiederholten Malen aufgefallen ist, und worüber ich bei LOOSS und LEUCKART keine Mitteilung auffand. Bei einer ziemlichen Anzahl junger Tiere aus *Limnaeus*, die einen Pharynx bereits angelegt hatten, bemerkte ich, wie die Fig. 31, 32 (Taf. XVIII) darstellen, daß derselbe nicht terminal lag, sondern nach einer Seite gekehrt war, wodurch dann der Gegensatz zwischen einer dorsalen und ventralen Seite geschaffen wird. Fig. 31 (Taf. XVIII) zeigt einen Längsschnitt durch eine junge Redie, welche die Lagerung des Pharynx nach der Ventralseite zeigt. Der zu diesem gehörige Darm liegt auf den folgenden Schnitten der Serie; der die Darmhöhle liefernde Spaltraum ist in dem Entodermstrange schon fast bis zu dessen Hinterende vorgedrungen. Bei älteren Individuen ist ein solcher Gegensatz nicht zu beobachten (vgl. die diesbezüglichen Figuren); bei ihnen liegt der Pharynx und seine Öffnung immer terminal. Es scheint daher, als ob mit der weiteren Ausbildung der Redie wieder eine Verlagerung des Pharynx stattfände.

Die Entwicklung der Leibeshöhle der Redie.

Die ungefähr mit der Konsolidierung des Mesoderms um den Anfangsteil des Entodermstreifens einsetzende Größenzunahme der Redien in Länge und Breite bedingt auch zugleich die Bildung der Leibeshöhle. LEUCKART erwähnt in seinem Parasitenwerk die Entstehung der Leibeshöhle der Redien. Sie entsteht in einfachster Weise dadurch, daß die mesodermalen Zellmassen, dem Wachstum der Redie folgend, von dem entodermalen Achsenstrange zurückweichen, wodurch ein Hohlraum, eben die Leibeshöhle, entsteht (Fig. 23, Taf. XVII, 32, Taf. XVIII). Fig. 23 (Taf. XVII) stellt ein etwas früheres Stadium als Fig. 32 (Taf. XVIII) dar; auf ihr sieht man das zurückweichende Mesoderm mit dem axialen Strang noch durch feine Plasmafädchen verbunden, die miteinander anastomosieren können. Das Zurückweichen ist durchaus kein regelmäßiges und gleichförmiges,

sondern wie die genannten Figuren zeigen, sind einzelne Teile schon weiter abgerückt, während andre dem Achsenstrang noch näher stehen, so daß die Begrenzung des Mesoderms nach der Leibeshöhle zu ein wellenförmiges Aussehen bietet. Während in Fig. 23 (Taf. XVII) die Leibeshöhle noch verhältnismäßig schmal ist, auch eine Sonderung des Mesoderms vom hinteren Ende des Entodermstranges, dessen Zellen auch noch keine Differenzierung erfahren haben, stattgefunden hat, ist in dem späteren Stadium, wie es Fig. 32 (Taf. XVIII) darstellt, die Leibeshöhle bereits gut ausgebildet, das Mesoderm mit dem Entoderm verbindende Plasmastränge fehlen nunmehr ganz: Es ist somit zur Ausbildung des späteren Keimepithels gekommen. Durch die Streckung des Redienembryos in die Länge erfolgt auch eine Sonderung des Mesoderms vom hinteren Ende des Achsenstranges, wodurch eine Isolation der im aboralen Teile der Redie gelegenen Anhäufung mesodermaler Keimzellen erzielt wird, die die Autoren gewöhnlich als »Keimlager« bezeichnen. Wie Fig. 32 (Taf. XVIII) zeigt, haben die meisten Zellen des Mesoderms ein andres Aussehen; sie sind groß, hell, bläschenförmig geworden und lassen dadurch ihre Bestimmung als Keimzellen erkennen, wie man sie auch in alten Redien wiederfindet.

Während sich die Leibeshöhle immer weiter entwickelt und vergrößert, drängt ein zunächst schmaler, dann sich allmählich erweiternder Spaltraum von derselben nach vorn und seitwärts, bis er auf die Körpercuticula stößt (Fig. 27, 32, Taf. XVIII). Hier entsteht später die Geburtsöffnung. Daß es sich bei Fig. 27, 32 (Taf. XVIII) nicht etwa um eine künstliche oder ganz zufällige Rißbildung handelt, geht daraus hervor, daß ich vielfach ganz gleiche Bilder von verschiedenen Exemplaren, die sich auf dem in diesen Figuren dargestellten Stadium befanden, beobachten konnte. Auch die Geburtsöffnung ist zunächst noch durch die Körpercuticula geschlossen; wie der des Pharynx, so erfolgt ihr Durchbruch gleichfalls erst nach der Geburt durch die schon öfter erwähnte, von Looss (1892) beobachtete Häutung der Redien. Also auch bei der Entstehung der Leibeshöhle kommt es nie, wie SCHWARZE annahm und schon bei der Entwicklung der Darmhöhle angeführt wurde, zu einer Ausstoßung oder einem Zerfall von Elementen, sondern auch jene entsteht, in ähnlicher Weise wie die letztere, zunächst durch einen schmalen, durch Zurückweichen des Mesoderms vom axialen Entoderm infolge des Wachstums der Redie bedingten Hohlraumes, der sich dann allmählich bis zur definitiven Leibeshöhle erweitert.

Die Leibeshöhle nimmt etwa in der Mitte des Embryos ihren Anfang und setzt sich dann nach hinten fort, wodurch das »Keimlager« der Redie gebildet wird. Der Pharynx dagegen bleibt noch eine Zeitlang mit dem Mesoderm im vorderen Teile des Tieres verbunden (Fig. 28, 29, 30, Taf. XVIII). [Querschnitte durch den fertigen Pharynx einer ziemlich weit entwickelten Redie, welche, wie die folgenden Schnitte der Serie zeigen, eine Leibeshöhle besitzt. Hier ist jedoch der Pharynx von dem umliegenden Mesoderm noch nicht geschieden.] Erst nach vollkommener Ausbildung des Cöloms schiebt sich auch von dieser her ein feiner Spalt in den Kopfteil der Redie vor, der dann den Pharynx vom Mesoderm trennt. Nach vollendeter Entwicklung der Redie mit allen Organen, Leibeshöhle u. s. f. und bei beginnender Keimballenentwicklung stellt das Mesoderm — also das spätere Keimepithel —, dessen Entstehung durch die Leibeshöhle angebahnt wird, noch eine ziemlich kompakte Masse dar (Fig. 23, Taf. XVII, Fig. 27, 32, Taf. XVIII). Erst infolge des nach der Geburt der Redie besonders stark einsetzenden Wachstums, zugleich durch den Abgang der zur nächsten Generation sich entwickelnden Keimzellen, auch durch die Größenzunahme der Keimballen erfolgt eine Verminderung der Dicke des Keimepithels, so daß letzteres schließlich nur noch, abgesehen von dem immer etwas massiger bleibenden Keimlager, eine tapetenartige Auskleidung der Leibeshöhle bildet, wie man es meistens bei älteren Individuen findet. Dieses Verhalten hat wohl auch zu der Bezeichnung »Keimepithel« geführt; bei sehr alten und mit vielen Keimballen gefüllten, schon der Degeneration verfallenen Redien fehlt auch häufig noch dieser dünne Wandbelag an einzelnen Stellen, so daß an solchen schließlich nur noch die Körpercuticula die Begrenzung des Tieres darstellt.

Die Excretionsgefäße und Terminalzellen.

Wie ich schon bei der Beschreibung des Excretionsgefäßsystems der ausgebildeten Redien anführte, ist es mir nicht gelungen, die Kanäle desselben zu beobachten und ich führte in dem betreffenden Kapitel die mutmaßlichen Gründe dafür an. In bester Weise gelang es mir aber, diese an jungen, noch in der Mutterredie liegenden Tieren aufzufinden. LEUCKART spricht die Vermutung aus, »daß das excretorische Gefäßsystem vermutlich überall vorhanden ist«. Wir wissen jetzt durch neuere Untersuchungen, daß dasselbe nicht nur vermutlich, sondern tatsächlich stets bei der Redie vorhanden ist. Nicht nur aus den bei älteren Redien oft in großer Anzahl vorhan-

denen Terminalzellen, welche auf das Vorhandensein eines Gefäßsystems schließen lassen, sondern auch an jungen Tieren, bei denen die Kanäle selbst entwickelt sind, konnte ich mich überzeugen, daß ein solches ausnahmslos allen Redien zukommt. Fig. 34 (Taf. XVIII) zeigt auf einem Längsschnitt, der aus mehreren Schnitten einer Serie kombiniert ist, den Verlauf der beiden Hauptkanäle bei den Redien. So gut nun auch diese an meinen Schnitten junger Redien erhalten waren, glückte es mir nicht, ihre Ausmündungen, die Pori excretorii, aufzufinden, da wohl auch Schnitte sich kaum zu ihrer Beobachtung eignen. LEUCKART gelang es gleichfalls nicht, diese zu beobachten, denn er sagt: »Ebenso hat sich die Ausmündung der Gefäße bis jetzt der Untersuchung entzogen.« Dagegen hat sie LOOSS (1892 u. 1896) bei fast allen seinen Redien aufgefunden. Möglicherweise sind die Ausmündungen ebenso wie die Geburts- und Pharynxöffnung auf diesem Stadium gleichfalls noch durch die Körperbedeckung geschlossen und brechen erst wie jene durch die Häutung durch.

Was die Zeit der Entwicklung anlangt, so wird das Excretionsgefäßsystem von allen Organen der Redie zuletzt gebildet; es findet sich ohne Ausnahme erst an großen, sonst fertig entwickelten Embryonen, wenn in diesen selbst schon die Entstehung der neuen Brut beginnt. Solche Redien jedoch, welche eine größere Anzahl junger Keimballen beherbergen, zeigen die Verhältnisse des Kanalsystems nicht mehr so gut, da durch das Auftreten dieser und die dadurch hervorgerufene Füllung der Leibeshöhle dieses Organ mehr oder weniger verlagert wird; am besten ist das Wassergefäßsystem an solchen Embryonen zu sehen, welche kurz vor der Entwicklung der neuen Generation stehen oder eben erst damit begonnen haben; solche lassen besonders klar die Kanäle erkennen. Einem solchen Exemplar entstammt Fig. 34 (Taf. XVIII). Wie alle Forscher, die die Entwicklung der Redie untersuchten, so auch LOOSS (1892 u. 1896), angeben, ist die Zahl der in einer jungen Redie vorhandenen Flimmertrichter eine sehr geringe, zuerst nur, wie letzterer anführt, zwei bis drei, die der Menge von Terminalzellen in älteren Tieren gegenüber nicht in Betracht kommen. Es muß also noch nach der Geburt der Redie eine Weiterbildung des Excretionsorgans stattfinden, wohingegen die Entwicklung aller andern Organe, natürlich von dem notwendigen Wachstum abgesehen, mit der Geburt abgeschlossen ist.

Wie LEUCKART angibt, beobachtete schon richtig DE FILIPPI, daß das Excretionsgefäßsystem der Redien aus zwei lateral gelegenen, miteinander parallel verlaufenden Längsstämmen besteht (Fig. 34, Taf. XVIII).

Wie letztere Figur erkennen läßt, ist der Verlauf der beiden Hauptkanäle nicht gerade gestreckt, sondern etwas gebogen. Sie liegen auch meist nicht in gleicher Höhe mit dem Darm, sondern etwas über oder unter demselben. Die Weite des Lumens der Gefäße beträgt, im Durchschnitt, in der Mitte des jungen Tieres gemessen, etwa 2 bis 3 μ . Die Durchmesser des Lumens in den lateralen Stämmen des Excretionsorgans nehmen von vorn nach hinten etwas zu, so daß sie hier bei guter Entwicklung der Kanäle 5 bis 6 μ betragen kann. Auch COE gibt das gleiche Verhalten für die beiden Wasserkanäle des Miracidiums an. LOOSS (1892) hebt das zwar in seiner Beschreibung des Excretionsorgans der Redien des *Amphistomum subclavatum* nicht besonders hervor, jedoch lassen seine Abbildungen (Fig. 9 und 10 auf Taf. XX) die gleichen von mir an den Kanälen der Redie gemachten Erfahrungen erkennen. Die beiden Excretionsgefäße erstrecken sich bei der embryonalen Redie ziemlich weit nach vorn, bis in den Kopfabschnitt, dringen jedoch in den Pharynx selbst nicht ein.

Was nun die Entwicklung des Excretionsapparates der Redie betrifft, so sind die Angaben darüber bislang äußerst dürftig. LEUCKART und LOOSS (1892 und 1896) machen wohl einige Mitteilungen darüber bei der ausgebildeten Redie, aber es existieren keine direkten Beobachtungen über seine Entwicklung, denn LOOSS, welcher, soweit mir bekannt, der erste ist, der sich mit der Entwicklungsgeschichte der Redien beschäftigte, hat an letzteren selbst die Entstehung des Ausscheidungsorgans nicht verfolgen können, wie er sagt: »Was das Gefäßsystem anbelangt, so ist es mir nicht geglückt, die erste Anlage desselben bei unsrer Redie zu beobachten, es scheint erst nach der Geburt deutlich zu werden.« Dagegen hat er genauere Beobachtungen an der Cercarie von *Amphistomum subclavatum* über die Entwicklung dieses Organs gemacht und glaubt keine Bedenken tragen zu müssen, die an jener gemachten Erfahrungen auch direkt für die Redie in Anspruch zu nehmen. Ich will deshalb bei der Frage nach der Entwicklung des Gefäßsystems die Bildung desselben bei den Cercarien heranziehen, von welchen Literaturangaben in größerer Anzahl vorliegen.

Bezüglich der Entwicklung der Wasserkanäle der Cercarien stehen sich zwei Auffassungen scharf gegenüber. Die eine, die durch LOOSS (1892) vertreten wird, läßt die Kanäle aus Lückenräumen, aus Lacunen, hervorgehen, die zwischen den Mesodermzellen entstehen. Nach LOOSS nimmt auch THOMAS ein gleiches Entstehen des Ex-

cretionsorgans für die Sporocysten des *Distomum hepaticum* an. LOOSS (1892) sagt wörtlich von der Cercarie des *Amphistomum subclavatum*: »Zunächst sind Trichter sowohl wie Gefäße nicht aus hohlen Zellen zusammengesetzt, wie ich das in einer früheren Arbeit anzunehmen geneigt war, sondern es sind Lückenräume zwischen den Zellen.« Später sollen diese Hohlräume im Körperparenchym miteinander verschmelzen und so die Kanäle bilden, indem die Membranen der anliegenden Mesodermzellen die Wandung derselben liefern. Diese Ansicht kann man als die »lacunäre Entwicklung« der Excretionskanäle bezeichnen. Ihr steht die Auffassung von der »zelligen Entstehungsweise« gegenüber, nach welcher die Wasserkanäle aus vorgebildeten, hintereinander lagernden und zu einer Reihe sich anordnenden Zellen hervorgehen, etwa so, wie wir es von der Anlage des axialen Entodermstranges kennen lernten. Wie dort hat man es auch dann hier mit einer typischen, vorgebildeten Organanlage zu tun, deren Plasma zur Bildung der Kanäle durchbrochen wird. Letztere Auffassung vertritt die Mehrzahl der neueren, mit diesem Gegenstand sich beschäftigenden Arbeiten. Nur für eine einzige Art, wie BUGGE angibt, für die *Bilharzia haematobia*, läßt LOOSS die Meinung der andern Forscher gelten; er stellt jedoch diese Form den andern als Ausnahme gegenüber. Mit Recht macht BUGGE daher den Einwand, daß es doch sehr verwunderlich wäre, daß so nahestehende Formen eine solche abweichende Entwicklung ihres Ausscheidungsorgans hätten. Auch schon theoretisch ließe sich gegen die LOOSSsche Auffassung einwenden, welcher auch die Bildung des Darmes aus bestimmten aneinander gelagerten Zellen, also aus einer Organanlage, sowohl bei Redien wie bei Cercarien hervorgehen läßt, daß doch auch das nicht minder wichtige der Excretion sich aus einer solchen Organanlage entwickeln wird.

Nach den Bildern, die ich beobachtete, und von denen Fig. 35 (Taf. XVIII) eins zur Darstellung bringt, glaube ich keinen Augenblick zweifeln zu müssen, auch für die Redien die gleiche zellige Entwicklung des Gefäßsystems in Anspruch zu nehmen, wie sie BUGGE von den Cercarien in jüngster Zeit gegeben hat, dessen Resultate daher hier kurz angeführt werden mögen. Die ursprünglichste Anlage der Kanäle bilden Stränge von einzelnen, hintereinander gelegenen Zellen, an denen Zellgrenzen nicht mehr festzustellen sind. Das zu diesen Zellen gehörige Plasma sammelt sich an einer Seite der Kerne zu einem »homogenen, einheitlichen Plasmaschlauch« an, während letztere, dem Plasmaschlauch anliegend, ebenfalls in einer

Reihe hintereinander liegen. In diesem Protoplasmaschlauch tritt während der weiteren Entwicklung ein feiner Kanal auf, der das spätere eigentliche Wassergefäß liefert.

