

Über die Entwicklung der Geschlechtsgänge bei Cestoden, nebst Bemerkungen zur Ectodermfrage.

Von

Hans Heinrich Balß.

(Aus dem zoologischen Institut München.)

Mit Tafel VIII, IX und 1 Figur im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung: Material und Methoden	267
Vorbemerkungen über den Bau des Genitalapparates	268
I. Descriptiver Teil. Die Entwicklung der Geschlechtsgänge	271
1. Die erste Anlage der Gänge	271
2. Die Bildung der Geschlechtseloake	275
3. Die weitere Differenzierung	277
a. Die Entwicklung von Cirrus und Vagina	277
b. Die übrigen Geschlechtsorgane	279
aa. Die männlichen	279
α. Cirrusbeutel	279
β. Vas deferens und Vesicula seminalis	280
γ. Hodenkanälchen	281
bb. Die weiblichen	281
α. Receptaculum seminis	281
β. Keimleiter — Uteringang	282
γ. Oviduct und Ovar	283
δ. Dotterstock und Dottergang	283
ε. Schalendrüse	284
ζ. Uterus	284
II. Theoretischer Teil	285
a. Epithel in Cirrus u. Vagina. Cuticulabildung	285
b. Der Uterus. Homologie mit den Trematoden	286
Anhang: Zur Ectodermfrage	287
Die Entstehung der Cuticula	289
Ist die Subcuticula ein Ectoderm oder nicht?	291
Literaturverzeichnis	293
Erklärung der Abbildungen	295

Obwohl für die Entwicklung der Geschlechtsgänge der Cestoden schon einige ältere Arbeiten (SOMMER 1874, LEUCKART 1879, MONIEZ 1881, SCHMIDT 1888, neuerdings kurze Bemerkungen von MEYNER 1895, JACOBI 1897, WOLFFHÜGEL 1900 u. a.) vorliegen, so fehlte doch bisher eine mit den neueren Techniken durchgeführte, zusammenhängende Untersuchung. Bei Trematoden hat kürzlich ROEWER (1906) dieselbe Frage untersucht, und durch seine Resultate erscheint auch die Ectodermfrage in neuem Lichte. Daher schien eine neue Untersuchung bei Cestoden angebracht, deren Ergebnisse hiermit vorgelegt werden.

Die Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität München ausgeführt. Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. R. HERTWIG danke ich sowohl für die Einführung in das wissenschaftliche Studium der Zoologie als für seine Hilfe bei der vorliegenden Untersuchung. Auch Herrn Prof. Dr. DOFLEIN verdanke ich bei meiner Ausbildung viele Anregungen. Besonders aber hat mich Herr Privatdozent Dr. GOLDSCHMIDT bei dieser Arbeit sehr gefördert und unterstützt, daher auch ihm der schuldige Dank.

Material und Methoden.

Als das geeignetste Material erwies sich die im Pferde vorkommende *Anoplocephala magna* (Abildgaard) = *Taenia plicata* Zeder und zwar deshalb, weil wie bei allen im Pferde vorkommenden Tänien (vgl. BRAUN 1894, S. 1602) so auch bei dieser die Entwicklung der Geschlechtsorgane schon gleich in den hinter dem Scolex gelegenen Proglottiden beginnt und auch ziemlich rasch zu Ende geführt wird. Ich verdanke das nach SCHEIBELS (1895, S. 3) Angabe seltene Material der Freundlichkeit des Herrn Privatdozenten Dr. NERESHEIMER. Die sieben, etwa 20 cm langen Tiere entstammten dem Münchener Schlachthause und waren mit Sublimat oder einer Sublimat enthaltenden Mischung (genau ließ sich dies nicht mehr feststellen) konserviert.

Ferner verwandte ich noch Stücke der häufigeren *Anoplocephala perfoliata* (Goeze) aus dem Pferde zur Untersuchung, sowie auch Stücke von *Solenophorus* sp., die mir von Herrn Geh. Hofrat BÜTSCHLI in Heidelberg in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt waren; leider erwiesen sie sich als für meine Zwecke weniger geeignet.

Da die Quetschmethode von vornherein wegen der Dicke des Wurmes nicht anzuwenden war, benutzte ich die Schnittmethode mit dem Schlittenmikrotom, mit dem das Material nach Paraffineinbettung in 3—5 μ dicke Serien zerlegt wurde.

Von Färbungen wandte ich die verschiedensten an:

a) Die gewöhnliche Doppelfärbung: DELAFIELDSches Hämatoxylin-Eosin.

b) Eine Methylenblau-Saffranin-Doppelfärbung, besonders zur Darstellung des Plasmakörpers der Zellen. Die Schnitte kommen aus dem destillierten Wasser, werden auf dem Objektträger über der Flamme ungefähr $\frac{1}{2}$ Minute mit Nisslschem Seifen-Methylenblau behandelt, ohne daß die Flüssigkeit zum Kochen kommt und dann wieder mit destilliertem Wasser abgewaschen. Hierauf kommen sie rasch durch 40%igen Alkohol in eine Saffraninlösung (200 ccm destilliertes Wasser, 0,5 g alkohollösliches Saffranin [GRÜBLER], 79 ccm Alkohol absolut.), in der sie je nach der Dicke 15 Sekunden bis 1 Minute unter Bewegung gefärbt werden, worauf sie sehr rasch durch die Alkoholreihe ins Xylol und den Kanadabalsam gelangen. Auch die Kombination Methylenblau-Eosin leistet gute Dienste.

c) Zur Darstellung der Basalmembran, die sich dabei intensiv blau färbt, dient die Dreifachfärbung nach MALLORY. Man färbt kurz (2 Minuten ungefähr) mit Säurefuchsin vor, wäscht mit destilliertem Wasser aus, beizt die Schnitte darauf mit einer 1%igen Lösung von Phosphormolybdänsäure ungefähr 1—2 Minuten lang und legt sie dann in folgende Lösung:

Anilinblau	0,5 g.	Oxalsäure	2,0 g.
Orange G	2,0 g.	Destilliertes Wasser	100 g.

In dieser bleiben sie 2—5 Minuten, wobei man sie dadurch kontrollieren kann, daß sie zuerst in destilliertem Wasser ausgewaschen und dann kurz in 40%igen Alkohol gebracht werden, in dem erst die blaue Färbung hervortritt. Ist die gewünschte Stärke noch nicht erzielt, bringt man sie in die Mischung zurück. Andernfalls durch die Alkoholreihe ins Xylol.

Außer diesen Methoden wandte ich noch die Thioninmethode HEINS (1904, S. 551) sowie das von ROEWER angegebene Gemisch (1906, S. 187) mit Bleu de Lyon-Ammoniumpikrat an, ohne jedoch bessere Erfolge zu erzielen. Insbesondere blieb die elektive Färbbarkeit der Subcuticularzellen nach der HEINSchen Methode aus.

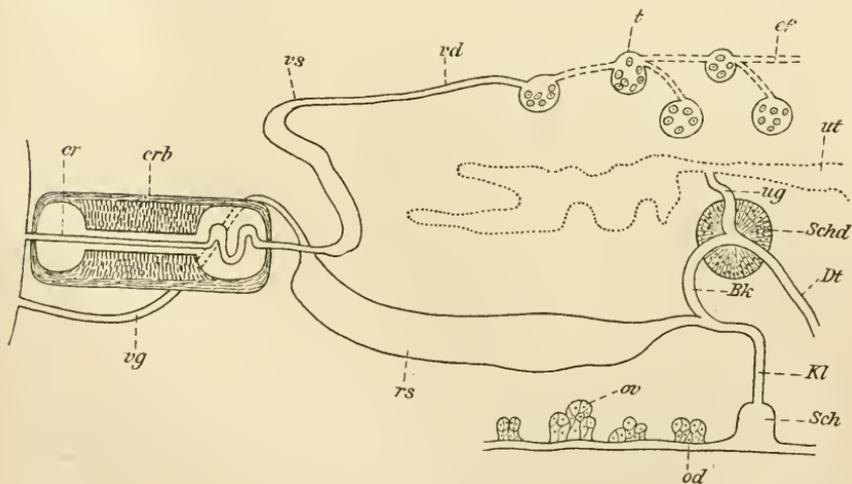
Vorbemerkungen über den Bau des Genitalapparates.

Bevor ich nun zur eigentlichen Darstellung meiner Resultate übergehe, will ich noch einige allgemeine Bemerkungen über das von mir untersuchte Tier vorausschicken. Was den Namen betrifft, so muß

der Bandwurm nunmehr: *Anoplocephala magna* (Abildgaard) heißen. Da SCHEIBEL (1895) in seiner Tafel der Synonymieen BLANCHARD, der die neue Gattung *Anoplocephala* aufgestellt hatte, vergißt, so gebe ich eine neue Tafel der hauptsächlichsten Synonymieen:

1789. *Taenia magna* Abildgaard in O. F. MÜLLER, Zoologica danica seu Animalium Daniae et Norvegiae variorum ac minus notorum descriptiones et historia. p. 50, tab. CX, Fig. 1. (zitiert nach SCHEIBEL, 1895).
1800. *Alyselminthus plicatus* Zeder in Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer von J. A. GOEZE, Leipzig. S. 250.
1819. *Taenia plicata* Rudolphi in Entozoorum synopsis, cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. S. 145.
1891. *Anoplocephala plicata* Zeder in R. BLANCHARD, Mémoires de la société zoologique de France pour l'année 1891. T. IV, p. 448.
1895. *Taenia magna* Abildgaard in SCHEIBEL, Der Bau der *Taenia magna* Abildgaard. Inauguraldissertation Gießen-Frankfurt.