Wenn mir nun auch manche Einzelheiten fehlen, so kann ich mich auf Grund meiner eignen Resultate nur der eben wiedergegebenen BUGGESchen Beobachtung auch für die Redien anschließen. Aus Fig. 35 (Taf. XVIII) ergibt sich das eine mit Sicherheit, daß die Wasserkanäle nicht, wie LOOSS es annimmt, aus Lückenräumen zwischen den Mesodermzellen hervorgehen, sondern aus einer Reihe distinkter Zellen, die sich sowohl durch ihre Lagerung als auch durch ihren Gesamthabitus vor diesen auszeichnen. Fig. 35 (Taf. XVIII) zeigt ein Stück des Wasserkanals einer Redie, wie man solche Bilder überhaupt immer nur streckenweise zu sehen bekommt; die den Kanal beiderseits begrenzende feine Membran ist bereits durch die Kanalbildung in dem ein Syncytium darstellenden Zellenstrang zur Ausbildung gebracht; nur die zu den Zellen gehörigen Kerne sind noch erhalten, zwischen welche die zarte Begrenzung des Kanälchens sich ebenfalls erstreckt. Eine Muskulatur, wie sie von den ausgebildeten Gefäßen der Cercarien und Geschlechtsformen angegeben wird, war an diesen Kanälen der Redie noch nicht wahrzunehmen. Ob eine solche bei älteren Redien vorkommt, vermag ich nicht zu sagen, da die Kanäle äußerst fein sind und dies mit der Muskulatur wohl noch in weit höherem Maße der Fall sein würde, jedenfalls gelang es mir nicht, eine solche festzustellen. Ich zweifle aber nicht, daß dort tatsächlich eine solche vorhanden ist, sie wird wohl nur, ebenso wie die des Darmes, später nach der Geburt zur Entwicklung gelangen, zumal da eine Muskulatur auch für die Bewegung der Excretionsflüssigkeit in den Kanälen notwendig ist, und im allgemeinen die Organisationsverhältnisse der Redie mit denen der Cercarie fast übereinstimmen. Die in Fig. 35 (Taf. XVIII) zu dem Excretionskanal gehörigen Kerne zeichnen sich vor den hellen rundlichen der übrigen Mesodermzellen durch ihre Granulation, dunklere Färbung, sowie durch ihre spitz ovale Gestalt aus.

An dieser Stelle sei noch auf eine Erscheinung hingewiesen, die LOOSS (1892) von dem Gefäßsystem der Cercarien erwähnt und welche die Fig. 36, 37, 38 (Taf. XVIII) illustrieren. Er sagt: »Gleichzeitig bemerkt man auch, wie zunächst an dem unpaaren Teil (d. h. der Endblase, der Vereinigung der beiden lateralen Stämme des Wassergefäßsystems der Cercarie), von da aber allmählich nach vorn auf die paarigen Gefäße sich ausdehnend, Parenchymzellen epithelartig

sich anlagern, welche später durch Wachstum und allmähliche Verflachung zu den Eigenwandungen des Gefäßsystems werden.« Die Wandung der Kanäle selbst wird wohl nicht durch die sich anlagernden Zellen zuerst gebildet, sondern sie entsteht, wie in dem Vorangehenden erörtert wurde, zunächst durch Verdichtung des Plasmas, welches zu dem die Anlage des Kanals bildenden Zellstrang gehört. Auch sind es nicht andre beliebige Mesodermzellen, die sich dem Gefäß anlagern, sondern ein Teil der zur Organanlage des Gefäßsystems gehörigen Zellen, von denen nicht alle, wie wir später noch sehen werden, zu Terminalzellen sich entwickeln, sondern zur Verstärkung der Kanalwandung verwendet werden. Es findet also durch diese Zellen nicht eine Bildung der Gefäßwand statt, sondern nur eine Verstärkung der bereits vorhandenen Wandung. Die Fig. 36, 37, 38 (Taf. XVIII) zeigen, daß tatsächlich eine Verstärkung der infolge ihrer plasmatischen Entstehungsweise zunächst sehr zarten Grenzmembran der Kanäle erfolgt, indem die anliegenden Zellen, stark granuliert und sich allmählich verflachend, einen gleichen Cuticularisierungsprozeß durchmachen, wie wir ihn bisher so oft an der Redie kennen lernten. Wie die genannten Figuren zeigen, die aufeinander folgende Stadien dieses Vorganges an den Kernen darstellen, findet die Verstärkung der Kanalwandung von außen statt. Vielleicht findet auch die spätere Bildung der Muskulatur der Kanalwand auf diese Weise durch anliegende Mesodermzellen statt.

Die Terminalzellen.

Was die Entstehung der Terminalzellen betrifft, so kann ich mich damit kurz fassen, da wegen des seltenen Vorkommens solcher bei Redienembryonen zusammenhängende Beobachtungen nicht anzustellen waren. Die Hauptentwicklung scheint, wie bereits erwähnt, erst nach der Geburt der Redie stattzufinden. Ich muß auch hier wieder die Literatur über ihre Entwicklung bei den Cercarien heranziehen, da die bisherigen Untersuchungen darüber die Redie nicht berücksichtigt haben. Nach BUGGE entstehen die Wimperflammen in unmittelbarer Nähe der den Kanal liefernden Zellreihe oder gehen aus einem Teil von dieser selbst hervor. Zuerst sind die Wimperflammen noch mit dem Plasma des Zellstranges verbunden durch einen kurzen plasmatischen Stiel. Mit dem Wachstum der Cercarie rücken diese anfangs noch kleinen Wimperzellen von dem Kanal fort in ihr Parenchymgewebe, wobei sie größer werden und zugleich auch eine Neubildung von Protonephridien wieder am Excretionskanal auftritt. Da snost Cercarie und Redie sowohl in ihrer Entwicklung wie in dem

Bau ihrer Organe sehr übereinstimmen, wird die Entstehung der Terminalzellen in gleicher Weise auch bei letzteren erfolgen; eigne Beobachtungen vermochte ich nicht darüber anzustellen.

Es findet sich jedoch ein Unterschied in dem Bau der Verschlusszellen junger Redien und denen der Cercarien. Es fehlen nämlich den ersteren zunächst noch die Capillaren, welche den die Wimperflamme aufnehmenden Trichter mit dem Sammel- oder Hauptkanal verbinden und eine Fortsetzung des Trichters bilden. Die Wimperflammen ragen mit Hilfe des sie umgebenden Trichters direkt, ohne Vermittlung einer Capillare, in den Kanal hinein (Fig. 39, 40 auch 41, Taf. XVIII).

Die beiden ersten Figuren stellen dieselbe Terminalzelle auf zwei aufeinander folgenden Schnitten dar. Erst später, wenn nach den Angaben BUGGES, dessen Beobachtungen an Cercarien auch direkt auf die Redien übertragen werden können, ein Fortrücken derselben vom Sammelkanal erfolgt, wird eine Verbindung mittels der Capillare zwischen beiden hergestellt; aber auch an alten Exemplaren konnte ich ebensowenig wie Gefäße auch Capillaren feststellen. Daß ein allmähliches Abrücken der Flimmerzellen von dem letzteren auch bei Redien erfolgt, zeigen die Fig. 39, 40 und 34 (Taf. XVIII), bei ersteren liegen die Flammen selbst noch vollständig im Excretionskanal; auf Fig. 34 (Taf. XVIII), die demnach ein etwas späteres Stadium darstellt, liegt die Wimperflamme, obgleich sie letzterem noch dicht anliegt, doch schon außerhalb des Gefäßes. Daß ferner noch später eine bedeutende Größenzunahme der Terminalzelle stattfinden muß, lehrt eine Vergleichung derselben auf den Fig. 34, 39, 40 (Taf. XVIII), mit denen auf Fig. 19, 20, 22 (Taf. XVII).

Fig. 41 (Taf. XVIII) zeigt die Anfänge der Wimperbildung einer Terminalzelle. An einer dem Kanal (daß derselbe hier unregelmäßige Konturen zeigt, ist wohl auf die durch die Konservierung entstandene Deformation so feiner Gebilde zurückzuführen) dicht anliegenden Zelle rückt das Plasma derselben, das sich zu einem spitz-kegelförmigen Gebilde ausgezogen hat, an die dem Kanale zugekehrte Seite und schließlich in letzteren selbst. Weitere Bilder zur Entwicklung der aus dem Plasma der Terminalzelle hervorgehenden Gebilde, als Wimperflamme, Basalplatte, Trichterwandung erhielt ich nicht. Die angeführten Figuren zeigen, daß ebenso wie an den Terminalzellen alter Redien auch an denen der Embryonen oberhalb des Kernes keine pseudopodienartigen Plasmafortsätze sich vorfinden.

Auch die Entwicklung des Nervensystems der Redie

muß ich glücklicheren Forschern überlassen. Sie zu verfolgen gelang mir ebensowenig wie Looss (1892). Ich erhielt zwar manche Bilder bezüglich der Entwicklung des Rediennervensystems, vermag aber nicht, sie zu einem Ganzen zu vereinigen. Das Nervensystem zeigt sich mit der vollendeten Ausbildung von Darm und Pharynx gleichfalls schon entwickelt. Die beiden Schlundganglien liegen als eine ziemlich scharf begrenzte, von einem Kranz kleiner, dunkel gefärbter und stark granulierter Zellen umgebenen Masse zu beiden Seiten des Pharynx. Ferner finden sich noch zuweilen (Fig. 32, Taf. XVIII) im Kopfabschnitt eine größere Zahl ebensolcher Zellen; möglicherweise sind dies auch Nervenzellen, worauf wohl ihre Gestaltung schließen läßt.

III. Abschnitt. Die Frage nach der Richtungkörperbildung der Keimzellen und ihre Furchung.

(Tafel XIX.)

Wie schon erwähnt, wurde die vorliegende Arbeit hauptsächlich in Hinsicht auf die Richtungkörperbildung der Keimzellen bei den Ammengenerationen der digenetischen Trematoden unternommen. Im Jahre 1885 hatte J. BIEHRINGER durch Untersuchungen an Sporocysten aus den verschiedensten Wirtstieren festzustellen versucht, daß die nächste Generation in den Ammen aus einem syncytialen Komplex von wandständigen Keimzellen ihren Ursprung nimmt, so daß es sich also bei dieser Entwicklung um eine innere Knospung handeln würde. Aber durch darauf folgende Untersuchungen, die besonders durch LEUCKART und seine Schüler gefördert wurden, wurde die Unhaltbarkeit jener Auffassung nachgewiesen; wir wissen jetzt mit Sicherheit, daß jeder Keimballen, jedes neue Individuum, aus einer einzigen mesodermalen Wandzelle, der Keimzelle, hervorgeht. So sagt LEUCKART: »Daß die Redien und deren Brut aus Zellen hervorgehen, die schon früh eine gewisse Selbständigkeit erhalten und gegen die übrigen Gewebelemente als spezifische, nur für die Erzeugung einer Nachkommenschaft bestimmte Gebilde sich absetzen, wird niemand in Abrede stellen können, der die betreffenden Vorgänge an einem geeigneten Materiale verfolgt hat.« Nachdem man die eigentümlichen Erscheinungen, die sich vor der Befruchtung des tierischen Eies an demselben abspielen, und die unter dem Namen der »Reifungserscheinungen« bekannt sind, und kurze Zeit darauf dieselben auch von den parthenogenetischen Eiern der verschiedensten Tiere, besonders durch WEISMANN'S Verdienste, kennen gelernt hatte, lag nichts näher, als nachzuforschen, ob die an den letzteren beobachteten Vorgänge sich nicht auch an den Keimzellen der Ammengenerationen nachweisen ließen, da ja eine Ähnlichkeit zwischen beiden, und eine Vergleichung dieser mit Eizellen, ohne weiteres in die Augen fällt.

Schon früher hatte die eigentümliche Fortpflanzungsweise der digenetischen Trematoden die Aufmerksamkeit der Forscher in hohem Maße auf sich gezogen; sie war in Hinsicht auf die Frage, wie man die Natur der Keimballenbildung aufzufassen habe, im Laufe der Zeit mancherlei Deutungen unterworfen worden. So faßte SCHAUINSLAND den Vorgang als eine »Pädogenese« auf, wodurch sich ein echter Generationswechsel (Metagenesis), wie er auch vielfach angenommen

wurde, ausschließt. SCHAUNSLAND sieht die Keimzellen der Sporocysten und Redien als »unverbrauchte, in ihrer Entwicklung stehen gebliebene Furchungselemente des Embryo« an. Hierdurch ist natürlich auch eine Befruchtung derselben unnötig geworden. Auch LEUCKART schließt sich dieser Ansicht an, gegen welche LOOSS (1892) den treffenden theoretischen Einwand erhebt, daß es sich dann doch immer nur um wenige, aus dem Embryo in die Sporocyste und später in die Redie übernommene Keimzellen handeln könne, die dann auch bald verbraucht sein würden, und dann sähe man auch überall in der Natur, daß viel mehr Keime entwickelt als tatsächlich verbraucht werden, d. h. zur Entwicklung gelangen. Für die Redien speziell und die von ihnen produzierten Keimballen läßt sich die Unhaltbarkeit dieser Ansicht auch schon entwicklungs-geschichtlich nachweisen, nimmt erstere doch selbst aus einer Sporocystenkeimzelle ihren Ursprung. SCHWARZE dagegen kommt zu einem andern Schluß. Er gelangt infolge der Übereinstimmung in der Entwicklung des Embryo und der Cercarie zu der Auffassung, daß die »Keimzellen des Embryos nichts andres sind als die Genitalzellen der Cercarie bzw. der Distomeen«. Demnach wäre also die Entwicklung der Keimballen in den Ammengenerationen der Trematoden als eine wahre »Parthenogenesis« anzusehen. Dieselbe Meinung vertritt auch C. GROBEN.

So weit die älteren Autoren. Nachdem nun die Reifungserscheinungen, die Richtungkörperbildung, wie am befruchtungsbedürftigen Ei, so auch von den parthenogenetischen Eiern bekannt geworden waren, konnten nur diese herangezogen werden, um die Frage mit Sicherheit zu entscheiden, ob es sich bei der Entstehung von Redien oder Cercarien aus den Keimzellen um eine geschlechtliche Fortpflanzung, in diesem Falle natürlich um eine parthenogenetische, oder um eine ungeschlechtliche, dann um eine innere Knospung, handelt. Wurde nachgewiesen, daß die Keimzellen der Sporocysten bzw. Redien in der Tat Richtungskörper abstoßen, so war damit der strikte Beweis erbracht, daß der Entwicklungszyclus der digenetischen Trematoden als »Heterogonie« anzusehen ist, weil geschlechtlich sich fortpflanzende Generationen mit parthenogenetischen abwechseln, wenn nicht, dann handelt es sich um einen echten »Generationswechsel«, da geschlechtliche Formen des Zeugungskreises mit ungeschlechtlich sich vermehrenden alternieren (Metagenesis). So sagt auch COE, da ein äußerer Unterschied zwischen typischen Eiern und den Keimzellen nicht zu konstatieren ist: »Da bei allen tierischen Eiern, soweit man weiß, Richtungskörper gebildet werden, liegt es nahe, dieses Kriterium zu benutzen, um für die Zellen, aus denen Redien oder Cercarien entstehen, eventuell die Einatur festzustellen.« Wie ich gleich vorausschicken möchte, waren die Bemühungen dieses Forschers, der im Jahre 1897 die Keimzellen des Embryos von *Distomum hepaticum* an Schnitten sowohl, wie an Totalpräparaten untersuchte, in dieser Hinsicht vollkommen erfolglos. Er sagt darüber: »Das Resultat war ein völlig negatives, und ich glaube das eine mit Bestimmtheit behaupten zu dürfen, daß eine wahre Richtungkörperbildung, d. h. eine Abschnürung von einer oder zwei kleineren Zellen von einer größeren Zelle, die dann die Grundlage für ein neues Individuum (Redie oder Cercarie) abgeben würde, nicht stattfindet.«

Ich selbst wurde von Herrn Professor KORSCHULT darauf hingewiesen, die Entstehung der Keimballen und Keimzellen bei den Trematoden zu untersuchen, im Hinblick auf diejenige Auffassung, nach welcher diese Gebilde als Eizellen bzw. als Stadien einer parthenogenetischen Entwicklung zu betrachten sind. Während ich noch mit der Untersuchung beschäftigt war,

erschien in dieser Zeitschrift 1903, Bd. LXXIV, eine Arbeit von HANS REUSS, welche das gleiche Thema behandelt, unter dem Titel »Die Cercarie und Sporocyste des *Distomum duplicatum* Baer«, nachdem ein Jahr vorher im Zoologischen Anzeiger 1902, Bd. XXV, Nr. 671 eine vorläufige Mitteilung darüber veröffentlicht worden war. Die betreffende Arbeit beschäftigt sich, abgesehen von einer kurzen anatomischen Beschreibung der Cercarie des *Distomum duplicatum*, mit der »Genese der Keimzellen und Bildung der Keimballen«. Während ich nun selbst bei meiner Untersuchung über die Richtungskörperbildung bei Sporocysten und Redien ebenso wie COE am Miracidium zu keinem Resultat gelangt bin und dessen oben angeführten Ausspruch nur Wort für Wort bestätigen kann, ist der Verfasser dieser Arbeit glücklicher gewesen und glaubt, die Richtungskörper für die Keimzellen von Sporocysten nachgewiesen und damit entschieden zu haben, daß tatsächlich bei den in dem eigentümlichen Zeugungskreis der digenetischen Trematoden auftretenden Keimzellen eine wahre Parthenogenese vorkommt, und dieser selbst daher als eine Heterogonie aufzufassen ist.

Auf Grund meiner eignen Beobachtungen kann ich mich den von REUSS gewonnenen Resultaten nicht anschließen; manche unsrer Beobachtungen stimmen, wie die folgenden Zeilen noch lehren werden, wohl überein, doch erscheint mir die Deutung, welche der Verfasser seinen Beobachtungen beilegt, in keiner Weise bewiesen. Ich muß zum besseren Verständnis bezüglich der Entwicklung der Keimzellen und Keimballen, sowie der Richtungskörperausstoßung hier der Hauptsache nach die Resultate von REUSS anführen, welche er an den Sporocysten von *Distomum duplicatum* aus *Anodonta mutabilis* gewann.