Über die Anatomie finden sich in der letztgenannten Arbeit SCHEIBELS gute Angaben, auf die ich bei der Darstellung meiner Befunde



Textfig. 1.

noch zurückkommen werde. Doch gebe ich zuerst noch eine kurze Skizze des Geschlechtsapparates mit der Angabe meiner Bezeichnungen (Textfig. 1).

a. Der männliche Geschlechtsapparat besteht aus den auf der

dorsalen¹ Seite liegenden Hodenbläschen (*t*), deren Vasa efferentia (*ef*) sich zu einem Vas deferens (*vd*) vereinigen, welches sich in älteren Proglottiden nach einigen Windungen zu einer von sogenannten Prostatadrüsenzellen umgebenen Vesicula seminalis (*vs*) erweitert, um sich dann in den Cirrus (*cr*) fortzusetzen, das bekannte chitinöse zur Begattung dienende Organ, das von einem mächtigen Cirrusbeutel (*crb*) umgeben wird.

Hier ist der Ort, um eine Einrichtung des Cirrus zu besprechen, die bisher, soviel mir bekannt ist, ähnlich nur von der Vagina einiger Bandwürmer beschrieben wurde (vgl. BRAUN, 1894, S. 1427), ich meine einen sogenannten Klappenventilapparat (Taf. VIII, Fig. 4). Er liegt beinahe in der Mitte des Cirrus, etwas mehr der Ausweitung im letzten Abschnitt des Cirrusbeutels zu, und stellt eine Unterbrechungsstelle des Cirrus dar. Das Rohr erscheint wie zerteilt und die Ränder, welche stachelartige Fortsätze an ihrem Ende tragen, nach innen umgeklappt. Dadurch wird die Röhre an dieser Stelle nur von einem dünnen Kanal durchbohrt, der für gewöhnlich verschlossen ist und den Samen zurückhält. Denn wenn die Vesicula seminalis mit Spermatozoen erfüllt ist, können diese nur bis zum Klappenventilapparat vordringen.

Bei der Begattung wird er jedenfalls geöffnet, doch konnte ich den Mechanismus dieses Vorgangs nicht genauer untersuchen.

b. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus Ovar (*ov*), Schalendrüse (*Schd*), Uterus (*ut*), Dotterstock und den nach außen führenden Gängen, Receptaculum seminis (*rs*) und Vagina (*vg*).

Das Ovar ist längs der ventralen Seite der Proglottide ausgebreitet. Die einzelnen Eifollikel sitzen dem Keimleiter (*od*) auf und haben das Aussehen von hängenden Trauben. In der Mitte des Keimleiters befindet sich der auch von andern Cestoden (vgl. BRAUN, 1894 S. 1423) her bekannte Schluckapparat (*Sch*). Von ihm geht ein zum Uterus ziehender Gang aus, den ich ebenso wie SCHEIBEL als einheitlich auffasse und an dem ich drei Abschnitte unterscheide:

1) Den unpaaren Keimleiter (*Kl*) vom Schluckapparat bis zur Einmündung des Receptaculum seminis reichend.

2) Den Befruchtungskanal (*Bkt*), von da bis zur Schalendrüse.

3) Den Uteringang (*ug*) von der Schalendrüse bis zur Mündung in den Uterus.

Die Vagina (*vg*) mündet neben dem Cirrus und beschreibt unter dem Cirrusbeutel eine Krümmung.

Der Dottergang (*Dt*) mündet in die Schalendrüse.

¹ Über dorsal und ventral vgl. LEUCKART 1879, S. 352.

I. Deskriptiver Teil. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Über die Histologie der einzelnen Gänge werde ich im Verlaufe meiner Arbeit einzelne Bemerkungen machen, ich gehe daher jetzt zum eigentlichen Thema über, wobei der Gang der Darstellung der folgende sein wird: Zuerst betrachte ich die Anlage sämtlicher Organsysteme im Zusammenhange, in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen; erst dann werde ich die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe, zuerst der männlichen, dann der weiblichen, im einzelnen verfolgen.

1. Die erste Anlage.

Den Mutterboden sowohl für die Geschlechtsgänge als auch die Geschlechtsdrüsen der Bandwürmer stellt das mit dem Namen Parenchym bezeichnete Bindegewebe dar, welches das Gerüst des ganzen Körpers des Tieres bildet, in das alle Organe eingebettet sind. Man bemerkt gleich hinter dem Scolex, wo die Bildungsstätte der Proglottiden ist, also die Maschen des Parenchyms eng und die Kerne klein und wenig differenziert sind, eine Ansammlung von lebhaft gefärbten Kernen, die an den Stellen liegen, wo auch später die umfangreichsten Organkomplexe des Geschlechtsapparates sind, nämlich einmal in der Nähe des linken Seitenrandes, dorsal vom Hauptgefäß des excretorischen Apparates, also an der Stelle, wo später Cirrusbeutel und Vagina sich befinden, sodann in der Mitte des ventralen Seitenrandes, der Stätte des Schluckapparates, Dotterstockes und der Schalendrüse (im folgenden kurz durch ventrale Zellenanhäufung bezeichnet). Beide Anhäufungen sind durch einen Längsstreifen von vorerst noch ungeordneten Parenchymzellen, der Anlage des Receptaculum seminis, miteinander verbunden. Auch die Anlage des Vas deferens kann man auf Querschnitten als einen feinen Strang von aneinandergereihten Kernen erkennen, der frei neben dem weiblichen Strang und von ihm getrennt einherläuft. Ich spreche absichtlich immer nur von Kernen und nicht von Zellen, denn in dem Fasergewirr kann man das um die Kerne liegende spärliche Protoplasma kaum erkennen. Nebenbei bemerkt sind diese Verhältnisse nur auf Sagittalschnitten zu beobachten; auf Transversalschnitten sind die Stränge wegen ihrer Kleinheit immer schief getroffen und nicht gut festzustellen.

Diese Kernstränge ordnen sich nun zu typischen Epithelsträngen, die vorerst noch geschlossen sind, an (Fig. 2, Taf. VIII); ungefähr Glied 40 hinter dem Scolex entsteht so vor allem der Strang des Receptaculum seminis, der sich nach dem vorderen Kernhaufen fortsetzt,

um sozusagen das Gerüst der Vagina zu bilden; hier nähert er sich auch dem den Cirrus bildenden Epithelstrang. Man kann diese Verhältnisse nur auf mit MALLORY gefärbten Schnitten feststellen, da hier die Stränge gegen das umgebende Gewebe durch eine feine blaue Linie abgegrenzt werden. Nach hinten setzt sich das Receptaculum seminis mit dem ebenfalls als Epithelstrang entstehenden Keimleiter in Verbindung, der in der vorhin erwähnten ventralen Kernanhäufung entsteht (Fig. 6). Die Anlage des Cirrusapparates ist anfänglich noch von der Oberfläche des Seitenrandes getrennt, rückt aber mit dem Wachsen der Proglottis immer weiter nach vorn und der Oberfläche zu (Fig. 1). Gleichzeitig entsteht auch im Innern geschlossen die Genitalcloake, indem Vas deferens und Vagina in ein von einem einschichtigen Epithel ausgekleidetes Säckchen einmünden (Fig. 3, 1). Während Fig. 3 einen Querschnitt durch dieses Epithelsäckchen zeigt, sieht man auf dem Längsschnitt Fig. 1 Cirrusrohr und Vagina in das Säckchen münden. Dieses rückt während des Wachstums immer mehr dem Rande zu, wobei es histologische Veränderungen erleidet, die wir später verfolgen werden, um schließlich nach außen durchzubrechen. Mit dem ventralen Zellhaufen von Anfang an verbunden, erstreckt sich längs des ventralen Seitenrandes, innerhalb der Markschiebt des Körpers, der transversalen Muskelschicht angelehnt, die gemeinsame Anlage des Oviductes und des Ovariums, als ein von feinsten Fibrillen umgebener Gewebestrang, in dem Kerne sichtbar sind (Fig. 5).

Auf der andern, dorsalen Seite der Proglottis sehen wir ebenfalls Parenchymzellen sich sondern; ihr Plasma vergrößert sich, und nach weiteren Umwandlungen liefern sie die Hodenbläschen. Ob auch sie von vornherein mit ihren Ausführgängen, den Vasa efferentia, verbunden sind, habe ich wegen deren Kleinheit nicht genau feststellen können; doch glaube ich es annehmen zu dürfen.

Vergleichen wir nun mit diesen Angaben das bisher in der Literatur bekannt gewordene, so sehen wir, daß vor allem in zwei verschiedenen Fragen die Meinungen der Autoren differieren:

1) Entstehen Vagina und Vas deferens als gemeinsamer Strang, der sich erst später in die beiden Gänge sondert, oder sind sie von Anfang an als gesonderte Stränge angelegt?

2) Entstehen die Ausführgänge der Geschlechtsdrüsen mit diesen gleichzeitig und im Zusammenhang mit ihnen oder setzen sie sich erst sekundär mit ihnen in Verbindung?

SOMMER, der, von einigen Angaben FEUEREISENS (1868, S. 181) in

seiner Arbeit über *Taenia setigera* (Froehlich) abgesehen, als erster eine zusammenhängende Darstellung unsrer Frage gibt (1874, S. 514), fand bei *Taenia mediocanellata* Kchm. an jungen Proglottiden (etwa Glied 140 hinter dem Kopfe) einen in der Nähe des Seitenrandes beginnenden, aus vielen Kernen zusammengesetzten transversalen Parenchymstreifen, der die gemeinsame Anlage für Vagina und Vas deferens, ferner an seinem, dem hinteren Gliedrande genäherten Endstücke auch für Samenblase, Mittelstück des Eierstockes, Eileiter, Schalendrüse und Dottergang bildet. Dieser Streifen rückt im Verlaufe der Entwicklung über das excretorische Seitengefäß hinaus nach dem Gliedrande vor, wobei er sich in einen das Vas deferens liefernden Streifen und den Scheidenstreif sondert. An dem nach der Mitte der Proglottide zugewandten Ende dieses letzteren entsteht (ungefähr Glied 287) ein vertikal verlaufender Parenchymstreif, die Anlage des Uterus, ferner die Anlage der weiblichen Drüsen. Über die Entstehung der Hoden finden wir keine Angaben.

LEUCKART (1879, S. 564), in der zweiten Auflage seines Parasitenwerkes, ergänzt diese Angaben SOMMERS an demselben Wurme *Taenia saginata* Goeze (= *Taenia mediocanellata* Kchm.). Auch er betont die gemeinsame Anlage des Samenganges und der Scheide, die erst später durch den Schwund der sie verbindenden Zwischensubstanz sich voneinander trennen. Anfangs fehlen noch die Öffnungen der Geschlechtsgänge nach außen, obwohl schon die inneren Höhlungen vorhanden sind; die Geschlechtscloake bildet sich vielmehr erst später aus. Gemeinsam mit den Gängen verbunden, legt sich am hinteren Ende der Uterus an, und der Samengang trennt sich erst spät von diesem ab; dagegen legen sich die Geschlechtsdrüsen, selbst Hoden, Keim- und Dotterstock, getrennt im Parenchym an und setzen sich erst später mit den Ausführungsgängen in Verbindung.

Ähnlich verläuft auch die Entwicklung bei *Bothriocephalus latus* Bremser (LEUCKART, 1879, S. 897). Auch hier entsteht in jungen Gliedern »ein Häufchen kleiner Kernzellen«, das sich vom Parenchym nur wenig abgrenzt und die Form eines Längsstreifens annimmt; gleichzeitig legen sich, wie LEUCKART, seine früheren Beobachtungen modifizierend, bemerkt, auch die keimbereitenden Genitalien an; und zwar nehmen sicher Ovar und Dotterstock aus den Zellen der ersten Anlage ihren Ursprung, wahrscheinlich aber auch die Hodenbläschen. Letzteres will LEUCKART daraus schließen, daß die größeren Stämme der *Vasa efferentia* durch Ausstrahlungen des Samenleiters ihren Ursprung nehmen. Später sondert sich auch hier der einheitliche Parenchym-

streif in die Anlagen der einzelnen Gänge, wobei das vordere Ende des späteren Vas deferens anschwillt und den Cirrusbeutel liefert.

Nach SCHMIDT (1888) differenzieren sich bei *Bothriocephalus latus* aus der primären Anlage drei übereinander liegende parallele Stränge, von denen der ventral gelegene, zuerst sichtbar werdende zur Vagina, der dorsale zum Vas deferens und der mittlere zum Uterus wird. Anfangs sind die Anlagen noch nicht getrennt, sondern fließen an vielen Stellen zusammen, und sondern sich erst später voneinander. Zum Unterschiede von LEUCKARTS Angaben sollen Hoden, Ovarien und Dotterstöcke ganz unabhängig von der primären Genitalanlage auftreten. Sie entwickeln sich zwar auch aus »der Körpergrundsubstanz der jungen Proglottiden, diesem Gewebe von embryonalem Charakter«, doch entstehen sie ganz selbständig und unabhängig von den Ausführgängen. Allerdings ist dies nur für den Hoden und den Dotterstock sichergestellt, während es für das Ovar wegen seiner Lage in der unmittelbaren Nähe des Endes der Genitalanlage schwerer fällt, die Verhältnisse klarzustellen. Doch da die ersten Ovarialbläschen nicht als Knospen der Genitalanlage, sondern zerstreut im Parenchym entstehen, so glaubt F. SCHMIDT seine Behauptung sichergestellt zu haben; Hoden, Ovarien und Dotterstöcke treten durchaus unabhängig von der primären Genitalanlage auf.

Ähnlich verläuft nach demselben Autor die Genitalienentwicklung bei *Triaenophorus nodulosus* Rud., bei dem wir auch eine gemeinsame Anlage von Cirrus und Vagina finden, die dann in die beiden Stränge zerfällt. Ein Teil des Ovars entsteht dabei durch Sprossung aus der ursprünglichen Anlage, während ein anderer Teil einer Umwandlung der benachbarten Parenchymzellen seinen Ursprung verdankt, indem diese sich erst sekundär der primären Anlage anschließen. Ebenso entstehen Hoden und Dotterstock getrennt im Parenchym.

Der erste, der eine mit meinen Befunden besser übereinstimmende Darstellung gab, war MONIEZ 1888, der bei *Leuckartia* in der Mitte der jungen Glieder eine Anhäufung von jungen Zellen fand (die Anlage der weiblichen Drüsen), von der zwei von Anfang an getrennte Zellstreifen nach dem einen Rande zu herauswachsen, die Anlagen der Vagina und des Samenleiters. Beide setzen sich erst später mit der Außenwelt in Verbindung; der Samenleiter trennt sich dabei von dem mittleren Zellenhaufen ab, »pour«, wie sich MONIEZ ausdrückt, »se terminer d'une façon vague dans les tissus«.

Wie man sieht, stimmen meine eigenen Befunde mit diesen Angaben überein, nur daß bei *Anoplocephala magna* (Abildgaard) der Samenleiter

von Anfang an nicht mit den weiblichen Organen in irgendwelcher Berührung steht.

Doeh stellen die folgenden Autoren wieder die als einheitlicher Strang entstehende Anlage des Vas deferens und der Vagina (bzw. des Receptaculum seminis, der Verlängerung der Vagina) fest, so MEYNER (1895) bei der von ihm neu beschriebenen *Taenia mucronata*, ferner JACOBI (1897) bei *Diploposthe laevis*.

Aus den angeführten Feststellungen ergibt sich, daß vielleicht der Modus der Anlage der Ausführgänge bei verschiedenen Arten tatsächlich verschieden sich verhält; doch ist bis jetzt die ganze Frage nur von nebensächlicher Bedeutung, da phylogenetische Schlüsse über die Herkunft der Gonoducte der Platen noch nicht gezogen wurden. Die GEGENBAURSCHE Hypothese (1901), sie von Excretionsgefäßen abzuleiten, wurde erst kürzlich von A. LUTHER (1906) widerlegt.

Um meine Beantwortung der ersten Frage also noch einmal zu wiederholen, so glaube ich, daß entweder tatsächlich in der Entwicklung der Gonoducte Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten vorkommen, indem Vas deferens und Vagina bald vereinigt, bald von Anfang an getrennt entstehen; oder aber die Autoren haben die Verhältnisse auf nicht genügend dünnen oder unrichtig orientierten Schnitten — nur Sagittalschnitte führen zum Ziel — untersucht. Bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) entstehen jedenfalls beide Kanäle von Anfang an getrennt.

Auch der zweiten, oben auseinandergesetzten Frage — werden die Geschlechtsdrüsen, Hoden und Ovar, von vornherein mit ihren Ausführgängen verbunden angelegt, oder treten sie erst sekundär miteinander in Zusammenhang? — kommt wohl keine große Bedeutung zu. Die älteren Autoren stritten sich rein um die Tatsache als solche, und erst GEGENBAUR (1901, II., S. 478) stellte die Theorie auf, daß in der getrennten Anlage ein Anschluß an die Cölenteraten zu sehen sei.

Jedenfalls habe ich für *Anoplocephala magna* (Abdgd.) vorhin schon betont, daß es mir für die Hoden nicht mit Sicherheit gelungen ist, die Frage zu entscheiden. Die Ovartrauben dagegen entstehen als Sprossen des Oviductes.