Die jüngsten Keimzellen, die sich in der Sporocyste finden, besitzen rundliche bis ovale Kerne bei einem Durchmesser der letzteren von etwa $5\ \mu$. Zellgrenzen sind nicht zu beobachten. An einzelnen derselben treten im weiteren Verlauf der Entwicklung auffallende Veränderungen ein, welche der Autor wie folgt beschreibt: »Der Kern der jungen Keimzellen wird groß (0,008 mm), ist schwerer färbbar als der der übrigen Zellen und besitzt ein gleichmäßig verteiltes, körniges Chromatingerüst.« An diesen Zellen treten nun zuweilen auch Zellgrenzen auf, die erkennen lassen, daß das zu derselben gehörige Plasma im Verhältnis zur Größe des Kernes sehr gering ist. »Diese so veränderten Wandzellen stellen die Keimzellen dar.« Die weiteren Veränderungen, die die Keimzelle nunmehr erfährt, erstrecken sich zunächst nur auf ihren Kern. Das bisher körnige Chromatingerüst der Keimzelle verschwindet, »und es entsteht ein leicht färbbares Kernkörperchen, das sich auf dem schwer zu färbenden Rest des Kernes sehr deutlich abhebt«. Nunmehr treten Teilungen dieser Keimzellen auf, »welche alle auf mitotischem Wege stattfinden, obgleich dieselben sehr selten zu beobachten sind«. Das Resultat dieser Teilung ist nun, daß nach »erfolgter Spindelbildung« der Keimzelle »eine kleinere ovale oder runde Zelle« mit einem »ovalen Kern (Querdurchmesser 0,0025 mm) mit einem leicht färbbaren körnigen Chromatingerüst« anliegt. Die Keimzelle selbst wird durch diese Vorgänge nicht berührt, sie behält auch nach der Teilung und Abschnürung des kleineren, stark gekörneltten Kernes ihre Größe und ihr Aussehen bei.

REUSS fährt dann fort: »Das nächste Entwicklungsstadium, welches ich gefunden habe, zeigt den großen bläschenförmigen Kern der Keimzelle und dieser an einem Teil der Peripherie anhängend drei kleine, stark gefärbte, grobkörnige Kerne. Folgen wir weiter dem Entwicklungsgange der Keimzelle, so sehen wir, daß sich derselbe plötzlich ändert. Es entstehen aus der Keimzelle

zwei Zellen, die sich in Größe und Beschaffenheit einander sehr gleichen. Eine von beiden ist jedoch stets die größere und ist noch auf späteren Entwicklungsstufen zu erkennen.« Infolge dieser in der Entwicklung der Keimzelle auftretenden Veränderung kommt REUSS schließlich zu dem Resultat: »Die Abschnürung der drei kleineren Zellen ist demnach als Reifung zu bezeichnen und gleichzusetzen der Richtungkörperbildung.« Demnach sind also: »die Keimzellen echte, sich parthenogenetisch entwickelnde Eier und die Fortpflanzungsweise der Trematoden eine Heterogenie«. So weit die REUSSSchen Beobachtungen und Schlüsse.

Nach meinen eignen Erfahrungen, die ich durch ausgedehnte Untersuchungen an Schnitten sowohl, wie an den mit Alaunkarmin gefärbten Totalpräparaten von Sporocysten und Redien gewonnen habe, muß ich REUSS und seiner Schlußfolgerung, drei einer Keimzelle anhängende körnige Kerne, welche etwas kleiner als letztere selbst sind, ohne weiteres als Richtungskörper anzusprechen, entgegen treten. Ein Beweis ist meines Erachtens dafür noch keineswegs erbracht, daß die drei kleineren Zellen gerade Richtungskörper sein sollen; ein Beweis wäre nur die Feststellung einer Richtungsspindel bei der Abschnürung der drei kleinen Zellen mit den ovalen, stark granulierten Kernen gewesen. REUSS machte, wie er selbst angibt, seine Untersuchungen ausschließlich an Totalpräparaten, da »Schnitte weniger brauchbare Bilder ergaben«. Hierzu aber hätten solche meines Erachtens unbedingt herangezogen werden müssen.

Verfolgen wir nun den von REUSS angegebenen Beweisgang im einzelnen, ob die von ihm als Richtungskörper angesprochenen drei granulierten kleinen Kerne in der Tat solche sein können. Ich selbst habe an Schnitten wie an Totalpräparaten von Redien und Sporocysten die von dem Autor gemachten Angaben daraufhin auf das eingehendste nachuntersucht und bin dadurch zu folgenden entgegengesetzten Resultaten gelangt. Auf allen Schnitten, Fig. 1 (Taf. XIX), aber auch auf Totalpräparaten, fallen dem Beobachter schon bei schwächeren Vergrößerungen in dem Keimepithel der Ammengenerationen zwischen den dort in größerer oder geringerer Menge sich findenden Zellen besonders solche auf, welche einen glashellen, meist rundlichen, seltener ovalen, bläschenförmigen Kern besitzen, der einen, zuweilen auch zwei, deutlich ausgeprägte runde Nucleoli aufweist. Der Durchmesser dieser Kerne beträgt etwa 8 bis 10 μ . Sind Zellgrenzen vorhanden, so zeigen diese, wie auch REUSS angibt, daß das zu den Kernen gehörige Protoplasma verhältnismäßig sehr spärlich ist (Fig. 1, 2, 4, 5, 20, 35, 37, Taf. XIX). Wir haben es in ihnen zweifellos mit den Keimzellen zu tun, welche den Ausgangspunkt für

die neue Generation abgeben; letzteres ist dadurch zu beweisen, daß bei älteren Exemplaren nur an diesen mitotische Teilungsfiguren auftreten, die zur ersten Furchung der Keimzelle, zu dem jüngsten Keimballenstadium führen (Fig. 21—34, Taf. XIX). Neben diesen Kernen, welche im Keimepithel ganz auffällige Erscheinungen bilden, finden sich noch andre in den verschiedensten Größen, welche sich meist dadurch auszeichnen, daß sie ein stark körniges Chromatingerüst besitzen, wodurch auch die Tinktionsfähigkeit dieser Kerne denen der Keimzellen gegenüber bedeutend zunimmt (Fig. 1, 2, 3, 4, 8, 16, Taf. XIX). Soweit stimmen die REUSSSchen Mitteilungen mit den meinigen überein.

Die von mir an den Keimzellen öfter beobachteten Mitosen waren nun stets, wie nachher noch erörtert werden muß, gewöhnliche Teilungsmitosen (Fig. 21—34, Taf. XIX), die zur Abschnürung einer zweiten Zelle führten, die stets etwas mehr oder weniger um die Hälfte kleiner war als die Mutterzelle, im weiteren Verlauf der Entwicklung aber, abgesehen von den Größenunterschieden, die immer erhalten blieben, derselben schließlich in ihrem Habitus gleich. Trotz aller darauf verwandten Aufmerksamkeit, und trotzdem ich genug Mitosen erhielt, besonders von den jungen Redien, die in solchen aus *Limnaeus* lagen, vermochte ich nie die Abschnürung einer kleineren Zelle von der Keimzelle vermittels einer Richtungsspindel zu konstatieren; es waren stets nur gewöhnliche Teilungsspindeln.

Ich bin nun durch alle diese Beobachtungen zu der festen Überzeugung gelangt, daß die von REUSS als Richtungskörper angesprochenen drei kleinen Zellen mit den ovalen, stark granulierten Kernen keine solche sind, ja vielleicht nicht einmal mit der Keimzelle, der sie anliegen, irgend etwas zu tun haben, sondern daß sie als Gewebeelemente zu der Sporocyste und Redie gehören. Solche finden sich auch in jedem Keimballen vor. Ich habe Zellen und Kerne von genau demselben Aussehen und Größenverhältnissen, wie sie REUSS als Richtungskörper in Anspruch nimmt, in jeder Ammen-generation und auch schon in den Keimballen stets und ständig aufgefunden, solche sogar in Menge zuweilen zusammenliegend gesehen (Fig. 16, Taf. XIX), ohne daß sie mit einer Keimzelle irgendwie in Verbindung zu bringen gewesen wären (Fig. 9, 10, Taf. XIX, aufeinander folgende Querschnitte durch mittelgroße Redienkeimballen, Fig. 13, 17, Taf. XIX, Schnitte durch fast ausgebildete Redienembryonen, Fig. 14, Taf. XIX, von einem Totalpräparat einer jungen Redie, Fig. 18, Taf. XIX, Schnitt durch eine junge Sporocyste,

Fig. 16, Taf. XIX, Tangentialschnitt durch eine ältere Redie). Derartige Kerne finden sich also vollkommen unabhängig von Keimzellen normalerweise in jeder Sporocyste oder Redie vor, ebenso wie die beiden andern von REUSS beschriebenen Zellkategorien. Welche Bedeutung sie haben, vermag ich nicht zu sagen; ich halte sie aber für noch ganz junge Keimzellen, die sich erst später zu den beschriebenen typischen Keimzellen umändern, wie später noch eingehender an der Hand der von LOOSS (1892) gemachten Angaben und Beobachtungen am Ovarium des *Amphistomum subclavatum* und den zu dieser Geschlechtsform gehörigen Sporocysten und Redien erörtert werden soll.

Zwar gibt REUSS an, um jeden Zweifel zu beseitigen, daß der größte Teil der zur Untersuchung benutzten Keimballen und Keimzellen mit Nadeln aus der Sporocyste herauspräpariert wurde. Ich erhielt auch isolierte Keimballen einfach dadurch, indem auf das Deckgläschen, mit welchem die eben in Kanadabalsam eingeschlossenen, vorher mit Alaunkarmin in toto durchgefärbten und gut gehärteten Sporocysten bzw. Redien bedeckt waren, ein leichter Druck ausgeübt wurde, wodurch dieselben an einer Stelle platzten und die Keimballen ohne die geringste Deformation aus diesen heraus in den Kanadabalsam übertraten. Die einzelnen Keimzellen wurden durch diese Manipulation nun allerdings nicht gewonnen, da sie durch das Keimepithel mit der Wandung der Amme fest verbunden sind, jedoch wurden die Verhältnisse im letzteren und im Keimlager nach der Entfernung der frei im Innern des Tieres flottierenden Keimballen, die durch den Druck auf das Deckgläschen herausgepreßt wurden, bedeutend einfacher und klarer.

Ich habe nun in den Fig. 13, 14, 16, 17, 18, 21 (Taf. XIX) eine Anzahl von den Kernen, welche REUSS als Richtungskörper deutet, zusammengestellt. Es wäre ein leichtes gewesen, die Anzahl der Figuren noch zu vermehren, ich glaube jedoch, daß die wiedergegebenen das jetzt zu Erörternde wohl zur Genüge erkennen lassen. Die genannten Zeichnungen sind bald Totalpräparaten, bald Schnitten von Sporocysten und Redien entnommen. Zum Vergleich sind auch alle Fig. 2—19 (Taf. XIX) mit der gleichen Vergrößerung Obj. 1/12 Oc. 2 ZEISS mit Hilfe des ABBESCHEN Spiegelzeichenapparates entworfen Fig. 14 [Taf. XIX] von einem Totalpräparat [Alaunkarmin], Fig. 13, 17 [Taf. XIX] Teile von Schnitten [Eisenhämatoxylin] durch zu Redien sich entwickelnde jüngere und ältere Keimballen aus *Limnaeus*, Fig. 21 [Taf. XIX] eine junge Redie, welche nach Ausbildung der

Darmanlage und beginnender Bildung der Leibeshöhle kurz vor der Entwicklung der nächsten Generation steht, Fig. 16 [Taf. XIX] Tangentialschnitt durch eine alte Redie, Fig. 18 [Taf. XIX] Schnitt durch eine erwachsene Sporocyste). Wie die eben genannten Figuren zeigen, habe ich genau die gleichen Bilder wie REUSS erhalten. Die wenigen Mitosen, welche Verfasser naturgemäß an Totalpräparaten zu beobachten vermochte, sind nicht einmal vollständig und für einen strikten Beweis seiner Ansicht jedenfalls nicht ausreichend.

Die von mir herangezogenen Fig. 13, 14, 16, 17, 18, 21 (Taf. XIX) zeigen zur Evidenz, daß man solche Bilder in Menge vorfindet. Wie auch REUSS selbst in seiner Mitteilung im Zoologischen Anzeiger (1902, Nr. 671) angibt, traf er sie »während seiner Beobachtungen auffallend häufig an«. Wie ich schon ausführte, kommen die vom Verfasser als Richtungskörper gedeuteten kleinen, granulierten Kerne in jeder Ammengeneration, in jedem Keimballen während der Entwicklung konstanterweise vor; sie gehören eben zu den Geweben derselben. Das von dem Autor angegebene Stadium, auf dem drei dieser vermeintlichen Richtungskörper einer typischen Keimzelle anliegen, ist ein ganz zufälliges Zusammenliegen der verschiedenen Zellelemente der Sporocyste, wie man sie sich an Totalpräparaten, wo alles durcheinander liegt, zu Dutzenden sehr bequem herausuchen kann. Wer jemals an Sporocysten oder Redien gearbeitet hat und noch dazu an Totalpräparaten, wird die Schwierigkeiten kennen, die sich dem Forscher entgegenstellen, wenn es sich darum handelt, mit Bestimmtheit zu sagen, die und die Zellen, welche beieinander liegen, sind auch auseinander hervorgegangen. Ich bin fest überzeugt, daß der Verfasser die Stellen, wo seine als Richtungskörper angesprochenen Kerne in größerer Anzahl als drei, wie ich oft gefunden habe, selbst fünf und mehr (Fig. 13, Taf. XIX) einer Keimzelle dicht anlagern oder in unmittelbarer Nähe derselben liegen, oder die Stellen, wo sie ohne Zusammenhang, ohne jede Verbindung mit einer Keimzelle vereinzelt oder zu mehreren bis vielen vereinigt im Keimepithel vorkommen (Fig. 16, 18, Taf. XIX), ebenfalls hätte auffinden können. Wie die zuletzt genannten Figuren zeigen, hätte man hier die merkwürdige, bisher noch nicht bekannte Tatsache, daß die Richtungskörper von parthenogenetischen Eizellen nicht, wie es sonst der Fall ist, sehr schnell zugrunde gehen, sondern erhalten bleiben. Oder würde man für das konstante Vorkommen der Kerne vom Typus der REUSSschen Richtungskörper, wenn man seine Auffassung akzeptiert, eine andre Deutung finden können? Übrigens hat Verfasser

auch keineswegs die Degeneration der Richtungskörper beobachtet, er sagt im Gegenteil, daß dieses Stadium längere Zeit anzuhalten scheint, da er es »auffallend häufig« fand. Auch das würde mit unsern bisherigen Erfahrungen über die Richtungskörper nicht übereinstimmen.

Der Verfasser gibt noch auf zwei Figuren seiner Tafel zwei caryokinetische Stadien einer Keimzelle an, so weit sie eben auf den Totalpräparaten beobachtet werden können, als deren Produkt er in der nächsten Figur die Abschnürung einer kleineren Zelle mit einem kleinen, ovalen, stark granulierten Kern, eben den ersten Richtungskörper, betrachtet. Nachdem nun, wie REUSS weiter angibt, der zweite Richtungskörper und aus dem ersten wohl durch Teilung der dritte entstanden ist (beide Vorgänge sind nicht beobachtet, sondern konnten nur erschlossen werden), teilt sich nunmehr die Keimzelle, gleichfalls auf mitotischem Wege (auch nicht beobachtet), in zwei annähernd gleich große Zellen von derselben Beschaffenheit und Größe wie die Mutterzelle: das erste Furchungsstadium der jüngsten Keimballen. Meines Erachtens war es hier nicht möglich, mit Sicherheit zu behaupten, oder es fehlt zum mindesten der Beweis, daß diese wenigen, zwei sind es nur, vom Verfasser beobachteten caryokinetischen Vorgänge an der Keimzelle wirklich zur Abschnürung dieses Richtungskörpers führen, also eine Richtungsspindel darstellen, und nicht vielleicht die erste Teilungsspindel derselben repräsentieren, die nicht zur Abschnürung einer solchen kleinen Zelle, sondern, wie der Verfasser es auch beschreibt, einer gleich großen Zelle führt? Die beiden angeführten Mitosen können gerade so gut das eine wie das andre herbeiführen! Zwar sagt REUSS selbst, und daraus geht hervor, daß er die beiden caryokinetischen Figuren, die er von der Keimzelle gibt, in der Tat für eine Richtungsspindel ansieht: »Nach erfolgter Spindelbildung schnürt sich als erstes Stadium von der Keimzelle eine bedeutend kleinere ovale oder rundliche Zelle ab, deren ovaler Kern (Querdurchmesser 0,0025 mm) mit einem leicht färbbaren, körnigen Chromatingerüst versehen ist.« Die Spindelbildung selbst ist in seinen Figuren nicht angegeben und daher wohl auch nicht beobachtet worden; er läßt es dahingestellt, ob es eine Richtungsspindel oder eine Teilungsspindel ist, und das war aber in diesem Falle gerade nachzuweisen, ob es sich hier um die eine oder die andre handelt.