2. Bildung der Genitalcloake.

Die Frage nach der Bildung der Genitalcloake ist mit der nach dem morphologischen Werte des Cirrus verbunden. Während die meisten Autoren diesen nur für das veränderte Ende des Vas deferens hielten, stellte KAHANE (1880, S. 222) eine andre Hypothese auf; er

glaubte, daß der Cirrus als eine Einstülpung der Cuticula entstehe, von deren Grunde aus wieder ein Rohr, der Cirrus, nach außen wachse, während er sich nach innen mit dem Vas deferens in Verbindung setze. Der periphere Teil der Einstülpung aber solle die Innenwand des Cirrusbeutels auskleiden. Dadurch wäre also der Cirrus nicht als eine Verlängerung des Samenleiters, sondern als ein selbständiges Organ aufzufassen.

Allein diese Darstellung der Entwicklung fand von keinem Beobachter eine Bestätigung. BRAUN weist sie (1894, S. 1927) zurück, und auch seither ist in der Literatur die Bildung der Geschlechtscloake immer anders beschrieben worden.

Nach KRAEMER (1892) weitet sich bei *Cyathocephalus truncatus* (Pallas) Kessler das Ende der Vas deferens zu einem Lumen aus, während von der Körperoberfläche her die Cuticula eine Einsenkung bildet und sich mit diesem Lumen verbindet.

Ähnlich entsteht auch nach MEYNER (1895) bei *Taenia mucronata* Meyn. von der Körperoberfläche her eine Vertiefung, die sich mit den Lumina der Vagina und des Vas deferens in Verbindung setzt und die Geschlechtscloake liefert (ebenso WOLFFHÜGEL, 1900). Dem bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) vorkommenden Modus nähert sich dagegen mehr die von JACOBI (1897) beschriebene Bildungsweise bei *Diploposthe laevis*. Hier entsteht von innen her ein sogenanntes »Genitalrohr«, eine Anhäufung parenchymatöser Zellen, das sich den Weg nach der Oberfläche bahnt zur Bildung der Geschlechtscloake.

Dementsprechend verläuft auch der Vorgang bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.). Hier münden, wie schon oben erwähnt, Cirrus und Vagina bereits im Innern des Bandwurmkörpers in eine von einem einschichtigen Epithel ausgekleidete Blase (Fig. 1), und vor dieser, dem Seitenrande zu, bildet sich ein Strang von dicht aneinander gelagerten Parenchymzellen (das »Genitalrohr« JACOBI'S, ein Name, den ich jedoch nicht annehme, da ja keine Höhlung vorhanden ist). Dieser Strang ist nach der Stelle zu gerichtet, wo später die beiden Geschlechtsgänge ausmünden werden, nämlich da, wo die betreffende Proglottide an die vorhergehende, dem Kopfe näherliegende, anstößt.

Die ursprünglich von einem einfachen Plattenepithel ausgekleidete Blase geht nun weitere Veränderungen ein, indem das Epithel durch eine ähnlich der Körpercuticula ausgebildete, mit feinen Härchen besetzte Cuticula ersetzt wird. Genau habe ich diesen Prozeß an meinen Präparaten leider wegen der Kleinheit der Elemente nicht verfolgen können; er wird wohl ebenso verlaufen wie bei der Vagina (siehe unten), indem die Epithelzellen degenerieren und die um das Säckchen

liegenden Parenchymzellen die Cuticula, vielleicht auch die angrenzende Basalmembran abscheiden. So ist im Innern des Wurmkörpers schon die ganze Geschlechtscloake im fertigen Zustande entstanden, und die einzigen Veränderungen, die sie noch einzugehen hat, bestehen darin, daß sie in der Richtung des Parenchymstreifens der Oberfläche zuwächst und sich öffnet. Ihr entgegen findet auch eine ganz geringe Einsenkung der Körpercuticula statt, und indem beide Cuticulae sich miteinander in Verbindung setzen, entsteht die Mündung der Gänge; diese haben inzwischen ebenfalls sich fertig ausgebildet, ein Prozeß, den wir nunmehr verfolgen wollen.

3. Die weitere Differenzierung.

a. Die Entwicklung von Cirrus und Vagina.

Die Entwicklung dieser beiden Gänge hat so viel des Gemeinsamen, daß wir sie zusammen behandeln wollen.

Wie schon oben erwähnt, legen sich in den hinter dem Scolex sich bildenden Proglottiden die zur Bildung der beiden Gänge bestimmten Parenchymzellen zu je einem echten Epithelstrang (Fig. 9, 2, 7) zusammen, während andre Zellen senkrecht zu ihm angeordnet erscheinen. In diesem Epithelstrang bildet sich nun, von vorn nach hinten zu fortschreitend, ein Lumen aus, indem die Zellen auseinander weichen und so »Epithelröhren« bilden; ein Stadium, auf dem sie aber nicht lange verweilen. Denn bald sehen wir, wie einige Zellen kleiner werden, wie die Kerne sich dunkler färben und zugrunde gehen; dabei sinken sie nach dem Parenchym zu ein, bis sie auf die sogenannte Basalmembran zu liegen kommen, die auf den Präparaten als eine (mit Anilin) lebhaft blau gefärbte Linie hervortritt (Fig. 11, 12, 13). Während hier nun die Kerne degenerieren und ihre Substanz vom Plasma wohl resorbiert wird, beginnt der Prozeß der Cuticulabildung, indem die umgebenden Parenchymzellen, die durch Ausläufer mit dem Strang in Verbindung stehen, die Cuticula abscheiden, wie es auch für die Trematoden von ROEWER beschrieben wurde; gleichzeitig bilden sie auch die feinen Stacheln, die im Lumen der Gänge liegen und hier wohl einen Reizapparat darstellen. Auf diesen Vorgang der Bildung der Cuticula gehe ich im theoretischen Teile näher ein. Unter den umgebenden Parenchymzellen sind auch die Myoblasten der Ringmuskeln zu suchen, die ebenfalls auf den Präparaten als feine, die Basalmembran umgebende Fasern hervortreten. Cuticulabildner und Myoblasten sind morphologisch nicht unterschieden, und so dachte ich zuerst an Epithelmuskeln, die auch die Cuticula abscheiden, wie sie ähnlich erst vor kurzem

von M. RAUTHER (1906) bei *Mermis* beschrieben worden sind. Auch hier soll ein und dieselbe Zelle sowohl die contractile Fibrille als auch die Cuticula der Spiculascheide abscheiden. Auch bei *Acaris* scheiden nach den Untersuchungen von LOOS die Epithelzellen am Oesophagus sowohl Cuticula als Muskelfaser ab; somit wäre es nichts prinzipiell Neues, wenn wir auch für Cestoden den gleichen Vorgang annehmen wollten, daß die Parenchymzelle vielleicht mit einem Teil ihrer Ausläufer die Cuticula, mit einem andern Muskelfibrillen bilden würde. Doch können wir zum Vergleich die Körperoberfläche heranziehen, an der bekanntlich auch eine Cuticula nebst Ringmuskeln liegt; hier wird wohl, wie wir annehmen dürfen, der Bildungsmodus derselbe sein. Hier haben bekanntlich BLOCHMANN (1896) und ZERNECKE (1896) bei *Ligula* die sogenannten SOMMER-LANDOISSchen Zellen als die Myoblasten der Ringmuskeln beschrieben, während die Cuticula von den Epithelzellen abgeschieden werden solle. Jedoch wurden diese Verhältnisse immer nur von der BLOCHMANNschen Schule beschrieben, andre Autoren, wie COHN (bei *Amphilina* — kontra HEIN) erwähnen sie nicht. Auch BLOCHMANNs Bilder selbst sind nicht sehr überzeugend, wenigstens in bezug auf die SOMMER-LANDOISSchen Zellen. In seinem Vortrag gibt er sie nur auf dem schematischen Schnitt (Fig. 1), nicht der nach dem Präparat gezeichneten Fig. 2. Man vergleiche auf Fig. 1 das Aussehen der SOMMER-LANDOISSchen Zelle mit einer Parenchymzelle, etwa der, die die Fasern nach der Cuticula sendet! Abgesehen von der verschiedenen Farbe, die doch nur im Schema hervortritt, wird man kaum einen Unterschied bemerken; und wie schwer ist es im allgemeinen Fasergerüst zu entscheiden, ob eine Zelle ihre Ausläufer nach dem Muskel oder der Cuticula sendet. Auch ZERNECKES Bilder sind nicht klar, da er die GOLGISCHE Methode angewandt hat, welche die feinsten Fibrillen gar nicht färbt; z. B. vergleiche man die SOMMER-LANDOISSche Zelle in Abb. 6 mit den Parenchymzellen Abb. 16 und den Ganglienzellen Abb. 36 (die BLOCHMANN in seinem Vortrag dann als Parenchymzellen auffaßt). Alle diese Zellen sehen sich sehr ähnlich; daher glaube ich an der Existenz der SOMMER-LANDOISSchen Zellen zweifeln zu dürfen. Bei *Anoplocephala magna* (Abdg.) habe ich jedenfalls nichts finden können, und ich muß es also unentschieden lassen, ob die Cuticula und die Ringmuskeln von den Ausläufern ein und derselben Zelle oder von verschiedenen Zellen, die wir nur noch nicht morphologisch trennen können, abgeschieden werden.

Vergleichen wir nun das bisher Festgestellte mit dem in der Literatur Bekannten.

Daß in den embryonalen Gängen der Cestoden ein typisches Epithel vorhanden sei, wurde schon von mehreren Beobachtern festgestellt, so von MONIEZ bei *Leuckartia* (1881), F. SCHMIDT (1888) bei *Bothrioccephalus latus*, KRAEMER bei *Cyathocephalus truncatus* (1892), ferner von SABUSSOW (1898) und MINKERT (1906) bei *Triaenophorus nodulosus*. Rud. Alle diese Beobachter sind sich zwar darüber einig, daß im ausgebildeten Zustande diese Epithelzellen den Organen fehlen, aber was mit ihnen geschehen ist, darüber sind sie im unklaren.

MONIEZ sagt (S. 66): Le rudiment du vagin et celui du spermiducte se creusent d'un canal rempli de granulations diverses, dues sans doute à la destruction des cellules centrales; obwohl diese richtige Darstellung durch die Arbeit F. SCHMIDTS bestätigt wurde, verwirft sie BRAUN (1894, S. 1604) ganz mit Unrecht. SABUSSOW und MINKERT stellen die Hypothese auf, daß die Epithelzellen ins Innere des Körperparenchyms einsanken und von hier aus dann die Cuticula abschieden, wie es ähnlich von ZANDER (1897) für den Pharynx der Tricladiden festgestellt und von BLOCHMANN dann für die ganze Körperoberfläche der Cestoden behauptet worden war, obwohl bei diesen niemand den Vorgang wirklich gesehen hatte. So ist auch bei *Anoplocephala magna* (Abdg.) nichts von einem Einsinken zu sehen, vielmehr unterliegen die Epithelzellen der Degeneration. Zu erwähnen wäre hier noch die FUHRMANNsche Ansicht, die aber auch durch die Beobachtung widerlegt wird, daß ein Teil der Epithelzellen die Cuticula abscheiden, während ein anderer die Haken bilde.

Es wäre zum Schlusse noch die Frage aufzuwerfen, warum das Epithel, wenn es, ohne irgendwelche Funktion verrichtet zu haben, degeneriert, überhaupt noch gebildet wird? Die Beantwortung dieser Frage möchte ich jedoch auf den theoretischen Teil verschieben, und gehe nun zur Entwicklung der übrigen Organe über.

b. Die Entwicklung der übrigen Geschlechtsorgane.

aa. Der männlichen.

a. Cirrusbeutel.

Der Cirrusbeutel besteht im ausgebildeten Zustand aus dem muskulösen Apparat, der aus den sogenannten Muskelplatten (JACOBI, 1897) besteht und von einer Schicht blasiger (SCHEIBEL, 1895) oder flaschenförmiger (JACOBI) Zellen umgeben ist, deren Ausläufer nach den Muskeln zu und durch die oberflächlich gelegenen zu den inneren vordringen (Fig. 19). Über die Natur dieser Zellen können keine Zweifel bestehen, es sind die Myoblasten der Cirrusmuskeln, sowohl der äußeren

longitudinalen, als auch der inneren circulären. Sie differenzieren sich aus gewöhnlichen Parenchymzellen heraus, wie man auf Fig. 7 sieht, wo sie in großer Menge um die ersten Fibrillen angeordnet sind. Mit dem Wachsen der Muskelschicht wachsen auch die Zellen, ihre Ausläufer anastomosieren, und ihre Kerne werden größer, bis sie das in Fig. 19 dargestellte Aussehen erhalten. Man hat sie auch als Prostatadrüsenzellen deuten wollen (SCHEIBEL 1895, FUHRMANN 1895), jedoch senden sie gar keinen Ausführungsgang nach dem Cirrus zu, so daß man keinen Grund hat, ihnen eine secretorische Funktion zuzuschreiben.

Man bemerkt übrigens auf Schnitten (Fig. 7, 1) auch Kerne, die den Cirrusmuskeln von innen direkt anliegen und in spärlicher Anzahl sich hier verteilen. Diese Zellen bilden die die Höhle auskleidende Membran, die jedoch sehr dünn ist und, da sie sich nicht different färbt, schwer bemerkt wird, so daß ich anfangs überhaupt an ihrer Existenz zweifelte.

Das Innere der Höhlung ist von faserigem contractilen Parenchymgewebe erfüllt, über das nichts weiter zu bemerken ist.

β. Die Entwicklung des Vas deferens und der Vesicula seminalis.

Über den Bau des ausgebildeten Vas deferens sind die Ansichten der Autoren verschieden; die einen lassen es von einer epithelialen Zellschicht ausgekleidet sein (ROBOZ, 1882, S. 283, SCHMIDT, 1888), die einer strukturlosen Membran aufsitzt (Basalmembran), während es nach der Beschreibung der andern von einer strukturlosen Membran ohne Kerne bedeckt ist.

Dementsprechend ist auch die Darstellung seiner Entwicklung verschieden, nach SCHMIDT (1888) entsteht zuerst ein solider Epithelstrang, der von senkrecht zu ihm gestellten Zellen im Parenchym umgeben ist; die Epithelzellen weichen auseinander und bilden ein Lumen, während die umgebenden Parenchymzellen Muskelfasern abscheiden sollen, wobei sie, wenigstens teilweise zugrunde gehen.

Nach LÖNNBERG sollen jedoch die Epithelzellen miteinander verschmelzen und so einer homogenen Membran den Ursprung geben (zitiert nach BRAUN, 1894, S. 1407).

BRAUN selbst stellt, durch die BLOCHMANN'Schen Untersuchungen veranlaßt, die Ansicht auf, daß das Epithel in die Tiefe sänke und hier zu den das Vas deferens umgebenden Prostatadrüsenzellen würde, eine Ansicht, die sich auch hier nicht bestätigt.

Vielmehr ist (vgl. Fig. 21) das solide Epithelrohr gleich von Anfang

an von sich dunkler färbenden, mit ihren Fasern nach ihm konvergierenden Zellen umgeben. Während nun die inneren Epithelzellen sich abflachen, zusammenklumpen und am ausgebildeten Organe nur noch hier und da als kleine Kerne, die der Abschlußmembran dicht anliegen (Fig. 16), sichtbar sind, werden umgekehrt die umgebenden Parenchymzellen größer, bilden unter sich anastomosierende Ausläufer, die nach dem Lumen des Organs gerichtet sind und in es die Secrettröpfchen abcheiden, die als stark lichtbrechende, mit Safranin und Orange sich lebhaft tingierende Massen häufig in ihm angetroffen werden. Von den von SCHMIDT (1888) erwähnten Muskeln habe ich jedoch nichts finden können, seine Myoblasten sind jedenfalls auch Prostatadrüsenzellen gewesen.

Von einem Einsinken von Zellen kann auch hier keine Rede sein.

γ. Die Hodenkanälchen.

Die Entwicklung der Hodenkanälchen ist sehr schwierig zu verfolgen, und zwar wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit, die es bewirkt, daß man nur auf dünnen Sagittalschnitten einigermaßen eine Anschauung von ihnen bekommt. Sie entstehen, wie man da sieht (Fig. 24), aus einzelnen Zellen, die eine dünne, faserige Membran zwischen sich ausscheiden. Ob sie aber gleich von Anfang mit den Hodenbläschen in irgendwelcher Verbindung stehen, oder ob sie erst sekundär mit ihnen zusammentreten, habe ich nicht feststellen können, wegen der Kleinheit der Elemente; im ausgebildeten Zustande hat ein Kanälchen ja nur einen Durchmesser von $10\ \mu$. Daher sind sie auf sehr dünnen Schnitten im embryonalen Zustande schwer zu erkennen.

Die Entwicklung der Hoden in ihren Details habe ich nicht weiter verfolgt.

bb. Die Entwicklung der weiblichen Organe.

Analog den männlichen Gonoducten entwickeln sich auch die Ausführgänge der weiblichen Geschlechtsprodukte alle, mit Ausnahme nur des Uterus, aus soliden Epithelsträngen.

α. Receptaculum seminis.

Das an die Vagina anschließende Receptaculum seminis ist anfänglich ein den Fasern des Parenchyms eingebettetes Epithelrohr, zu dem die Zellen des Parenchyms jedoch in keinerlei besondere Lagebeziehungen treten. Es läuft unter dem Cirrusbeutel durch zuerst nach der männlichen (dorsalen Seite), um sich dann nach der Mitte der gegenüber-

liegenden Seite zu wenden und in den Keimgang einzumünden (Fig. 6). Mit dem Wachstum des Organs verwischen sich die Zellgrenzen, das Protoplasma nimmt eine schaumige Beschaffenheit an (Fig. 23), die Zellen weichen auseinander und scheiden eine dünne Membran zwischen sich aus. Bei der Füllung des Organs mit Samenfäden dehnt sich diese Membran so sehr, daß die Kerne weit auseinander zu liegen kommen und fast verschwinden (Fig. 22).