Die Fig. 16, 18, 19 (Taf. XIX), welche von erwachsenen Individuen stammen, lassen erkennen, daß dieselben »Richtungskörper«,

wie sie REUSS von den Sporocysten beschreibt, auch bei den Redien vorkommen, und zwar isoliert. Fig. 13, 17 (Taf. XIX), auch Fig. 35 (Taf. XVIII) links vom Excretionskanal, die älteren, fast ausgebildeten Redienembryonen entnommen sind, zeigen diese Verhältnisse noch besser. So Fig. 17 (Taf. XIX); hier liegen drei Kerne vom Typus der REUSSschen Richtungskörper einer Keimzelle an, welche zweifellos eine Teilungsspindel darstellt. Nach der Auffassung von REUSS müßte der Fall hier so liegen, daß die Keimzelle eben im Begriff steht, nach Ausstoßung der drei daneben gelegenen Richtungskörper, durch Mitose das erste Furchungsstadium zu bilden. In Fig. 13 (Taf. XIX), 35 (Taf. XVIII) wäre die untere in Caryokinese befindliche Keimzelle gerade mit der Bildung der Richtungskörper fertig geworden; vielleicht ist der auf derselben Zeichnung (Fig. 13, Taf. XIX) der Keimzelle dicht unten rechts anliegende Richtungskörper eben durch eine Richtungsspindel entstanden, und die mitotische Figur der Keimzelle stellt die sich auflösende Richtungsspindel dar, weil sie diesem noch genähert ist. Leider liegen nun aber, was in die Beweisführung nicht hinein paßt, derselben Keimzelle noch andre Richtungskörper an, der ganze Raum zwischen der oben liegenden großen hellen, bläschenförmigen Keimzelle und der unteren in Mitose befindlichen ist vollkommen, wie die folgenden Schnitte der Serie zeigen, welche hier aber nicht eingezeichnet sind, weil kein kombiniertes Bild, wie man es an Totalpräparaten stets mehr oder minder erhält, gegeben werden sollte, mit den gleichen Kernen vom Bau und Aussehen der Richtungskörper erfüllt. Hierdurch soll auch zugleich gezeigt werden, wie verschieden die Bilder sind, die man von Totalpräparaten oder Schnitten erhält. Auf Fig. 13 (Taf. XIX) liegt links oben der großen hellen Keimzelle ein Richtungskörper an, denn anders ist er wohl nach den Angaben von REUSS nicht zu deuten in bezug auf Größe, Habitus und Lage; die dazu gehörige Keimzelle ist aber in gewöhnlicher Weise entwickelt, d. h. im Ruhestadium. Da nach des Verfassers Annahme nun aber drei Richtungskörper bei den Keimzellen gebildet werden, also genau so, wie bei dem befruchtungsbedürftigen Ei, was übrigens unsern Erfahrungen von der Reifung parthenogenetischer Eier in der weitaus größten Zahl der Fälle auch nicht entsprechen würde, da bei diesen im Gegensatz zu jenen meist nur ein Richtungskörper ausgestoßen wird, so müßte doch bei dieser Keimzelle mindestens anschließend die Bildung der zweiten Richtungsspindel vor sich gehen, denn bekanntlich kehrt die Eizelle nach erfolgter erster Chromatinausstoßung nicht erst in das

Ruhestadium zurück, sondern bildet gleich die zweite Richtungsspindel. Die Keimzelle auf Fig. 13, Taf. XIX oben befände sich aber, nach erfolgter erster Richtungskörperbildung, tatsächlich im Ruhestadium. Die auf Fig. 17 (Taf. XIX) unter der großen, in mitotischer Teilung befindlichen Keimzelle gelegene Zelle ist ohne Zweifel ebenfalls eine solche. Können nun nicht, um die Schwierigkeiten zu zeigen, die sich bei den verworrenen Verhältnissen in Sporocysten und Redien finden, wenn es gilt, die zusammengehörigen, auseinander hervorgegangenen Elemente genau anzugeben, die beiden links und rechts von der unteren kleineren Keimzelle liegenden Richtungskörper gerade so gut als zu dieser gehörig betrachtet werden, mit derselben Bestimmtheit, wie man sie als Produkte der großen, Teilungsmiose zeigenden Keimzelle auch ansehen kann? Auf derselben Fig. 17 (Taf. XIX) ist oben noch eine in Mitose befindliche Keimzelle zu sehen, die keine ihr anliegende Richtungskörper aufweist, oder ist diese caryokinetische Figur erst eine Vorbereitung zur Bildung eines solchen, oder stellt sie doch nur eine einfache Teilungsmiose dar? Darüber läßt sich nichts Sicheres aussagen, so lange man das Verhalten der chromatischen Substanz nicht genauer kennt. Fig. 14 (Taf. XIX) zeigt dasselbe, hier aber vom Totalpräparat einer jungen Redie; also überall die gleichen Tatsachen. Nur eine genaue Verfolgung der einzelnen Phasen der Ausstoßung der Richtungskörper, Schritt für Schritt, kann dieselbe glaubhaft machen.

Die Fig. 21—31 (Taf. XIX), welche verschiedene aufeinander folgende Stadien der Caryokinese von Keimzellen zeigen, sind ausnahmslos älteren, erwachsenen Exemplaren von Sporocysten und Redien entnommen, stets handelte es sich bei diesen um einfache Teilungsfiguren. Wie diese, aber auch die andern von jungen, fast noch embryonalen Redien, wie ich sie zu Hunderten fand (Fig. 13, 17, Taf. XIX), zeigen, fehlte es mir nicht an Mitosen, aber ich finde keinerlei Anhalt dafür, daß es sich bei einer von ihnen tatsächlich um eine Richtungsspindel handelt. Bei der großen Anzahl von Mitosen, die ich studierte, hätte mir der Unterschied gewöhnlicher und Reifungsmitosen kaum entgehen können.

Es ist nun eine auffällige Tatsache, und darum sind die mitotischen Vorgänge der genannten Figuren von mir ausschließlich erwachsenen älteren Individuen entnommen, bei denen ein Irrtum in dieser Beziehung ausgeschlossen ist, daß, je älter das Exemplar ist, desto spärlicher Kerne vom Typus der REUSSSchen Richtungskörper auftreten, je jünger das Tier, sie desto häufiger sich finden. Bei

sehr alten Individuen findet man das Keimepithel und das Keimlager, das immer spärlicher und dünner wird, fast ausschließlich von den großen, bläschenförmigen Keimzellen erfüllt; dadurch wird das Bild, das sie bieten, immer einförmiger. Und doch müßten gerade die Keimzellen in alten Tieren, ehe sie zur Teilung schreiten, die Richtungskörper ausstoßen. Je jünger die Ammen sind, desto häufiger treten solche »Richtungskörper« auf, ebenso finden sie sich ganz regelmäßig in Keimballen. Fig. 9, 10, Taf. XIX zeigen zwei Schnitte durch einen kleineren Redienkeimballen, wo solche Kerne haufenweise auftreten. Und so ist es bei jedem Keimballen. Sie treten also während der Entwicklung jeder Generation normalerweise auf, es sind Embryonalzellen und haben daher mit Richtungskörpern nicht das geringste zu tun, wenn sie auch mit Keimzellen zufällig einmal zusammenliegen mögen. Dasselbe gibt auch REUSS selbst zu in seiner Darstellung der weiteren Entwicklung der Keimzelle, die er bis zum 25zelligen Stadium verfolgt hat. Dort sind genau die gleichen Kerne, die er vorher als Richtungskörper angesprochen hat, wo sie in Verbindung mit der Keimzelle auftraten, von gleichem Aussehen, Größe und Lagerung während der Entwicklung der Keimballen wiedergegeben; dort, ich greife als Beispiel die Fig. 17a, 17b, 19 und 21 der REUSSschen Arbeit heraus, finden sich alle Kategorien von Zellen: solche vom Typus der Keimzellen, solche mit einem rundlichen, etwas kleineren, stark granulierten Kern, ferner solche, die nach REUSS direkt als Richtungskörper gedeutet werden können, wenn man sie, statt wie hier in einem Keimballen liegend, im Keimepithel aufgefunden hätte.

Hervorgehoben wurde auch schon, daß diese von dem Verfasser selbst während der Entwicklung des Keimballens beobachteten Kerne noch lange Zeit im Keimepithel der erwachsenen Tiere sich vorfinden, daß sie um so häufiger noch auftreten, je jünger dieses ist. Deshalb sind sie auch von dem Forscher, wie er selbst mitteilt, so auffallend häufig gesehen worden. Nach den Erfahrungen derjenigen Forscher dagegen, welche die Ausstoßung der Richtungskörper im Ovarium der Geschlechtsformen untersuchten, ist eine solche äußerst selten zu beobachten, wie HENNEGUY und GOLDSCHMIDT. Auch Herr W. SCHUBMANN, der im hiesigen zoologischen Institut die Eireifung von *Distomum hepaticum* bearbeitete, teilte mir mit, daß es ihm nur einige Male gelungen ist, dieselbe direkt zu beobachten. So sagt GOLDSCHMIDT: »Der abgetrennte Richtungskörper geht sehr rasch zugrunde, sei es, daß er von den Dotterzellen resorbiert wird, sei es,

daß er zerfällt und dann von den Elementen des Dotters nicht mehr zu unterscheiden ist. Unter vielen Hunderten von Eiern, die zur Untersuchung kamen, konnte ich in etwa vier Fällen den abgestoßenen Richtungskörper erkennen.« Nach diesen Mitteilungen würde also auch das von REUSS angegebene Verhalten der Richtungskörper der Keimzellen keineswegs mit dem der Geschlechtsformen in Einklang zu bringen sein, sondern beide würden in schroffem Gegensatz zueinander stehen, wenn man schon einmal einen diesbezüglichen Vergleich zwischen den Geschlechtsformen und den Ammengenerationen ziehen will, wie es ja auch REUSS in seiner Arbeit tut. An den mir von Herrn W. SCHUBMANN gütigst zur Verfügung gestellten Präparaten und Zeichnungen von Embryonen und Miracidien des *Distomum hepaticum*, sowie des Ovariums konnte ich mich genau überzeugen, daß die zweifellos als Richtungskörper erkannten Gebilde der Eizellen ein total andres Aussehen, eine andre Größe, auch im Verhältnis zur Eizelle, und Lagerung haben, als die von REUSS als solche angesehenen bei den Keimzellen der Sporocysten.

Aus dem Angegebenen wird nun vielleicht auch verständlich, wenn der Verfasser in seiner Mitteilung im Zoologischen Anzeiger auf folgendes schließt: »Das häufige Vorkommen dieses Entwicklungsstadiums läßt wohl darauf schließen, daß die Entwicklung auf dieser Stufe längere Zeit verweilt, bevor sich die Keimzelle weiter zu teilen beginnt.« Das ist freilich schon richtig, überall, bei jeder Sporocyste und Redie findet man, wenn man nur sucht, dieses Entwicklungsstadium in Menge. Auch das würde mit den oben angegebenen Mitteilungen der Forscher, wie überhaupt mit unsrer ganzen Erfahrung von den Richtungskörpern nicht übereinstimmen, da solche sehr schnell zugrunde zu gehen pflegen.

Ich habe dann hier noch auf einen Beweis näher einzugehen, den der Verfasser als Stütze für seine Auffassung heranzieht. So sagt er: »Der anfänglich kleine, grobkörnige Zellkern nimmt an Größe beträchtlich zu und verwandelt sich gleichzeitig in ein großes, homogenes Bläschen mit deutlichem Kernkörperchen. Der Umstand, daß ähnliche Veränderungen bei der Entwicklung der Eier von Arthropoden und Würmern beobachtet worden sind, daß ferner LOOSS (1892) dieselbe Tatsache sowohl von den Eiern als auch von den Keimzellen des *Amphistomum subclavatum* mitteilt, berechtigt schon zu dem Versuch, die Keimzellen für differenzierte Geschlechtszellen, d. h. für Eier anzusehen.« Ich will nun im folgenden LOOSS (1892) selbst sprechen lassen.

Looss (1892), S. 151—152, sagt: »Macht man einen Schnitt durch ein wohlkonserviertes Ovarium unsres Wurmes, so bemerkt man leicht, daß die Eizellen am Rande ganz anders aussehen als in der Mitte. Ich habe diesen Verhältnissen keine weitere Aufmerksamkeit gewidmet, doch erscheint es mir, daß auch hier die Eier ganz ähnliche Reifungserscheinungen durchzumachen haben, wie sie neuerdings bei Arthropoden und Würmern vielseitiges Interesse erregt haben. Die Zellen sind am Rande (Taf. XX, Fig. 7 der Arbeit von Looss) einmal viel kleiner und fast gar nicht gegeneinander abgesetzt, ihr Plasma ist im Verhältnis zur Masse des Kerns sehr gering, der letztere mit einem sehr derben, stark gefärbten Chromatingerüst versehen (Fig. 7: 2, 3, 4). Weiter nach der Mitte zu werden die Zellen größer, besonders infolge Zunahme des Plasmas (Fig. 7: 2, 3, 4), deutlicher individualisiert, das Kerngerüst wird lockerer und blasser und zeigt häufig mitotische Figuren. Bei der reifen Eizelle endlich (Fig. 7: 5) ist in dem wohl abgegrenzten Plasmaleibe ein großer bläschenförmiger Kern fast ohne jedes Gerüst zu sehen; die Substanz des letzteren hat sich zu einem kugelförmigen Kernkörper von 0,0047 mm kondensiert. Ich würde auf diese Veränderungen nicht eingegangen sein, fänden wir nicht später in den Schicksalen mancher Zellen der Sporocyste und Redie sehr bemerkenswerte Analogia hierzu wieder.« So sind die Verhältnisse im Ovarium des Geschlechtstieres; Looss findet sie genau so bei der Entwicklung des Embryo wieder (S. 153):

»Alle Kerne des Embryonalkörpers gleichen jetzt denen der jüngsten, oben beschriebenen Eizellen: sie sind noch indifferenten Natur.« An einer andern Stelle sagt der Forscher ferner noch von diesen Zellen des Embryos (S. 154): »Ich glaube nun kaum auf Widerspruch zu stoßen, wenn ich diese Zellen auf dem gegenwärtigen Stadium als untereinander völlig gleichwertig hinstelle; in bezug auf ihr Aussehen und ihren physiologischen Wert gleichen sie den eben beschriebenen jugendlichen Ovarialzellen.« Ausgenommen sind natürlich diejenigen Zellen, die zur Organbildung verwendet werden. Mit dem Auftreten der Leibeshöhle beim Miracidium ändert sich aber ihr Verhalten: »Die Embryonalzellen verändern sich in derselben Weise wie die Eizellen während der Reife. Sie vergrößern sich . . . , sie grenzen sich schärfer gegeneinander ab und repräsentieren jetzt Keimzellen.« Solche von Reuss als Richtungskörper gedeutete Kerne findet Looss auch in der Sporocyste wieder (S. 155): »Im Keimlager erfolgt die Vermehrung der Zellen zum Ersatze des Abganges; die

Verhältnisse sind durchaus analog denen im Ovarium (vgl. S. 151 und Fig. 7, Taf. XIX).« Auch bei der Redie findet sie Looss während ihrer Entwicklung wieder (S. 159): »Sehr bald aber (bei einem Durchmesser von etwa 0,05 mm) bemerken wir weiter, wie unter den Zellen des Ballens die der einen (hinteren) Seite ihr bisheriges Verhalten (stark körnigen Kern mit wenigem, undeutlich abgegrenzten Plasma) aufgeben und aufzuquellen beginnen; sie individualisieren sich gegeneinander, teilen sich lebhaft und bilden bereits wieder kleine drei- und vierzellige Ballen von 0,013 mm (Taf. XX, Fig. 3, 4). Es sind dieselben Vorgänge, die wir schon im Embryo Platz greifen sahen, und die zur Bildung eines im Hinterkörper des späteren Tieres gelegenen Keimlagers hinführen.« Ein gleiches Verhalten und Vorkommen von Kernen vom Bau und Aussehen der Richtungskörper beschreibt auch SCHWARZE von der Entwicklung der Cercarie, er nimmt aber, wohl irrtümlicherweise, an, daß die im Innern des Keimballens gelegenen kleinen, dunkel gefärbten, stark granulierten Kerne bereits die Anlage der Geschlechtsorgane der späteren Cercarie repräsentieren.

Trotzdem nun LOOSS bei der histologischen Beschreibung des Ovariums der Geschlechtsformen auf die Ähnlichkeit desselben mit dem der Arthropoden und der übrigen Würmer hinweist, bei denen eine Reifung der Eizellen bekannt war und daraus schließt, daß die gleichen Vorgänge wohl auch hier sich finden mögen, wie sie in der Tat ja jetzt auch mit Sicherheit nachgewiesen worden sind, kommt er doch bezüglich des Entwicklungsganges der digenetischen Trematoden zu folgendem Resultat (S. 167): »Die Entwicklung aller Formen kann ohne Zwang aufgefaßt werden als eine Metamorphose, welche auf mehrere Generationen sich verteilt (SARS, LEUCKART). Der Annahme einer Parthenogenesis scheint mir der Umstand entgegenzustehen, daß aus dem Keimstocke nicht nur Eizellen, sondern auch andre Elemente (Wandzellen) gebildet werden.« Der Vergleich der doch so eähnlich aussehenden Keimzellen mit parthenogenetischen Eiern liegt nach dem Angeführten LOOSS also vollkommen fern.

Vergleicht man nun die von LOOSS gegebene Abbildung des Schnittes durch ein Ovarium von *Amphistomum subclavatum* (Taf. XIX, Fig. 7 der LOOSSschen Arbeit), so springt sofort die Ähnlichkeit, ja die vollkommene Übereinstimmung sowohl in Beschaffenheit wie in Größe, Struktur usw. zwischen diesen jüngsten Ovarialzellen und den von REUSS bei der Sporocyste des *Distomum duplicatum* als »Richtungskörper« beschriebenen Elementen in die Augen. Würde man

ein solches Ovarium herauspräparieren und in toto untersuchen, so könnte man sicher sein, die gleichen Bilder wie REUSS zu erhalten und folglich auch derartige vermeintliche Richtungskörper. Jedem vorurteilslosen Beobachter drängt sich geradezu die Identifizierung beider Zellelemente auf. Daß die von REUSS als Richtungskörper angesehenen Zellen in der Tat nichts weiter sind als sehr junge Zellen, davon habe ich mich auch persönlich an den Präparaten des Herrn SCHUBMANN überzeugen können. So zeigt Fig. 47 (Taf. XIX) einen Teil eines Schnittes durch das Ovarium von *Distomum hepaticum*, von mir selbst nach einem SCHUBMANN'schen Präparat gezeichnet. Hier ist in der Tat mit Sicherheit nachzuweisen, daß die kleinen, stark granulierten Kerne nur zu jungen Keimzellen gehören, denn, wie mir Herr SCHUBMANN mitteilte, findet im Ovarium von *Distomum hepaticum* nur ein Wachstum der Oocyten statt; die Richtungskörperbildung erfolgt erst im Uterus, nachdem zu letzteren eine Schale hinzugetreten ist. Ob die REUSS'schen Richtungskörper und ihre Kerne mal eine rundliche oder mehr ovale Gestalt besitzen, dürfte kaum ins Gewicht fallen. Fig. 48 (Taf. XIX) entstammt gleichfalls einem SCHUBMANN'schen Präparat. Sie stellt einen Schnitt durch den hinteren Teil eines Miracidiums mit dem Keimlager dar, also überall die gleichen Tatsachen! Deshalb habe ich die Mitteilungen von LOOSS so genau und eingehend, und auch Abbildungen nach eigener Anschauung dazu, angeführt, um zu zeigen, daß die REUSS'schen Richtungskörper bei jeder Ammengeneration: Miracidium, Sporocyste, Redie, ja selbst bei der Cercarie während ihrer Entwicklung normalerweise auftreten, also folglich keine solche sein können, wie ich es selbst beobachtet und ja auch REUSS in den weiteren Schicksalen der Keimzelle ebenfalls angegeben hat.