β. Keimleiter — Uteringang.

Dem analog entwickeln sich Keimleiter, Befruchtungskanal und Uteringang; auch sie bilden einen von dicht gedrängten Parenchymzellen — den Myoblasten der Ringmuskulatur — umgebenen Epithelstrang, der in seinem Verlaufe den späteren Kanälen entspricht (Fig. 6). Sowohl im Keimleiter als auch im Befruchtungskanal bilden die inneren Epithelzellen nun, ebenso wie auch die letzten Zellen des Receptaculum seminis, an der Oberfläche dünne lange »Cilien« aus, wie sie auch bei andern Cestoden, z. B. bei *Solenophorus* (ROBOZ, 1882) sowie besonders bei Trematoden (Loos, 1894, S. 201) gefunden und hier auch im lebenden Zustande beobachtet wurden. Auch SCHEIBEL (1895) scheint sie gesehen zu haben, denn er erwähnt im letzten Abschnitt des Oviducts »leistenartige Verdickungen«. Der Verlauf dieser Cilien ist nach dem Receptaculum seminis zu gerichtet (Fig. 20), und ihre Bedeutung liegt wohl darin, daß sie die Samenfäden nur bis zur Einmündungsstelle des Receptaculum seminis in den Keimleiter vordringen lassen, wo sie das ihnen durch die Ringmuskeln entgegengeschobene Ei befruchten. Die dabei nicht verwandten Spermatozoen werden dann durch die ihnen entgegenschlagenden Wimpern verhindert, weiter in den Schluckapparat oder die Schalendrüse vorzudringen, vielmehr wieder ins Receptaculum zurückgedrängt. In lebendem Zustande wurden sie von Loos bei Trematoden beobachtet (1894).

Aus dieser Darstellung geht hervor, daß ich in der Ausdrucksweise SOMMER (1874) und SCHEIBEL (kontra LEUCKART) folge, indem ich den Keimleiter und den Befruchtungskanal als einheitlichen Gang betrachte, in den das Receptaculum seminis einmündet (vgl. BRAUN, 1894, S. 1431). Bewogen werde ich dazu durch das verschiedene Aussehen der Epithelzellen, die am Ende des Receptaculums noch dasselbe schaumige Protoplasma wie dessen Wandzellen besitzen, während sie sich allerdings in der Ausbildung von Flimmerhaaren von diesen unterscheiden (vgl. Fig. 20).

γ. Oviduct und Ovar.

Von den bisher betrachteten Kanälen weicht in seiner Entwicklungsweise jedoch der Oviduct ab. Anstatt des echten Epithelrohres, das in seiner regelmäßigen Lagerung so sehr von den übrigen Geweben des Bandwurmes sich unterschied, bemerken wir hier nur, wie einige Parenchymzellen, die durch ihre genäherte Lage enger verbunden zu sein scheinen, um sich herum eine ganz dünne Membran abscheiden, die sie vom übrigen Parenchym sondert (Fig. 5). Dadurch entsteht ein längs der ventralen Seite der Proglottis sich erstreckendes Rohr, ein Vorgang, der ungefähr in der 30. Proglottide hinter dem Kopfe beendet ist.

Bei der weiteren Entwicklung nähert sich ein Teil dieser im Innern liegenden Zellen dem nach der Rindenschicht zu gelegenen Rande; die einzelnen Zellen sammeln mehr Plasma um sich, ihr Kern wird größer, sie schließen sich dichter zusammen, und bilden, indem sie traubenartig hervorsprossen, die Follikel des Ovars (Fig. 17).

Somit steht das Ovar von Anfang an in enger genetischer Beziehung zum Oviducte, ja der Oviduct ist eigentlich nur ein Teil des Ovars selbst, der von dessen erster Anlage sich gesondert erhält, um die Eier wegzuführen. Mit dieser auf *Anoplocephala magna* (Abdgd.) sich beziehenden Darstellung hat die Beschreibung eine große Ähnlichkeit, welche ROBOZ (1882, S. 281) von *Solenophorus* gibt, wonach hier die Eier aus einem einer Membran der Eiröhre aufliegenden Epithel entstehen; doch kann man bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) nicht mehr von einem echten Epithel in diesem Falle reden.

δ. Dotterstock und Dottergang.

Gehen wir nun zur Entwicklung des Dotterstockes über. Er liegt in der Mitte der ventralen Seite, zwischen den beiden Hälften des Ovars, dem Schluckapparat benachbart, und sendet seinen Ausführungsgang der Schalendrüse zu. Als erste Anlage bemerkt man auf Sagittalschnitten unterhalb des Schluckapparates eine Anhäufung von Parenchymzellen, die nach der Anlage der Schalendrüse einen Epithelstrang schicken, die Anlage des Ausführungsganges. Innerhalb und in der Nähe findet man öfters Kalkkörperchen.

Die einzelnen Zellen schließen sich zu kleinen Acini zusammen und beginnen — allerdings erst spät, etwa $2\frac{1}{2}$ cm hinter dem Kopfe — mit der Ausbildung des Dottermaterials, das mit Anilinblau und Safranin sich intensiv tingiert. Übrigens muß ich bemerken, daß die

paarige Anlage, die BRAUN (1894, S. 1432) fordert, hier nicht stattfindet.

Der Ausführgang, der ursprünglich ein Epithelstrang gewesen war, weitet sich bald aus, die Zellen flachen sich ab und bilden die Wand einer Ampulle (vgl. Fig. 15), wie sie auch bei andern Bandwürmern, z. B. von *Bothriocephalus latus* durch SOMMER und LANDOIS (1872) bekannt ist. Diese dehnt sich mit dem weiteren Wachstum so sehr aus, daß die einzelnen ihrer Wand anliegenden Kerne fast verschwinden (Fig. 18). Dabei tritt die Ampulle in solche Nähe zur Schalendrüse, daß der eigentliche Gang nur ganz klein ist.

ε. Schalendrüse.

Über die Entwicklung der Schalendrüse selbst ist nichts zu bemerken; die sie bildenden Zellen liegen in embryonalen Stadien um den Befruchtungskanal herum und differenzieren sich, ähnlich den die Vesicula seminalis umgebenden Prostatadrüsenzellen zu langen, mit feinen Ausläufern in den Gang mündenden Zellen, deren Kerne im distalen Teile (vom Befruchtungskanal an gerechnet) liegen.

ζ. Uterus.

Mehr Interesse beansprucht dagegen die Entwicklung des Uterus. Dieser entsteht etwas später als die andern Gonoducte, indem seine Ausbildung, entsprechend seiner Funktion, erst vollendet ist, wenn die ersten Eier in ihn übertreten. Als erste Anlage bemerkt man eine Anzahl Parenchymzellen sich in engem Verbande zueinander anordnen; dabei bilden sie jedoch nicht, wie in den andern Organen ein »Epithelrohr«, indem sie gegen das Parenchym nicht abgegrenzt sind (Fig. 10); sie entsprechen in ihrem Aussehen eher den Myoblasten der andern Gänge (z. B. Befruchtungskanal). An ihrer Basis scheiden sie eine feine Membran aus, die sich im weiteren Verlaufe ausweitet, so daß eine Höhlung entsteht (Fig. 10).

Auf Flächenschnitten bemerkt man die Zellen in unregelmäßigen Haufen liegen (Fig. 14). Die ausgeschiedene Membran scheint faserartig differenziert zu sein, wahrscheinlich ist sie auch muskulös. Die Zellhaufen bilden einen breiten, verästelten Strang, der durch den ganzen Körper zieht und entsprechend dem späteren Verlauf Ausbuchtungen überall hin sendet, in denen dann eine Höhlung entsteht. Dabei rücken die oberflächlichen Zellen auseinander, wie wir es nun schon beim Receptaculum seminis und der Ampulle des Dotterstockes gesehen haben, so daß sie in weiterem Abstände voneinander liegen.

Mit dieser Darstellung steht in Widerspruch die Beschreibung von F. SCHMIDT, der bei *Bothriocephalus latus* auch für den Uterus eine innere Epithelschicht (axialer Strang) mit peripher darum gestellten Zellen annimmt. Bei *Anoplocephala magna* (Abdgd.) fehlt dieser axiale Strang, eine Tatsache, die ich in ihrer theoretischen Bedeutung im folgenden Teile näher behandeln werde.

II. Theoretischer Teil.

a. Epithel in Cirrus und Vagina. Cuticulabildung.

Gehen wir nun zur theoretischen Betrachtung der gefundenen Tatsachen über, so ist es vor allem die Entwicklung des Cirrus und der Vagina, die unser Interesse erregt. Wir finden hier im Jugendstadium ein echtes Epithel angelegt, das später durch eine Cuticula ersetzt wird, und es erhebt sich die Frage: Warum wird dieses Epithel überhaupt gebildet? Findet es eine physiologische Verwertung im Körper des Bandwurmes oder degeneriert es nutzlos?