Obwohl es mir, gleich wie COE am Miracidium, nicht geglückt ist, bei Sporocysten und Redien Richtungsspindeln festzustellen, so will ich damit jedoch nicht behaupten, daß eine Reifung der Keimzellen nun auch ausgeschlossen sei. Die Keimzellen haben ja ohne weiteres eine große Ähnlichkeit mit Eizellen, neuerdings sind auch solche Reifungserscheinungen von den Keimzellen der Dicyemiden, wo die Verhältnisse sehr ähnlich liegen, durch HARTMANN bekannt geworden. Alles das spricht dafür, daß vielleicht auch die Keimzellen der Ammen der digenetischen Trematoden eine solche vor ihrer Furchung durchzumachen haben; wenn es mir selbst auch nicht gelang, eine solche nachzuweisen, so mögen andre Forscher darin vielleicht glücklicher sein! Aber das eine glaube ich mit Bestimmtheit behaupten

zu dürfen, nämlich daß die von REUSS bei den Sporocysten als »Richtungskörper« gedeuteten Elemente dies nicht sind. Was diese nun auch immer sein mögen, Richtungskörper sind sie sicher nicht, oder aber es fehlt der Beweis dafür, daß sie es sind. So lange nicht gezeigt wird, daß diese Zellen aus der Keimzelle vermittels einer Reifungsspindel hervorgehen, ist es mir unmöglich die REUSSsche Auffassung anzuerkennen.

Soweit ich mich an eignen und fremden Beobachtungen überzeugt habe, sind diese Elemente weiter nichts als sehr junge, noch unreife Keimzellen, wie sie sich überall im Keimlager und im Keim-epithel zerstreut vorfinden. Ihre zufällige Lagerung an Keimzellen, wie man sie jederzeit an Totalpräparaten konstatieren kann, hat wohl zu dieser irrtümlichen Deutung Veranlassung gegeben. Dafür spricht:

1) daß der Zusammenhang zwischen dem vermeintlichen Richtungskörper und der Keimzelle nicht erbracht worden ist,

2) daß diese kleinen Kerne und Zellen vom Typus der REUSSschen Richtungskörper normalerweise während der Entwicklung jedes Keimballens vorkommen,

3) daß dieselben auch in erwachsenen Individuen regelmäßig auftreten, häufig ohne Verbindung und Zusammenhang mit einer Keimzelle. Sie sind beim Miracidium, bei der Sporocyste, Redie, selbst im Ovarium der Geschlechtsformen nachzuweisen,

4) daß diese Kerne, je jünger die Sporocysten oder Redien sind, um so häufiger auftreten; daß sie in älteren, bei denen ein größerer Abgang von Keimzellen zur Bildung von Keimballen stattgefunden hat, immer spärlicher werden, weil jene embryonalen Keimzellen (= Richtungskörper nach REUSS) sich für jene zum Ersatz in die typischen Keimzellen umgewandelt haben, ohne jedoch nun auch notwendigerweise gleichfalls eine neue Generation liefern zu müssen,

5) daß jene Kerne bei jungen Tieren besonders häufig nicht nur zu dreien, sondern auch in größerer Anzahl um eine Keimzelle gruppiert sich finden, was wohl an und für sich schon eine Deutung als Richtungskörper ausschließt, oder man müßte anders annehmen, daß diese nicht degenerieren, sondern erhalten bleiben.

Auf den zweiten Beweis von REUSS, daß die Keimzelle als erstes Furchungsstadium zwei gleich große Zellen bildet, daß also die Abschnürung der kleinen Zellen mit den stark granulierten Kernen nicht als Teilung aufzufassen ist, werde ich noch später zurückzukommen haben.

Ich habe dann hier noch auf eine weitere Beobachtung von

REUSS einzugehen. Derselbe sagt: »Im Anschluß hieran sei eine Beobachtung erwähnt, welche ich nicht gerade selten machen konnte, und welche zu dem eben Gesagten in engster Beziehung steht.« Verfasser hat nämlich im vorhergehenden Abschnitt das Keimlager der Sporocysten als Reste von Geschlechtsorganen erklärt, die Degeneration der eigentlichen Geschlechtsorgane der Ammengenerationen ist infolge der »parasitischen Lebensweise der Trematoden« eingetreten. Die nicht seltene Beobachtung des Autors ist nun die, daß er im Keimepithel der Sporocyste »kleine, leicht färbare Zellkerne, die durch ihr gruppenweises Auftreten, besonders aber durch ihre kegelförmige Gestalt auffielen«, sieht. Verfasser spricht letztere als »männliche Geschlechtszellen« an, glaubt aber nicht, daß sie eine befruchtende Funktion auf die Keimzellen mehr ausüben, da er an lebenden Sporocysten niemals eine Bewegung derselben wahrnahm. Er hält sie für »die letzten und einzigen Reste des männlichen Geschlechtsorgans«, die »im Laufe der Zeit ihre Bewegungsfähigkeit eingebüßt haben«. Wie REUSS derartige feine histologische Details an lebenden Sporocysten erkannt haben will, ist mir nicht recht klar geworden. Erklärt er doch selbst einige Seiten vorher in der Einleitung zu dem zweiten entwicklungsgeschichtlichen Teil seiner Arbeit: »Die Beobachtungen, welche diesem Teil der Arbeit zugrunde liegen, wurden ausschließlich an konserviertem Material angestellt, da zahlreiche in die Wand der Sporocyste eingelagerte Fetttropfen die Keimschläuche vollständig undurchsichtbar machen.« Leider ist es auch verabsäumt worden, eine Abbildung von diesen männlichen Geschlechtszellen zu geben; nach den wenigen Worten, die dieselben charakterisieren sollen, ist es unmöglich, sich eine klare Vorstellung davon zu machen.

Es ist meine Ansicht, nach COES und meinen Mißerfolgen, typische Richtungskörper an den Keimzellen nachzuweisen, daß es auch durchaus nicht nötig ist, daß man, um die Einatur derselben nachzuweisen, unter allen Umständen Richtungskörper finden muß, d. h. daß vier Zellen, eine große und drei kleine, aus einer einzigen sich entwickeln, von denen drei rudimentär sind, und nur die große den Ausgangspunkt für die neue Generation bildet. Wie wir jetzt wissen, sind die Vorgänge bei der Eireifung und Samenreifung durchaus die gleichen und können miteinander in Parallele gestellt werden; beide Erscheinungen bezwecken in letzter Linie, trotz der Verschiedenheit der Modi, doch nur eine Verringerung des Chromatins. Auch bei der Samenreifung entstehen durch mitotische Teilungen vier Zellen aus

einer einzigen, welche aber alle funktionsfähig bleiben. So kann es auch bei den Keimzellen der Sporocysten und Redien ganz gut der Fall sein. So führt auch COE sehr treffend an, daß das Fehlen von Richtungskörpern durchaus nicht gegen die Einatur der Keimzellen spräche. Er sagt darüber folgendes: »Während nun ein solcher Vorgang« (d. h. die Abstoßung von Richtungskörpern), »wenn er sich wirklich hätte nachweisen lassen, als vollgültiger Beweis dafür gelten könnte, daß es sich um parthenogenetische Eier handelt, darf wohl dieses negative Resultat nicht umgekehrt als ein Gegenbeweis angesehen werden. Denn um nur eins zu erwähnen: Es wäre möglich, daß die Oocyte, anstatt in ein Ei und einen Richtungskörper zu zerfallen, sich in zwei gleich große Zellen teilt, die sich beide entwickeln und als Eizellen anzusehen wären. Auch in diesem Falle wäre allerdings noch eine Möglichkeit denkbar, um diese Teilung als eine ursprüngliche ‚Richtungsteilung‘ nachzuweisen. Denn wir wissen, daß die Chromosomen, die bei der Eireifung auftreten, fast stets eine andre Gestaltung besitzen als diejenigen des sich furchenden Eies.« Die Größe der Richtungskörper spielt auch gar keine Rolle, denn wir kennen auch solche, welche fast die Größe des Eies selbst erreichen. Viel näher dagegen liegt es, an eine Reduktionsteilung, wie sie bei der Samenreifung auftritt, zu denken, und eine solche nimmt COE wohl auch an. Diese Ansicht hat, meiner Überzeugung nach, viel Wahrscheinlichkeit für sich.

Wie wir wissen, entwickelt sich die Redie, auch die Cercarie stets aus einer einzigen Zelle, eben der Keimzelle (die bereits angeführte Meinung BIEHRINGERS, daß in den Keimschläuchen die neue Generation durch Zellverbände, durch Zellsynectien, die sich vom Keimepithel loslösen und in das Innere der Amme rücken, entsteht [innere Knospung], ist längst als völlig irrig erwiesen). Aus der einen zur Redie sich entwickelnden Keimzelle der Sporocyste müssen sich auch die Keimzellen derselben herausbilden. Wie ein einziger Blick auf eine erwachsene Redie lehrt, ist die Anzahl der Keimzellen in solchen eine recht beträchtliche. Denn abgesehen von den verhältnismäßig wenigen Elementen im Keimballen, die bei der Entwicklung zum Aufbau der Redie und ihrer Organe als Terminal-, Darm-, Ganglienzellen usw. Verwendung finden, besteht ja fast die ganze Redie nur aus Keimzellen, von denen noch unendlich viele übrig bleiben, die nicht zur Entwicklung gelangen und schließlich verkümmern. Es ist eine bekannte Tatsache, daß allgemein im Tierreich viel mehr Keime gebildet als verwendet werden können, worauf auch Looss

(1892) hinweist, als er die Auffassung LEUCKARTS zurückweist, die Keimzellen der Sporocysten und Redien als unverbrauchte Furchungselemente des Embryos anzusehen, da deren Zahl wohl bald durch den Abgang zur Keimballenentwicklung erschöpft wäre. Bei einer so starken Inanspruchnahme der Keimzellen wird es eher wahrscheinlich sein, daß, wie bei den männlichen Keimzellen, bei denen ja auch eine möglichst große Anzahl erwünscht ist, da viele zugrunde gehen, die Teilungsprodukte der Keimzellen nicht wie die Richtungskörper abortieren, sondern vielmehr erhalten und funktionsfähig bleiben.

COES Bemühungen, »ob an den isolierten Propagationszellen des Miracidiums vielleicht zweierlei Arten von Teilungsfiguren vorkommen«, waren auch in dieser Hinsicht negative, da »die Untersuchungsbedingungen in jeder Beziehung sehr ungünstige sind«. Ich selbst bin darin auch nicht glücklicher gewesen und habe kein Ergebnis darüber erzielt, ob in der Tat eine Reduktionsteilung stattfindet, was auch jedenfalls sehr schwer festzustellen ist.

Zum Schluß soll nun im folgenden eine Beschreibung der Teilungsvorgänge im Hinblick auf die Furchung der Keimzellen gegeben werden, wie ich sie an meinen Präparaten beobachten konnte. Wie ich hier nochmals bemerken will, sind alle diesbezüglichen Figuren, welche nach Möglichkeit die aufeinander folgenden Stadien der mitotischen Teilungsvorgänge der Keimzellen darstellen, ausnahmslos älteren Exemplaren entnommen, von Sporocysten und Redien mit einer größeren oder geringeren Anzahl von Keimballen auf allen Entwicklungsstufen, um Verwechslungen mit andern Zellelementen auszuschließen. Die Figuren der Mitosen stammen aus Redien, das Resultat der ersten Furchung dagegen aus Sporocysten, weil letztere diese Verhältnisse besser erkennen ließen. Die Figuren entstammen auch durchaus nicht nur dem Keimlager, sondern zum größten Teil dem Wandbelag der Ammen, dem Keimepithel.

Wenn nun auch, wie die Mehrzahl der Autoren angibt, im späteren Alter die Bildungsstätte der nächsten Generation auf die gewöhnlich am aboralen Pole des Tieres gelegene Anhäufung des Keimepithels mit Keimzellen, dem sog. Keimlager, lokalisiert wird, so geht doch den Keimzellen des Epithels damit die Fähigkeit noch keineswegs ganz verloren, sich gleichfalls zu furchen, wie die vorliegenden Figuren der mitotischen Teilung der Keimzellen beweisen, die zumeist eben dem Keimepithel entnommen sind. Es ist deshalb meines Erachtens nach auch nicht angebracht, wie es einige Forscher versuchten, so SCHWARZE, aber auch REUSS, das Keimlager in einen

physiologischen Gegensatz zum Keimepithel zu setzen, indem sie ersteres direkt mit einem Keimstock, mit einem Ovarium, verglichen. REUSS geht sogar so weit, das Keimlager direkt als ein verkümmertes Geschlechtsorgan anzusehen, er gibt aber vorher selbst zu, daß anfangs »jede Stelle der Wandung zur Produktion der Keimzellen befähigt ist«. Nun, ich kann zeigen, daß die Bildung soleher und auch ihre Entwicklung gleichfalls im Keimepithel bei älteren Individuen noch stattfinden kann. Das Keimlager ist eben weiter nichts als eine rein mechanisch durch die Bildung der Leibeshöhle und der wachsenden Keimballen entstandene Anhäufung des ursprünglich gleichmäßig das ganze Tier ausfüllenden Keimepithels am aboralen Teile. Naturgemäß wird meist hier die Entwicklung der neuen Generation stattfinden, man sieht deshalb auch die Mehrzahl der jüngeren Keimballen in der Nähe des Hinterendes vom Tier liegen, während die größeren mehr dem Vorderende genähert sind, trotzdem dies durchaus nicht immer der Fall ist, man findet ebenso häufig auch die umgekehrten Verhältnisse. Das Keimlager springt meist zapfenförmig in das Lumen der Redie vor (Fig. 1, Taf. XIX), bei den Sporocysten sieht es ähnlich aus.

Die Veränderungen nun, welche eine Keimzelle bis zur ersten Furchung durchzumachen hat, sind folgende: Die anfangs rundliche bis ovale Zelle, deren Längsdurchmesser etwa 10—15 μ beträgt, besitzt ein helles gleichmäßiges Protoplasma (Fig. 2, 4, 7, 21, 47, Taf. XIX). Ebenso ist ihr Kern bei einem Durchmesser von etwa 7—8 μ meist von rundlicher Gestalt und erscheint ebenfalls hell, durchsichtig, bläschenförmig und enthält neben einigen zerstreut in ihm liegende Chromatinkörnchen meist ein bis zwei deutliche, sich sehr dunkel färbende Nucleoli von gleichfalls runder Form.

Die erste Veränderung, die man als Vorbereitung zu einer Teilung an der Keimzelle wahrnehmen kann, betrifft den Kern derselben. Dieser vergrößert sich sehr stark im Verhältnis zum Plasma, wird dann noch heller und durchsichtiger, wodurch auch die Nucleolen noch schärfer hervortreten. Das Protoplasma der Keimzelle nimmt zugleich auch statt der bisherigen homogenen Struktur eine stark granulierten an.

Nunmehr verschwinden die vorher so scharf ausgeprägten Nucleolen, und an ihrer Stelle tritt eine Granulation des Chromatins im Kern auf (Fig. 12, 21, 22, 23, 24, Taf. XIX). Hierauf bilden sich die Chromatinfäden aus, womit das Knäuelstadium erreicht ist (Fig. 25, 27, 28, Taf. XIX). Der ursprüngliche Durchmesser der Keimzellen scheint

infolge dieser Veränderungen meist etwas geringer geworden zu sein. Das Knäuelstadium gelangt dann immer mehr zur Ausbildung (Fig. 28, 29, 30, Taf. XIX). Die nun folgende Längsspaltung der Chromosomen und die Bildung der Äquatorialplatte gelang mir leider nicht an alten Individuen direkt zu beobachten. Das nächste Stadium, das ich erhielt, zeigt auf Fig. 17 (Taf. XIX) die beiden Tochterplatten, verbunden durch die achromatischen Fäden.

Das Resultat dieser Teilung ist nun, wie Fig. 32 (Taf. XIX) zeigt, die Abschnürung eines kleineren Kernes von einem größeren. Beide sind noch stark granuliert, zeigen jedoch die Nucleoli schon deutlich entwickelt, eine Plasmaumhüllung konnte ich an diesen Kernen, die ich von einem mit HEIDENHAINSCHEM Eisenhämatoxylin gefärbten Schnittpräparat erhielt, nicht beobachten. Dasselbe zeigen aber die beiden folgenden Fig. 33, 34 (Taf. XIX), welche derselben Entwicklungsstufe entsprechen. Auch hier ist das Plasma wieder granuliert, aber die beiden Kerne, ungleich an Größe, sind bereits wieder heller, bläschenförmiger geworden und grenzen sich auch schärfer gegen einander ab, so daß man hierin das Resultat der ersten Teilung einer Keimzelle vor sich sieht: den jüngsten Keimballen. Die beiden ersten Furchungszellen sondern sich dann immer mehr voneinander, so daß man schließlich Bilder erhält, wie sie die Fig. 35 rechts, 36, 39 (Taf. XIX) zeigen, welche von Sporocysten stammen. Die Furchung der Keimzelle ist also eine inäquale.