Zur Beantwortung dieser Frage erinnere ich an eine von MONTICELLI (1892) für die die Körperoberfläche der Cestoden bedeckende Cuticula aufgestellte Hypothese; er faßt diese Cuticula nämlich als ein aus einem Syncytium lebender Zellen hervorgegangenes elastisches Gebilde auf, so daß es nahe läge, für die die Geschlechtsgänge auskleidende Cuticula, die ja denselben Bau aufweist, eine ähnliche Entstehung anzunehmen. Trotzdem kann ich dieser Ansicht nicht beipflichten. MONTICELLIS Hypothese entspricht nämlich nicht den Tatsachen; betrachten wir, wie an jungen Proglottiden die Cuticula entsteht, so sehen wir nichts von einer Verschmelzung epithelial angeordneter Zellen, vielmehr können wir hier ganz sicher auf eine Abscheidung von Matrixzellen schließen (Fig. 8). Bei den hervorsprossenden Proglottiden wandern die Zellen aus dem Innern nach der Oberfläche zu hervor, ordnen sich dort epithelartig an und bilden die Cuticula. Auf der einen, nach dem Scolex zu gewandten Seite haben die schon echt epithelial angeordneten Zellen bereits eine dicke, mit Härchen besetzte Cuticula abgeschieden, während auf der andern Seite, wo das Epithel sich erst noch bilden soll, dementsprechend auch die Cuticula noch dünn ist. Auch bei Trematoden hat ROEWER (1906) festgestellt, daß sowohl in den Geschlechtsgängen als auf der Oberfläche zwar ein Epithel angelegt, aber unbenutzt nach außen abgeworfen und an seiner Stelle von darunter liegenden Zellen die Cuticula abgeschieden wird. Daher müssen wir die MONTICELLISCHE Hypothese verwerfen, da die

Cuticula auf der Körperoberfläche der Cestoden ebenso wie bei Trematoden ein Ausscheidungsprodukt von unter ihr liegenden Zellen ist; das gleiche müssen wir auch für die Geschlechtsgänge der Cestoden annehmen.

Das im Innern der Geschlechtsgänge angelegte Epithel degeneriert, ohne eine Funktion zu haben, ebenso wie bei den Trematoden.

Allerdings weicht es von dem bei diesen stattfindenden Modus ab, indem es nicht nach außen abgestoßen wird, sondern bis zur Basalmembran einsinkt und resorbiert wird. Doch ist dieser Unterschied leicht zu verstehen. Die Geschlechtsgänge legen sich ja bei den Cestoden geschlossen an, so daß die Degenerationsprodukte gar nicht nach außen gelangen könnten. Daher werden sie resorbiert, wie es ja auch sonst beim Tierkörper geschieht, z. B. beim Schwanz der Amphibienlarven.

Wenn aber das angesetzte Epithel keine physiologische Funktion hat, und somit nutzlos ist, so können wir seine Entstehung nur im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes als Atavismus deuten. In allen Gonoducten — mit Ausnahme des Uterus, auf den ich gleich zu sprechen komme — wird ein Epithel angelegt, ebenso wie es bei Trematoden (sowohl in den Gonoducten, als auch auf der Körperoberfläche) von ROEWER jüngst festgestellt wurde. Das beweist doch, daß die Ahnen der Cestoden wie der Trematoden ursprünglich auf ihrer Körperoberfläche wie im Innern ihrer Gonoducte ein Epithel besessen haben. Beim Übergang zum Parasitismus mag dieses Epithel durch die Säfte des Wirtes angegriffen worden sein, und an seine Stelle trat die widerstandsfähigere Cuticula, wenigstens an den Stellen, die eben den Verdauungssäften des Wirtes am meisten ausgesetzt waren, nämlich auf der Oberfläche und den dieser benachbarten Gängen. Aber das ursprüngliche Epithel wird durch Vererbung noch angelegt, bei Trematoden, die der Urform noch näher stehen, sowohl auf der Körperoberfläche wie im Innern der Gonoducte, bei Cestoden nur in den Gonoducten.

b. Der Uterus. Homologie mit den Trematoden.

Warum bildet aber der Uterus eine Ausnahme — vom Oviduct sehe ich ab, denn er ist, wie ich zeigte, nur ein Teil des Ovars —, warum, frage ich, wird im Uterus kein Epithel mehr angelegt? Wie mir scheint können wir das, je nach der Auffassung, die wir vom Uterus haben, auf verschiedene Art erklären.

Einmal wir folgen BRAUN (1894, S. 1442) und fassen ihn als ein Organ auf, das der Rückbildung unterliegt. Dann könnten wir das Ausbleiben des Epithels bei Tänien als eine cänogenetische Neuerung

auffassen. Bei den niedriger stehenden Bothriocephaliden würde dann, falls SCHMIDTS (1888) Angabe sich bestätigt, das Epithel noch angelegt.

Anderseits aber könnten wir auch der von Loos (1892, S. 808) aufgestellten Hypothese, daß der Uterus der Tänien dem LAURERSchen Kanal der Trematoden entspreche, in etwas modifizierter Gestalt an der Hand der Entwicklungsgeschichte eine neue Stütze geben. Loos glaubt nämlich, für die Trematoden und Cestoden folgende Homologie des weiblichen Geschlechtsapparates aufstellen zu müssen, die er aus der Lage der einzelnen Organe erschließt:

Trematoden	=	Cestoden
Vagina	=	Vagina,
Uterus	=	Receptaculum seminis,
Schalendrüse	=	Schalendrüse,
LAURERScher Kanal	=	Uterus.

Ich glaube nun, daß der LAURERSche Kanal nicht dem ganzen Uterus, sondern nur dem Uteringang der Tänien gleichzusetzen ist. Denn beide werden epithelial angelegt (s. ROEWER, 1906, S. 199).

Der eigentliche Uterus der Tänien würde dann eine Neubildung darstellen, nicht mehr epithelial vorgebildet werden, sondern als eine Höhlung im Bindegewebe entstehen.

Zwar will ich nicht verschweigen, daß GOTO sich gegen Loos' Hypothese gewandt hat, indem er bestreitet, daß bei Cestoden überhaupt ein Homologon des LAURERSchen Kanales vorkomme; ferner haben LÖNNBERG (1897) und GOLDSCHMIDT (1900) die Cestoden von Turbellarien abzuleiten versucht, indem sie die Verwandtschaft mit Trematoden bestritten.

Aber es genüge, hier auf diese Autoren hingewiesen zu haben.

Zu einer definitiven Entscheidung hierüber können wir heute wohl doch noch nicht gelangen — vielleicht liegt sie auch eher in den Händen des Systematikers als des Anatomen. Und so mögen meine Andeutungen mehr als Anregungen und Hypothesen aufgefaßt werden. Vielleicht würde die Entwicklungsgeschichte eines Bothriocephaliden hier Entscheidungen bringen.

Anhang: Zur Ectodermfrage der Cestoden.

Zum Schlusse meiner Arbeit möchte ich noch eine Frage diskutieren, die schon seit langer Zeit die Wissenschaft beschäftigte und gerade im letzten Jahrzehnt wieder oft behandelt wurde, die sogenannte

Epithelfrage (besser Ectodermfrage) der Plathelminthen. Man versteht darunter die Frage nach der Beschaffenheit und dem morphologischen Wert der den Körper der Trematoden und Cestoden bedeckenden Cuticula und der unter ihr gelegenen Zellschicht, der sogenannten Subcuticula. Die Turbellarien, von denen die parasitischen Plathelminthen abstammen, besitzen an ihrer Körperoberfläche ein ectodermales Flimmerepithel, und es wurde nun untersucht, ob die durch den Parasitismus in ihrem Aufbau und ihren Geweben veränderten Trematoden und Cestoden ein diesem ectodermalem Epithel vergleichbares, homologes Gewebe besitzen oder nicht.

Am einfachsten, sollte man meinen, wäre diese Frage durch das Studium der Ontogenie der betreffenden Tiere zu beantworten gewesen. In der Tat versuchten auch die älteren Autoren diesen Weg einzuschlagen. Abgesehen von VAN BENEDEN und MONIEZ, verdient hier besonders SCHAUINSLAND genannt zu werden. Er verglich die Couche albuminogène der Tänien mit der Hüllmembran, die Couche chitinogène mit dem Flimmerkleid der Trematoden- bzw. Bothriocéphalenlarven. Er sah in diesen Hüllen das Ectoderm der Plattwürmer, und da sie nicht ins fertige Tier mit herübergenommen wurden, sondern im Laufe der Embryonalentwicklung degenerierten, so behauptete er konsequenterweise auch das Fehlen des Ectoderms bei den Trematoden und Cestoden.

Aber die Befunde, wie ihre Deutung blieben von seiten der Embryologen nicht unwidersprochen.

Einmal bestritt es SAINT-RÉMY überhaupt, daß man bei der Furchung der Plathelminthen von Keimblättern im Sinne der übrigen Tiere reden könne. Seiner Ansicht nach ist die ganze Entwicklung der Eier durch den Parasitismus so sehr modifiziert und abgeändert, daß sie nur noch im entwicklungsmechanischen Sinne zu verstehen ist.