Auch darin weichen also meine Beobachtungen von den REUSSschen Angaben erheblich ab; die letztgenannten Figuren zeigen auch, daß seine Mitteilungen über das Produkt der Furchung der Keimzelle durchaus anders lauten als die meinigen. So sagt er: »Folgen wir weiter dem Entwicklungsgange der Keimzelle, so sehen wir, daß sich derselbe plötzlich ändert. Es entstehen aus der Keimzelle zwei Zellen, die sich in Größe und Beschaffenheit einander sehr gleichen. Eine von beiden ist jedoch stets die größere und ist noch auf späteren Entwicklungsstufen zu erkennen.« Letztere Größenangabe ist mir nicht recht verständlich geworden, wie meine Fig. 33, 34, 35, 36, 39, 40, 41, 42 (Taf. XIX) erkennen lassen, ist bei dem jüngsten Keimballen die eine Zelle gut um die Hälfte kleiner als die andre. REUSS hat es auch leider verabsäumt von diesem überaus wichtigen Stadium, da es den jüngsten Keimballen repräsentiert, eine Abbildung zu geben, sondern er stellt sofort das Dreizellenstadium dar; auch fehlen, worauf ich schon hinwies, die zu dieser Teilung führenden mitotischen Vorgänge in der Keimzelle.

Das von REUSS angegebene Dreizellenstadium stimmt auch mit meinen Beobachtungen überein; es liegen, wie die Fig. 43, 44 (Taf. XIX) zeigen, in demselben zwei große und eine kleine Zelle zusammen. Nur ist der Entwicklungsgang, die Zellaufeinanderfolge, eine andre als REUSS angibt. Nach ihm entstehen zunächst zwei ziemlich gleich große Zellen, und aus einer von diesen erst eine dritte viel kleinere. Nach meinen eignen Beobachtungen verhält sich aber der Teilungsmodus umgekehrt. Es entsteht zuerst eine große und eine kleine Zelle, und erst hieraus entwickelt sich das dreizellige Stadium, indem sich die große Zelle in zwei gleichartige teilt. Soviel ich sehen kann, hat REUSS das Zweizellenstadium nicht direkt beobachtet. Fig. 45, 46 (Taf. XIX) zeigen ein Vierzellenstadium, bestehend aus zwei großen und zwei kleinen Zellen, also auch hier wiederum eine inäquale Furchung. Zu einer bestimmten Lagerung der großen und kleinen Furchungselemente, zu einer Sonderung der Micro- und Macromeren an einem bestimmten Pole, kommt es nicht; sie scheinen vielmehr regellos durcheinander zu liegen (Fig. 9, 10, Taf. XIX).

Bemerkt sei dann noch folgendes. Die Teilung oder Furchung der Keimzelle kann innerhalb des Keimepithels bzw. des Keimlagers erfolgen, in dem sie liegt (Fig. 36, Taf. XIX). Oft ist jedoch ein Heraustreten derselben aus ihrer ursprünglichen Lagerstätte in die Leibeshöhle zu bemerken, wo dann erst die Furchung erfolgt. So zeigen die Fig. 37, 38 (Taf. XIX) eine aus dem Keimepithel herausrückende Keimzelle, auf Fig. 38 (Taf. XIX) ist diese mit dem Keimepithel noch durch einen Protoplasmastiel verbunden. Fig. 39 (Taf. XIX) zeigt einen jungen, zweizelligen Keimballen, der gerade aus dem Keimepithel herauswandert. In Fig. 40 (Taf. XIX) liegt ein solcher diesem noch eng an, während er in Fig. 41 (Taf. XIX) schon etwas weiter abgerückt ist. Früher oder später muß ja doch eine Sprengung der das Keimepithel gegen die Leibeshöhle begrenzenden Membran durch den sich furchenden Keimballen stattfinden, wo sie dann in jener Platz zum weiteren Wachstum finden.

Berlin, im Dezember 1905.

Literaturverzeichnis.

- BETTENDORF, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrbücher. Abt.: Anatomie und Ontogenie der Tiere. 1897. Bd. X.
- JOACHIM BIEHRINGER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arbeiten des Würzburger zool.-zoot. Instituts. 1885.
- G. BRANDES, Die Familie der Holostomeae, ein Prodromus zu einer Monographie derselben. Inaug.-Dissert. Leipzig 1888.
- Zum feineren Bau der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. LIII. Leipzig 1892.
- M. BRAUN, Würmer. In: BRONNS Klassen und Ordnungen. Leipzig 1879—1893.
- BUGGE, Zur Kenntnis des Excretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden. Zool. Jahrbücher. Abt.: Anat. und Ontog. der Tiere. 1902. Bd. XVI.
- P. CERFONTAINE, Note sur l'existence de fibres musculaires striées chez un Trématode. Bull. Acad. Sciences Beligiques. Vol. V. 27. No. 6.
- W. R. COE, Notizen über den Bau von *Distomum hepaticum*. Zool. Jahrbücher. Abt.: Morphologie und Systematik. Bd. IX. 1896.
- DE FILIPPI, Deuxième Mémoire pour servir à l'Histoire génétique des Trématodes. Mém. de R. Acad. Sc. de Torino.
- R. GOLDSCHMIDT, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.
- M. HARTMANN, Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Separat-Abdruck. (Richtungskörper der letzteren.)
- HAVET, Contribution à l'étude du Système nerveux des Trématodes. La Cellule. 17^{ème} Tome. 1900.
- HENNEGUY, Sur la Formation de l'œuf, la Maturation et la Fécondation de l'oocyte chez le *Distomum hepaticum*. Compt. Rend. Tome CXXXIV. Paris 1902. p. 1235.
- JÄGERSKIÖLD, Über den Bau des *Ogmogaster plicatus* Crepl. Svenska Vet. Acad. Handlingar. Vol. XXIV. 1891.
- KORSCHULT-HEIDER, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Allgemeiner Teil I u. II. Jena 1902.
- R. LEUCKART, Die Parasiten des Menschen. Leipzig 1894.
- v. LINSTOW, *Enthelminthologicae*. Arch. f. Naturgesch. 43. Jahrg. Bd. I. 1877.
- A. LOOSS, Beiträge zur Kenntnis der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. XLI. Leipzig 1885.
- Über *Amphistomum subclavatum* Rud. und seine Entwicklung. Festschrift zum 70. Geburtstage RUDOLF LEUCKARTS. Leipzig 1892. S. 147—167.
- Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms der Trematoden. Ber. d. sächsischen Ges. d. Wissenschaften. Math.-phys. Klasse. 1893.
- Die Distomeen unserer Fische und Frösche. Leipzig 1894.
- Recherches sur la faune parasitaire de l'Égypte. Le Caire. 1896.
- E. MACÉ, Sur une forme nouvelle d'organe segmentaire chez les Trématodes. Compt. Rend. Ac. Paris. Tome XCII. 1881, sowie Ann. Mag. Nat. Hist. 5 sér. Vol. VII. 1881.

- MACLAREN, Über die Haut der Trematoden. Zool. Anzeiger. Bd. XXVI. Nr. 702. 1903.
- W. S. NICKERSON, On *Stichocotyle nephropsis* Cunningham, a parasite of the American Lobster. Zool. Jahrbücher. Abt.: Anatomie und Ontogenie der Tiere. Bd. VIII. 1895.
- A. PAGENSTECHEK, Trematoden und Trematodenlarven. Heidelberg 1857.
- TH. PINTNER, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. Arb. Zool. Institut Wien. Bd. V, 3. 1881.
- H. REUSS, Beobachtungen an der Sporocyste und Cercarie des *Distomum duplicatum* Baer. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. Leipzig 1903.
- SCHAUINSLAND, Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XVI. 1883.
- SCHUBERG, Zur Histologie der Trematoden. Arb. d. zool.-zoot. Instituts Würzburg. Bd. V, 10. 1895.
- W. SCHUBMANN, Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. (*Distomum hepaticum* Retz.). Zool. Jahrbücher. Abt.: Anatomie und Ontogenie. XXI. Heft IV. 1905.
- SCHWARZE, Die postembryonale Entwicklung der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. XLIII. Leipzig 1886.
- SSINITZIN, Über einige neue und wenig bekannte Organe der digenetischen Trematoden. Zool. Anzeiger. 1904. Nr. 25.
- STIEDA, Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. Arch. Anat. Phys. 1887.
- A. P. THOMAS, The life-history of the Liver-Fluke (*Fasciola hepatica*). Quat. Journ. Microsc. Sc. January 1883.
- VILLOT, Organisation et Développement de quelques espèces des Trématodes endoparasites marins. Ann.Sc.H.Nat. 6^{ème} Sér. Zool. Tome VIII. 1878.
- R. WACKE, Beiträge zur Kenntnis der Temnocephalen. Fauna Chilensis. Zool. Jahrb. Suppl. 1903.
- G. WAGENER, Helminthologische Bemerkungen aus einem Sendschreiben an C. TH. v. SIEBOLD. Diese Zeitschr. Bd. IX. 1859.
- WALTER, Untersuchungen über den Bau der Trematoden. Diese Zeitschr. Bd. LVI. Leipzig 1893.
- WRIGHT and MACALLUM, *Sphysanura Osleri*. A Contribution to American Helminthology. Journ. Morphology. Vol. I. 1887.
- H. E. ZIEGLER, *Bucephalus* und *Gasterostomum*. Diese Zeitschr. Bd. XXXIX. Leipzig 1883.
- Das Ectoderm der Plathelminthen. In: Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft. XV. Vers. Jena 1905. S. 35—42.

Erklärung der Abbildungen.

Die Angaben über die Vergrößerung beziehen sich auf Objektive und Oculare von ZEISS (Jena).

Tafel XVI.

Fig. 1. Optischer Schnitt eines Sporocystenkeimballens (aus *Paludina*). Die die Cuticula liefernden Ectodermzellen (Wandungskerne) sondern sich von dem

Verbande der übrigen Keimballenzellen ab und überwölben diesen uhrglasförmig. Obj. 1/12, Ob. 4.

Fig. 2. Schnitt durch einen jungen Keimballen von ungefähr dem gleichen Alter wie der der Fig. 1 (Redie aus *Limnaeus*). Die Ectodermzellen sind über die Peripherie des Keimballens hinausgerückt und lagern diesem an. Der noch nicht viel veränderte Wandungskern beginnt sich abzufachen. Ferner links unten ein aus dem Keimballen heraustretender Wandungskern. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 3. Dasselbe. Der noch mehr abgefachte Wandungskern des etwas größeren Keimballens zeigt beginnende Granulation (Degeneration). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 4. Ein weiteres Stadium. Die Granulation des scheibenförmig abgeplatteten Wandungskernes und dessen Tinktionsfähigkeit haben zugenommen. Figur gibt zugleich einen Querschnitt durch eine sehr junge Redie (Brut einer aus *Limnaeus* stammenden Redie) mit Ectoderm, Darmkanal, Leibeshöhle und Keimepithel. Obj. 1/12, Oc. 2 (vgl. Fig. 26).

Fig. 5. Rechte Seite eines Längsschnittes durch eine embryonale Redie mit noch mehr abgefachten und intensiv gefärbten Wandungskernen. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 6. Längsschnitt durch den vorderen Teil einer erwachsenen Redie (aus *Limnaeus*) zur Demonstration der Lagerung der Körpermuskulatur, des Darmes und der Schlundcommissur. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 7. Tangentialschnitt durch den aboralen Pol einer älteren Redie (aus *Limnaeus*), die Muskulatur und deren Verlauf zeigend. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 8. Eine einzelne Redienlängsmuskelfibrille, stärker vergrößert. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 9. Längsschnitt durch den vorderen Teil einer Redie (aus *Paludina*) mit dem Pharynx, dessen Muskulatur, der Schlundcommissur mit den beiden Ganglien, sowie die histologischen Verhältnisse des vorderen Darmabschnittes zeigend. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 10. Längsschnitt durch den Vorderteil einer Redie (aus *Limnaeus*). Zeigt die Lagerungsverhältnisse der Pharynxmuskulatur, das Nervensystem (Schlundcommissur und Ganglien) und den Umriß des sackförmigen Darmes. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 11. Dasselbe (Redie aus *Paludina*). Außer den bei Fig. 10 genannten Teilen noch die »großen Zellen« des Pharynx, den Oesophagus und die Histologie des vorderen Redienarmes zeigend. Obj. 1/12, Oc. 2 (vgl. Fig. 9).

Tafel XVII.

Fig. 12. Flachschnitt durch den Pharynx einer Redie (aus *Paludina*) mit der innen gelegenen Ringmuskulatur desselben. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 13. Querschnitt durch den Pharynx einer Redie (*Paludina*) mit Muskulatur. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 14. Dasselbe, aber durch den Oesophagus mit seiner Muskulatur. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 15. Längsschnitt durch den Oesophagus (Redie aus *Paludina*) mit seiner Muskulatur und dem einen Ganglion. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 16, 17, 21. Längsschnitte durch den hinteren Abschnitt des Redienarmkanals (aus *Limnaeus*). Zeigen das allmähliche Veröden der Darmwandungszellen, ferner dessen inneren Stäbchenbesatz und seine Ringmuskulatur. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 18. Die Kopfdrüsen der Redie. Längsschnitt durch den Vorderteil einer Redie (aus *Paludina*). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 19, 20, 22. Teile von Längsschnitten durch Redien (aus *Limnaeus*) mit ihren Terminalzellen und deren Anordnung. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 23. Längsschnitt durch eine embryonale Redie (Brut einer Redie aus *Limnaeus*). Bildung des Darmkanals und der Leibeshöhle (durch Zurückweichen des Mesoderms vom Darmstrange). Obj. E, Oc. 2, vgl. Fig. 32.

Fig. 24. Längsschnitt durch das Vorderende einer embryonalen Redie (Brut einer Redie aus *Limnaeus*). Der entodermale Darmstrang ist ausgebildet, ebenso das Pharynxlumen, dessen Epithel bereits cuticularisiert ist. Vom Pharynx dringt ein Spalt in den Darmstrang vor zur Bildung der Darmhöhle. Obj. 1/12, Oc. 2.

Tafel XVIII.

Fig. 25. Flachschnitt durch den vorderen Teil einer embryonalen Redie (Brut einer Redie aus *Limnaeus*) mit der zwiebel förmigen Auftreibung des Pharynxlumens. Das Pharynxepithel zeigt seinen zelligen Ursprung. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 26. Querschnitt durch eine sehr junge, aber bereits ausgebildete Redie (Produkt einer Redie aus *Limnaeus*) zur Histologie des Rediendarmes (vgl. Fig. 3). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 27. Längsschnitt durch das Vorderende einer sehr jungen Redie von derselben Herkunft, zeigt die Konsolidierung des Mesoderms zur Bildung des Pharynx, das Veröden der Kerne des Pharynxepithels, den entodermalen Darmstrang, die beginnende Leibeshöhle und die von dieser ausgehende Geburtsöffnung. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 28, 29, 30. Aufeinander folgende Querschnitte durch den vordersten Abschnitt (Pharynx) einer embryonalen Redie (Produkt einer Redie aus *Limnaeus*), um die von vorn nach hinten fortschreitende Degeneration der Zellen des Pharynxepithels zu zeigen (auf Fig. 28 sind keine Kerne im Pharynxepithel vorhanden, auf Fig. 29 zwei Kerne, auf Fig. 30 vier Kerne). Obj. 1/12, Oc. 2. Vgl. Fig. 25 und das Pharynxepithel mit den vielen Kernen.

Fig. 31. Längsschnitt durch eine embryonale Redie gleicher Herkunft wie oben. Pharynx mit ventraler Lagerung und degenerierende Kerne der Körpercuticula. Obj. E, Oc. 2.

Fig. 32. Längsschnitt durch eine embryonale Redie gleicher Herkunft mit dem Pharynx, entodermalen Darmstrang und der Bildung der Leibeshöhle. Letztere ist etwas weiter vorgeschritten als auf Fig. 23. Obj. E, Oc. 2.

Fig. 33. Teil eines Längsschnittes durch eine Sporocyste (aus *Paludina*) mit dem »Paletot«, zur Demonstration des Keimepithels im definitiven Zustand. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 34. Kombiniertes Längsschnitt durch eine embryonale Redie (Brut einer Redie aus *Limnaeus*). Zeigt den Verlauf der beiden Hauptexcretionskanäle, dem linken derselben liegt eine Terminalzelle an. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 35. Teil eines Längsschnittes durch eine Redie gleicher Herkunft wie oben. Bildung der Hauptwassergefäßstämme mittels Verschmelzung und Durchbohrung (Auflösung) einer Zellreihe. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 36, 37, 38. Teile von Längsschnitten durch embryonale Cercarien (aus *Limnaeus*). Sie zeigen aufeinander folgende Stadien der Degeneration der die Excretionskanäle bildenden Kerne zur Verstärkung ihrer Wandung. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 39, 40. Teile zweier aufeinander folgender Längsschnitte durch eine embryonale Redie (Redienbrut aus *Limnaeus*). Die Verbindung der Wimperflammen mit dem Excretionskanal zeigend. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 41. Teil eines Längsschnittes einer embryonalen Redie gleicher Herkunft. Zur Entwicklung einer Terminalzelle (Wimperflamme). Obj. 1/12, Oc. 2.

Tafel XIX.

Die Entwicklung der Keimballen.

K.B. bedeutet einen anliegenden Keimballen.

Fig. 1. Längsschnitt durch den aboralen Pol einer Sporocyste (aus *Paludina*) mit dem Keimlager und dem »Paletot«. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 2. Aus dem Totalpräparat einer Redie (aus *Paludina*). Typische Keimzelle mit anliegendem kleineren granulierten Kern. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 3. Teile zweier Längsschnitte durch das Keimepithel einer ausgebildeten Sporocyste (aus *Paludina*). Auf dem unteren Schnitt eine normale Keimzelle, auf dem oberen ein granulierter Kern. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 4, 5, 6, 7. Teile von Längsschnitten durch das Keimepithel verschiedener Redien (aus *Paludina* und *Limnaeus*). Keimzellen mit anlagernden kleineren granulierten Kernen zeigend. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 8. Aus dem Totalpräparat einer Redie (aus *Paludina*). Keimzelle mit granuliertem Kern. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 9, 10. Zwei aufeinander folgende Längsschnitte durch eine Redie (aus *Limnaeus*) mit einem Keimballen, welcher gleichfalls Keimzellen und granuliert Kerne enthält. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 11. Teil eines Längsschnittes durch das Keimepithel einer Sporocyste (aus *Paludina*). Keimzelle und granulierter Kern. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 12. Dasselbe. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 13. Teil aus einem Schnitt durch einen älteren, schon in die Länge gestreckten Keimballen (in Redie aus *Limnaeus*). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 14. Aus dem Totalpräparat einer jungen Redie (aus *Paludina*). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 15. Längsschnitt durch das Keimepithel einer Sporocyste (aus *Paludina*) mit einer aus dem Keimepithel in die Leibeshöhle herausgewanderten Keimzelle mit anliegendem granuliertem Kern. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 16. Tangentialschnitt durch den hinteren Teil einer älteren Redie (aus *Limnaeus*). Ebenfalls mit Keimzellen und Granulationskernen. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 17. Teil eines Schnittes durch einen kleinen Keimballen aus einer Redie (aus *Limnaeus*). Eine Keimzelle in mitotischer Teilung mit angelagerten kleineren granulierten Kernen. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 18, 19. Teile von Längsschnitten durch das Keimepithel von Sporocysten (*Paludina*) mit Keimzellen und granulierten Kernen. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 20. Längsschnitt durch das Keimepithel einer Redie (*Limnaeus*). Dasselbe wie oben zeigend. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 21. Aus dem Totalpräparat einer Redie (*Paludina*). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 22. Aus einem Schnitt durch eine Sporocyste (*Paludina*). Eine Keimzelle in Vorbereitung zur Teilungsmitose. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 23. Dasselbe. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 24. Dasselbe. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 25. Teil eines Längsschnittes durch das Keimlager einer jungen Redie (*Paludina*). Keimzelle in Mitose. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 26. Teil eines Längsschnittes durch das Keimepithel einer Sporocyste (*Paludina*). Keimzelle in Mitose, eine andre aus dem Keimepithel in die Leibeshöhle wandernd. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 27. Teil eines Längsschnittes durch das Keimlager einer Redie (aus *Limnaeus*) mit Keimzellen, eine davon in Caryokinese. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 28. Dasselbe. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 29. Dasselbe. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 30. Dasselbe (Redie aus *Paludina*). Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 31. Dasselbe (Redie aus *Limnaeus*). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 32. Teil eines Längsschnittes durch den aboralen Pol einer Redie (aus *Paludina*). Das Ergebnis der ersten (inäqualen) Teilung der Keimzelle: eine große und eine kleine Zelle (den kleinsten Keimballen repräsentierend). Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 33. Dasselbe, aber von einer Sporocyste (aus *Paludina*). Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 34. Dasselbe von einem Längsschnitt durch das Keimepithel einer Sporocyste (*Paludina*). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 35. Teil eines Längsschnittes durch das Keimlager einer Sporocyste (aus *Paludina*) mit einer Anzahl von Keimzellen, rechts ein kleinster Keimballen (aus einer großen und einer kleinen Zelle bestehend). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 36. Teil eines Längsschnittes durch das Keimepithel einer Sporocyste (*Paludina*). Die Keimzellen liegen innerhalb des Keimepithels. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 37. Dasselbe. Die Keimzelle ist im Begriff, aus dem Keimepithel in die Leibeshöhle zu wandern (vgl. Fig. 26). Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 38. Dasselbe. Die in der Leibeshöhle liegende Keimzelle ist mit dem Keimepithel noch durch einen Plasmastiel verbunden. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 39. Dasselbe. Ein kleinster Keimballen im Zweizellenstadium auf der Wanderung aus dem Keimepithel in die Leibeshöhle. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 40, 41. Dasselbe. Das nächste Stadium: Der Keimballen liegt in der Leibeshöhle. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 42. Aus dem Totalpräparat einer Sporocyste (*Paludina*). Keimballen im Zweizellenstadium. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 43. Dasselbe. Keimballen im Dreizellenstadium (zwei große, eine kleine Zelle). Obj. 1/12, Oc. 4.

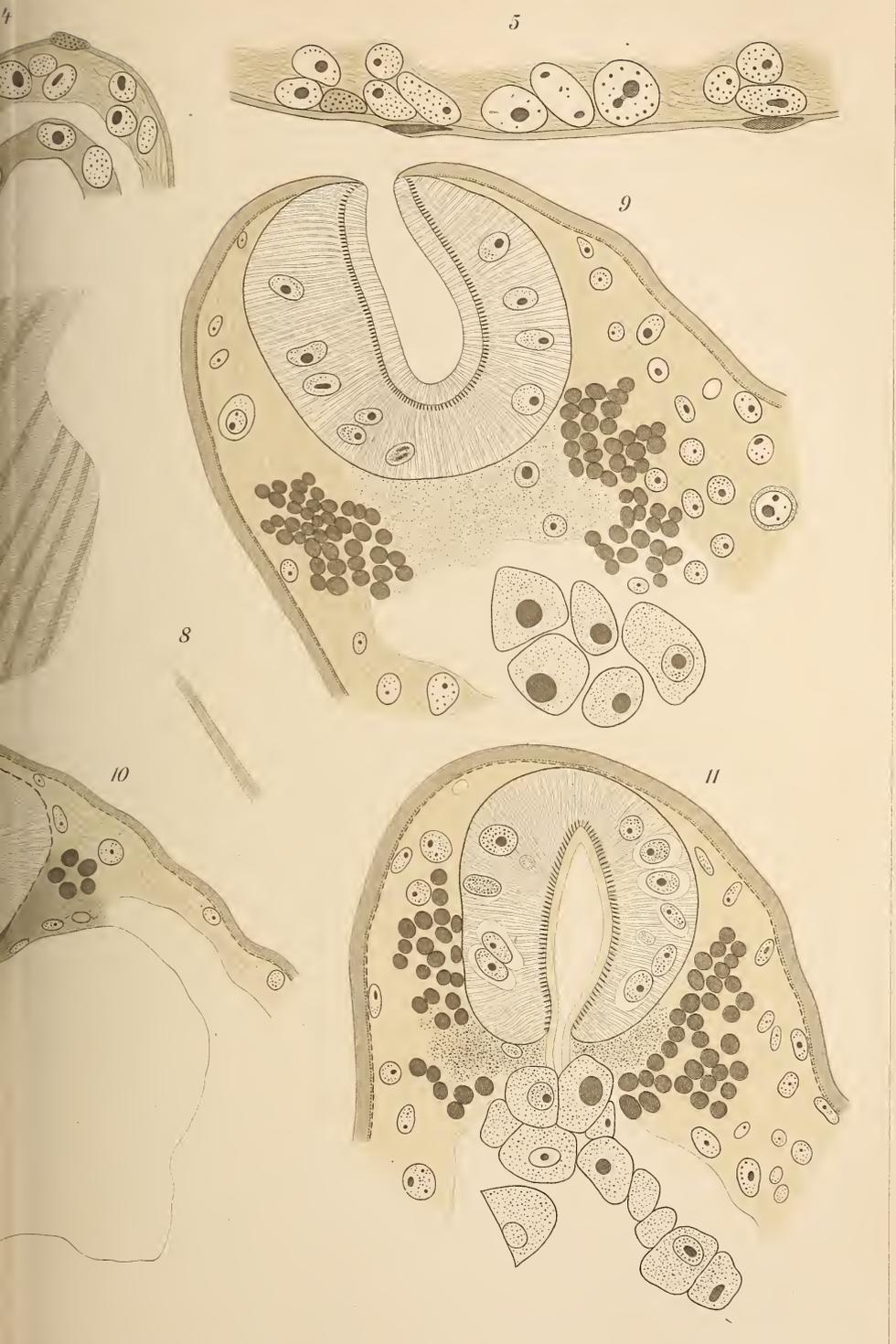
Fig. 44. Teil eines Längsschnittes durch das Keimlager einer Sporocyste (aus *Paludina*). Keimballen im Dreizellenstadium. Obj. 1/12, Oc. 4.

Fig. 45. Aus dem Totalpräparat einer Sporocyste (*Paludina*). Keimballen im Vierzellenstadium (zwei große, zwei kleine Zellen). Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 46. Teil eines Längsschnittes durch das Keimepithel einer Sporocyste (*Paludina*). Keimballen im Vierzellenstadium. Obj. 1/12, Oc. 2.

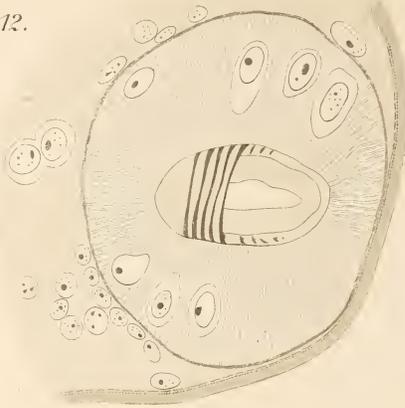
Fig. 47. Schnitt durch das Ovarium von *Distomum (Fasciola) hepaticum*. Vom Verfasser selbst nach einem Präparate des Herrn SCHUBMANN gezeichnet. Obj. 1/12, Oc. 2.

Fig. 48. Schnitt durch den hinteren Teil eines Miracidiums von *Distomum hepaticum*. Gleichfalls nach einem SCHUBMANN'schen Präparat gezeichnet. Obj. 1/12, Oc. 2.

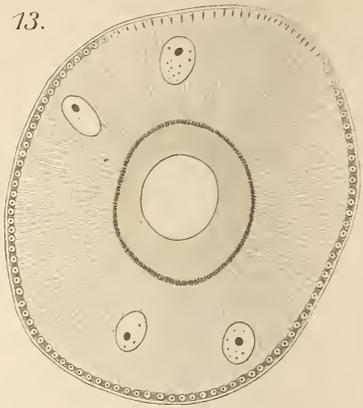




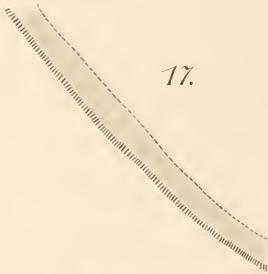
12.



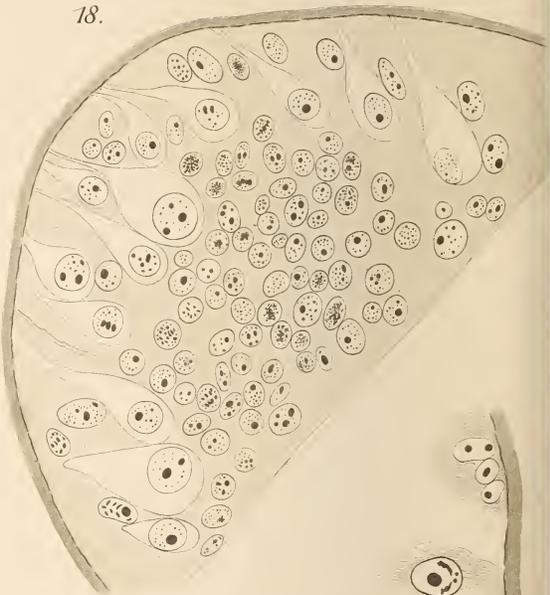
13.



17.



18.



20.



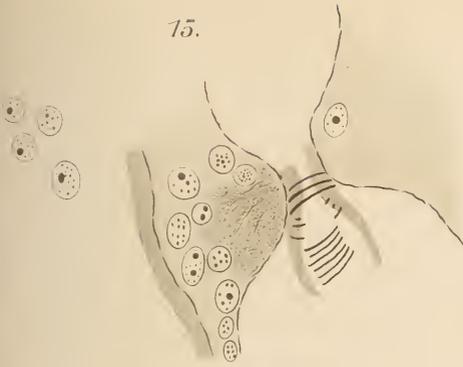
22.



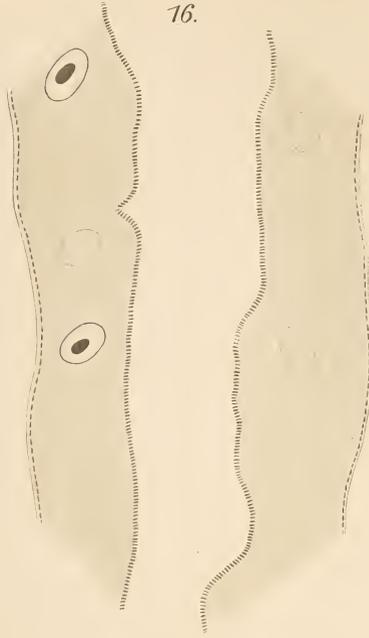
21.



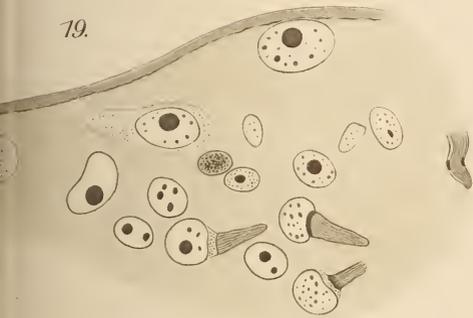
15.



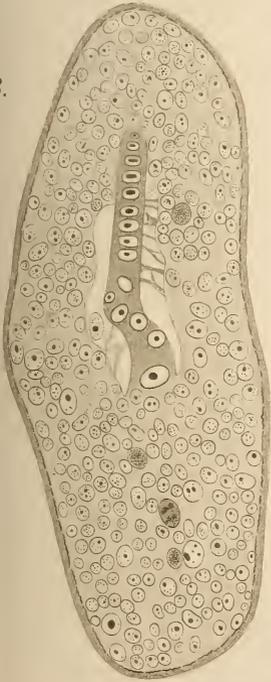
16.



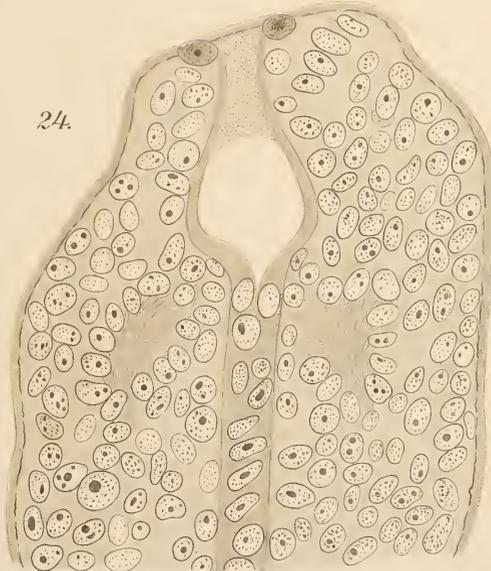
19.

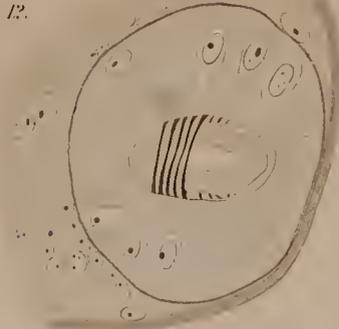


23.



24.

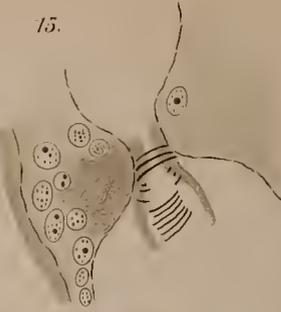




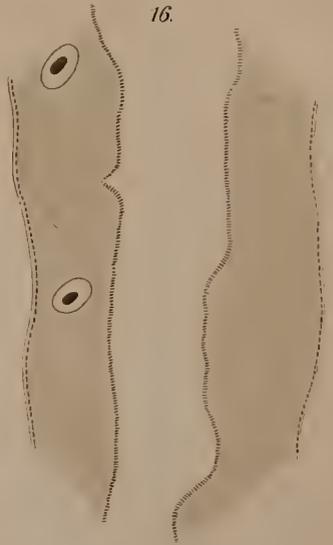
14.



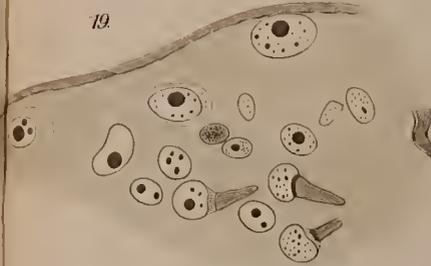
15.



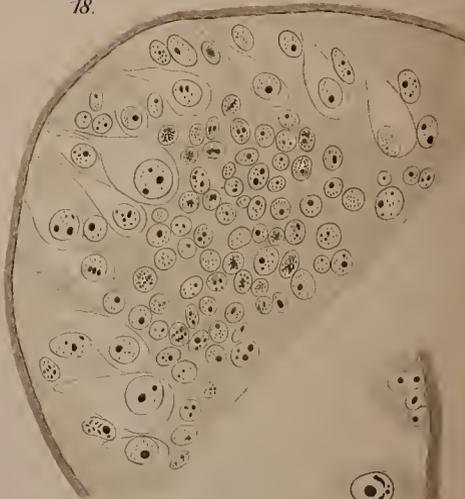
16.



19.



18.



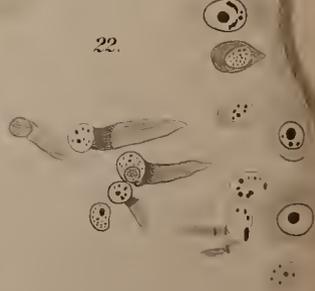
17.



20.



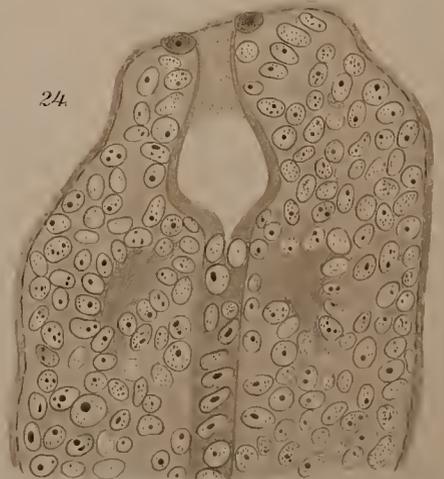
22.



23.

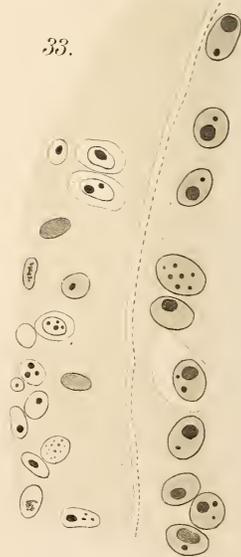
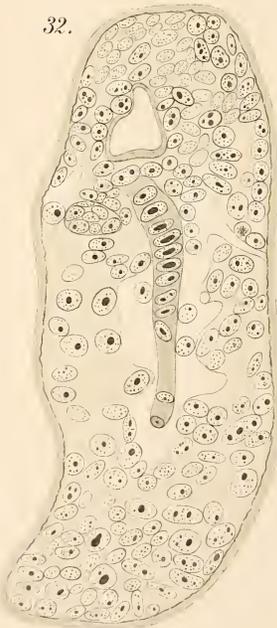
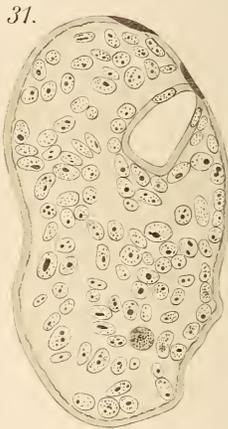
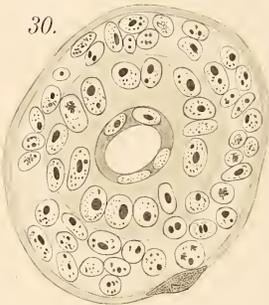
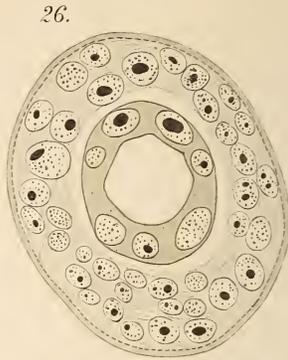
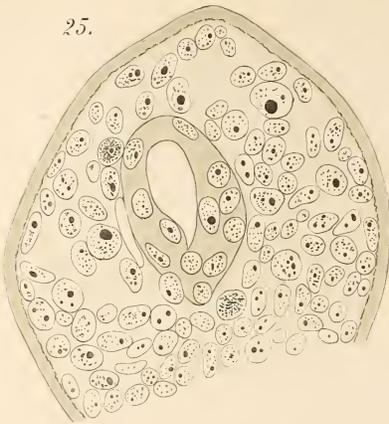


24.



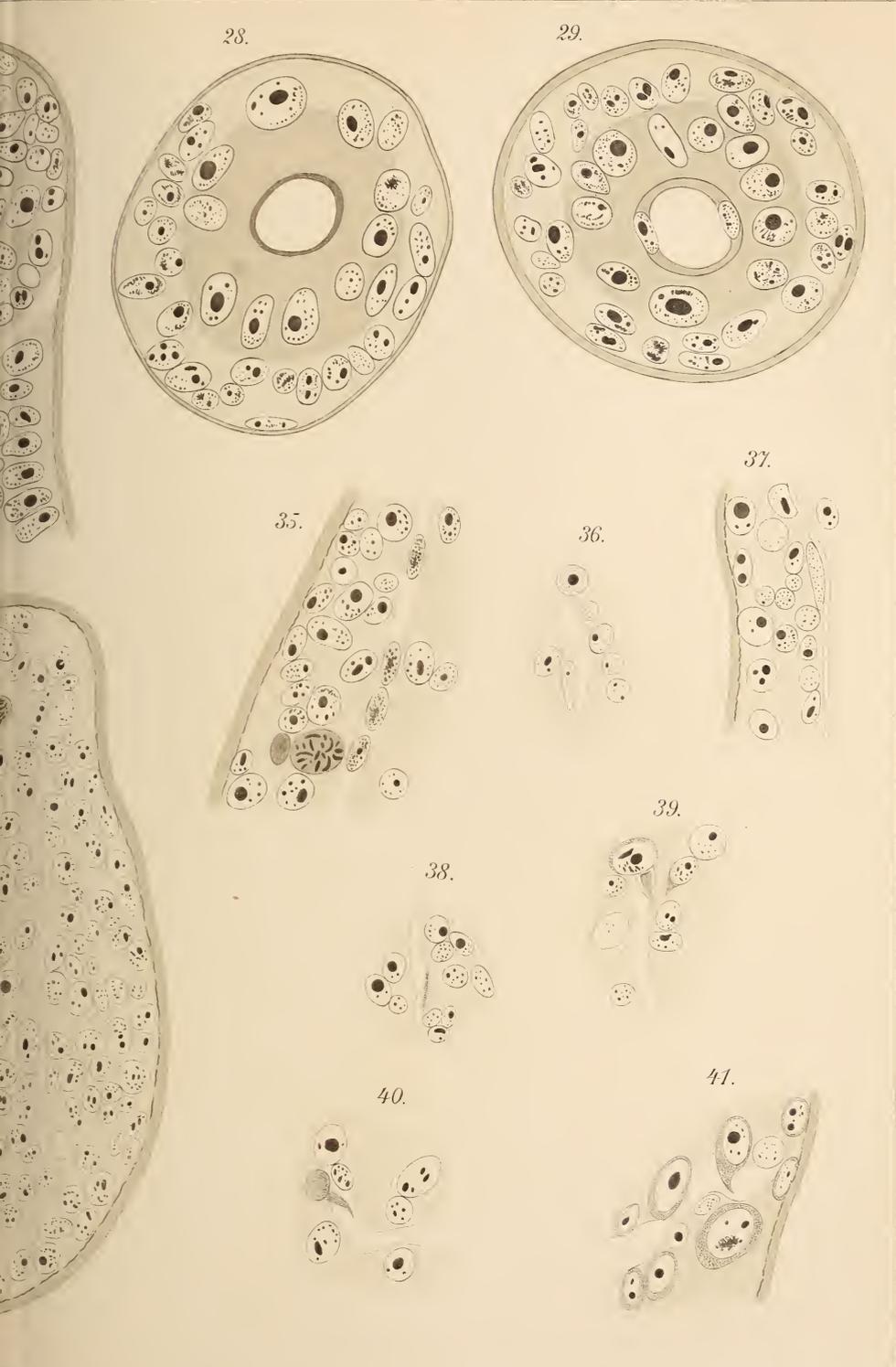
21.



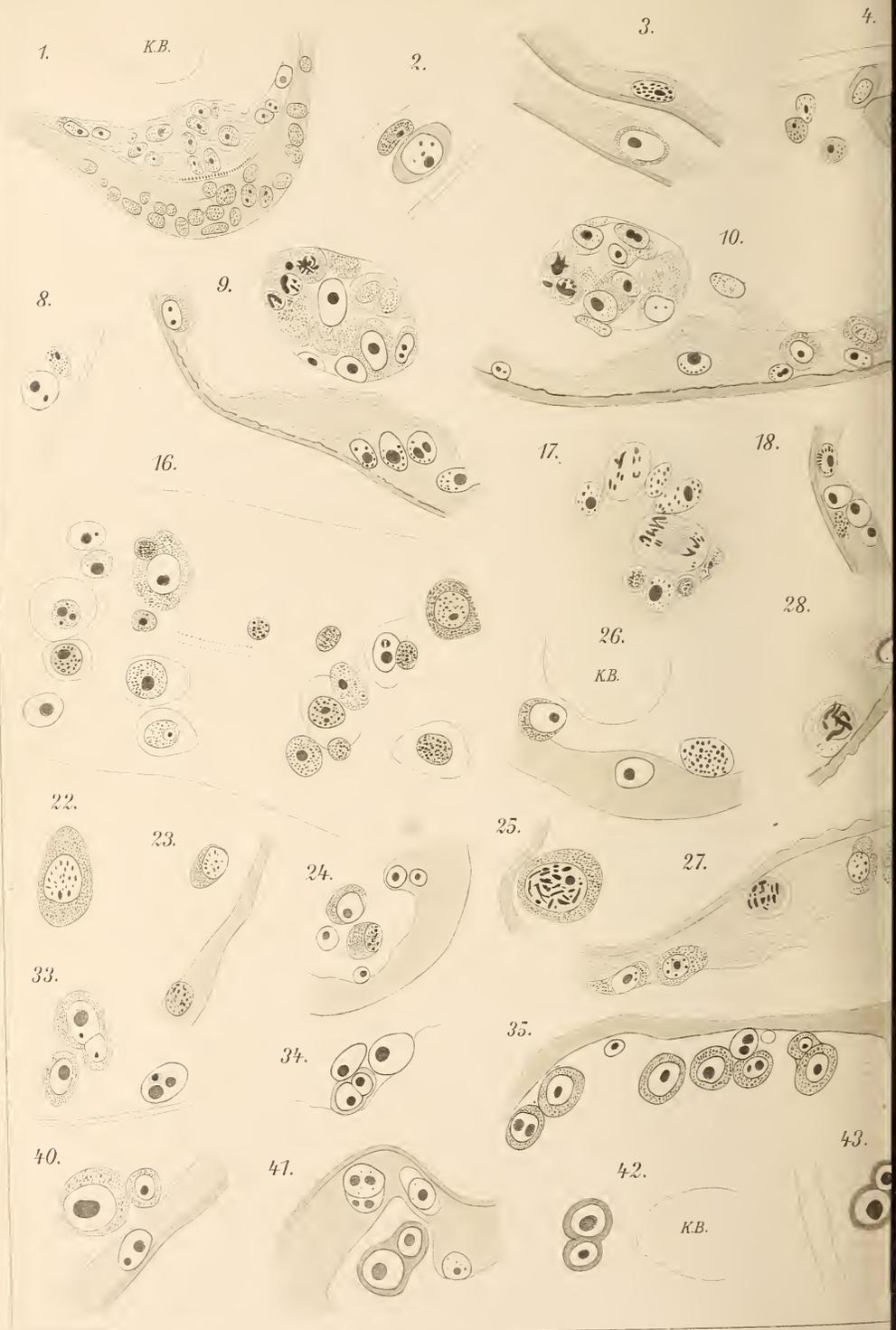


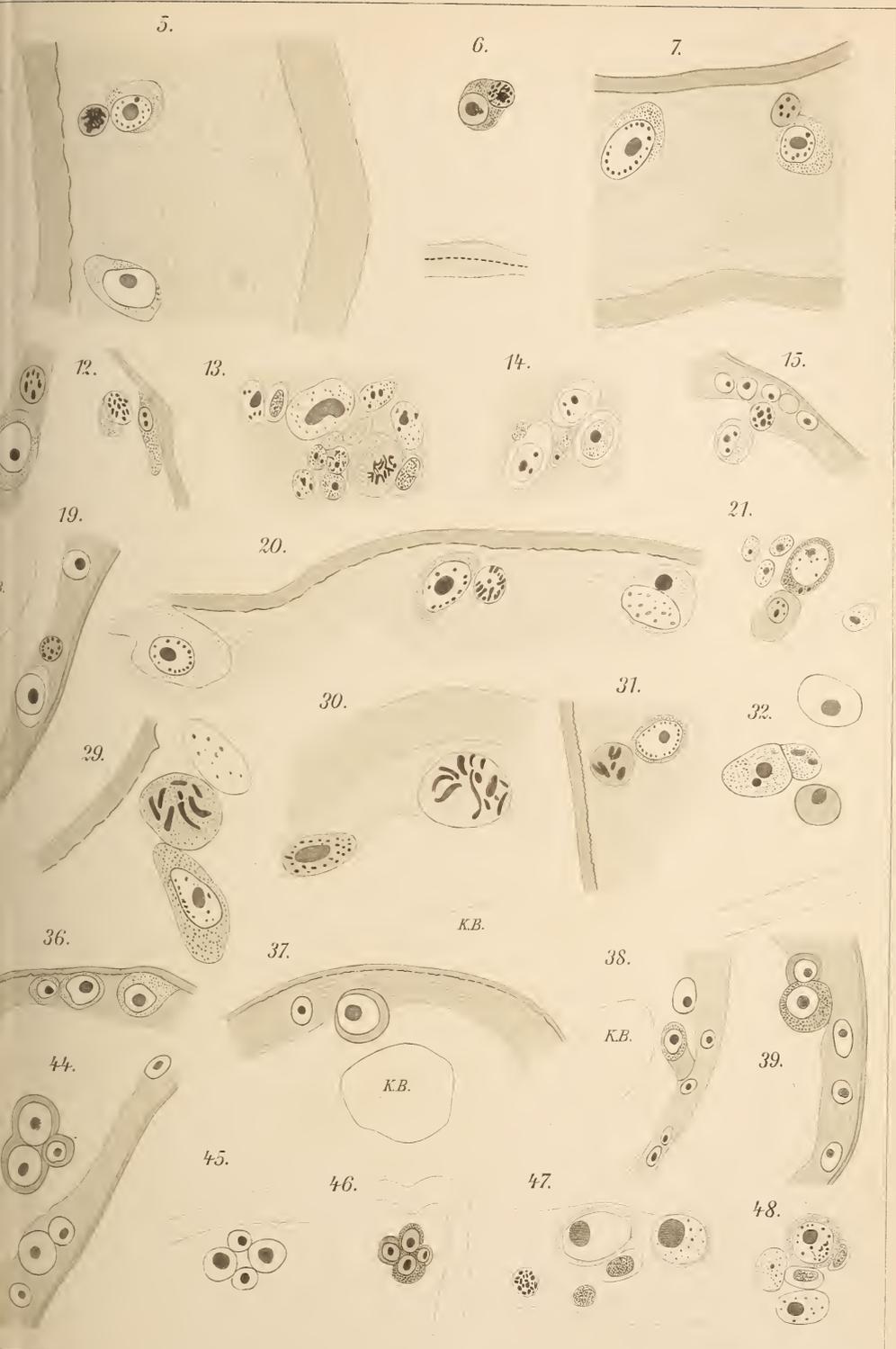
34.

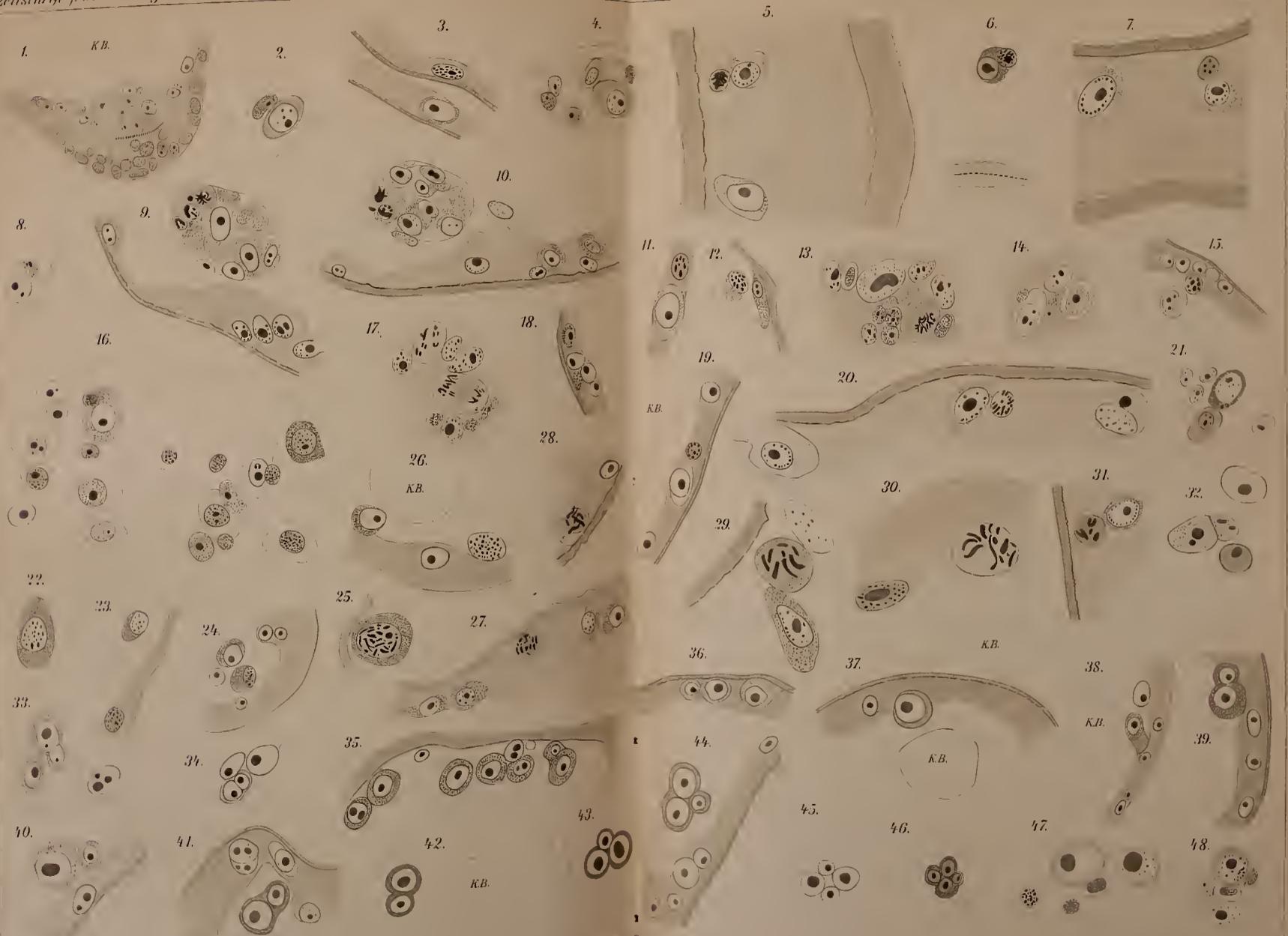












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [84](#)

Autor(en)/Author(s): Rossbach Edwin

Artikel/Article: [Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Redien 361-445](#)