Andererseits wurde es aber von einigen Autoren überhaupt bezweifelt, ob diese Eihüllen wirklich vom Embryo aus ihren Ursprung nähmen. Aus seinen Befunden an dem Trematoden *Zoogonus* wollte es GOLDSCHMIDT (1906) ebenso wie vor ihm BRESSLAU, welcher an Turbellarien seine Studien gemacht hatte, schließen, daß die Hüllmembranen auch der Cestoden durch Zusammenschließen einiger Dotterzellen entstanden und also eine nichtembryonale Bildung darstellten. Aber ihre Befunde wurden wieder von SCHUMANN (1905) für Trematoden und von v. JANICKI (1907) für Cestoden bestritten, welche sich im Sinne von SCHAUINSLAND aussprechen, so daß hier Meinung gegen Meinung steht und wir uns noch nicht auf die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte

stützen können. Hier können erst weitere Untersuchungen, besonders der Entwicklungsgeschichte eines Bothriocephalen, Sicherheit bringen.

Daher wenden wir uns nun den Autoren zu, die aus histologischen Gründen die Frage »Ectoderm oder nicht« zu beantworten suchten¹. Die Methode dieser Forscher war die, daß sie zuerst die Entstehung der Cuticula verfolgten. Nahm diese ihrer Meinung nach aus einem Epithel ihren Ursprung, so schlossen sie, daß dieses Epithel ein Ectoderm sei und beantworteten die Frage im bejahenden Sinne; betrachteten sie dagegen die Cuticula als zum Bindegewebe gehörig, so verneinten sie das Vorhandensein des Ectoderms.

Um dies näher auszuführen, werde ich zuerst die Frage der tatsächlichen Entstehung der Cuticula behandeln und dann im zweiten Teile der Frage nach dem morphologischen Werte der Cuticula und der Subcuticula näher treten.

1. Die Entstehung der Cuticula.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Entstehung der Cuticula stehen sich vier Ansichten gegenüber, die an die Namen von SCHNEIDER, MONTICELLI, LOOS und BLOCHMANN geknüpft sind.

Die von SCHNEIDER (1873) zuerst vertretene und dann von LEUCKART (1879, S. 367) gebilligte Ansicht geht dahin, daß in der Cuticula die »strukturlose Grenzschicht der bindegewebigen Grundsubstanz gegeben sei, die sogenannte Basalmembran, wie sie bei andern Plattwürmern, besonders den Planarien, zwischen der Muscularis und dem Hautepithel gefunden wird. Damit leugneten diese Autoren das Vorhandensein eines äußeren Epithels, wie es sonst in der ganzen Tierreihe vorkommt, und so stieß ihre Ansicht auf Widerspruch bei den Autoren.

MONTICELLI (1892, S. 152) nahm dann eine schon früher von E. H. ZIEGLER (1883) u. a. geäußerte Theorie wieder auf, indem er in der Cuticula ein durch Degeneration der Kerne hervorgegangenes lebendes Gewebe syncytialer Natur sieht. Nach seiner Ansicht wurde die Körperoberfläche der Cestoden ursprünglich von einem ectodermalen Epithel bedeckt, in dem aber später die Zellgrenzen verloren gingen, die Kerne degenerierten, so daß eine Art Cuticula entstand, die aber zum Unterschied von einer echten, von Zellen an ihrer Oberfläche ausgeschiedenen Cuticula weich und dehnbar sei und nach MONTICELLIS Ansicht ein

¹ Ich beschränke mich nur auf die wichtigste Literatur, hauptsächlich der Cestoden. Die historische Entwicklung findet man in den Werken von BRONN und den neueren Arbeiten von BLOCHMANN und ROEWER auseinandergesetzt.

lebendes Gewebe darstellt. MONTICELLI hatte sich bei seiner Theorie hauptsächlich auf Befunde von Kernen in der Cuticula gestützt. Nun setzte die Kritik ein; einmal wies BLOCHMANN darauf hin, daß diese sogenannten Kerne in Wirklichkeit nur Endbläschen von Sinneskörpern seien, und daß gar keine Kerne in der Cuticula der Trematoden und Cestoden vorkämen.

Andererseits wiesen BRANDES und LOOS darauf hin, daß in der Wachstumszone der Cestoden die Cuticula neu entstehe und man also erwarten müßte, dort Epithelzellen mit Kernen zu finden, was doch in Wahrheit nicht der Fall sei. So wurde denn auch die Ansicht MONTICELLIS fallen gelassen.

Die dritte Theorie, die A. Loos (1892) aufstellte, suchte die Cuticula als ein Abscheidungsprodukt aufzufassen. Das Körperparenchym solle nämlich einen Stoff bilden, der »äußerlich unsichtbar, an der Oberfläche angelangt, sich in die zähflüssige Cuticularsubstanz verdichtet« (S. 33). Auch diese Theorie konnte sich nicht halten. F. BLOCHMANN wies ganz richtig darauf hin, daß man dann eine der Oberfläche parallele Schichtung der Cuticula erwarten müsse, statt der komplizierten Struktur, die sie so oft in Wirklichkeit zeige; daß ferner die Stacheln der Oberfläche kaum auf diese Art erklärt werden könnten.

Ich komme daher zur letzten Beantwortung unsrer Frage, die zwar schon von LEUCKART in der ersten Auflage seines Parasitenwerkes (1863, S. 166) gegeben, aber von ihm später wieder verlassen wurde und deshalb in Vergessenheit geriet. Erst BRANDES (1892) wandte sich ihr wieder zu, mit besonderem Nachdruck aber wurde sie von F. BLOCHMANN vertreten (1895, 96) und dann neuerdings von E. H. ZIEGLER (1905) und ROEWER (1906) acceptiert. Auch ich halte sie für richtig. Alle diese Autoren sehen in der Cuticula das Abscheidungsprodukt der unter ihr liegenden epithelial angeordneten Subcuticula. BLOCHMANN tat dies aus theoretischen Gründen. Er ging davon aus, daß nach unsern jetzigen Erfahrungen Cuticulae immer von Epithelien ausgeschieden werden, und suchte daher zu beweisen, daß die subcuticulare Zellschicht der Cestoden ein echtes Epithel sei. Dies begründete er — abgesehen von seiner Hypothese des Einsinkens der Zellen — mit dem Vorkommen von Nerven- und Drüsenzellen in dieser Schicht, Zellen, die auch sonst nur in Epithelien sich finden sollen.

Diese Gründe halte ich nicht für beweiskräftig. Warum sollen nicht auch im Bindegewebe Nervenzellen oder Drüsen vorkommen können, und warum sollen nicht auch einmal Bindegewebszellen eine Cuticula abscheiden können? Sehen wir doch z. B. auch, daß die Odontoblasten

aus dem Bindegewebe sich differenzieren und an ihrer Oberfläche das Dentin abscheiden.

Wenn ich mich aber auch mit BLOCHMANNS theoretischer Auseinandersetzung nicht einverstanden erklären kann, so stimme ich doch insofern mit ihm überein, als ich die Cuticula für ein Absonderungsprodukt der unter ihr liegenden subcuticularen Zellschicht halte. Die Gründe dafür habe ich schon im ersten Teile meiner Arbeit (s. S. 285) angeführt, ich brauche sie hier daher nur kurz zu wiederholen. An jungen Proglottiden (s. Fig. 8), an denen die Cuticula neu entsteht, wandern aus dem Innren Parenchymzellen hervor und ordnen sich senkrecht zur Oberfläche an. An der dem Scolex zugewandten Seite geht dieser Prozeß schneller vor sich, hier haben sich die Zellen früher geordnet, und dementsprechend ist auch hier die Cuticula schon viel dicker ausgebildet, als auf der andern Seite, wo die epitheliale Stellung noch vermißt wird. Das läßt wohl auf einen Absonderungsprozeß schließen. Und somit glaube ich, daß wir unsre erste Frage »Wie entsteht die Cuticula?« dahin beantworten können: Sie ist ein Absonderungsprodukt der unter ihr liegenden subcuticularen Zellschicht. Diese stammt aus dem Parenchym, aus dem die Zellen an die Oberfläche gewandert sind und sich epithelartig angeordnet haben.

Damit können wir nun zur Behandlung der zweiten Frage übergehen:

2. Ist die Subcuticula ein Ectoderm oder nicht?

BLOCHMANN nimmt in dieser Frage keine klare Stellung in seinen verschiedenen Arbeiten ein.

In seiner ersten vorläufigen Mitteilung (1895, S. 25) hält er die Subcuticularschicht bestimmt für ectodermaler Herkunft, wie sich aus den Worten ergibt: »Gegen die vergleichend-histologischen Gründe, die mich bestimmen, die Subcuticularschicht als Epithel zu betrachten, können die aus der Embryonalentwicklung hergenommenen Gegenstände nicht ins Gewicht fallen. Denn strikte nachzuweisen, daß das ‚ganze äußere Epithel‘ abgeworfen wird, dürfte schwer fallen. Daß der größte Teil des ectodermalen Epithels verloren geht, kommt auch sonst vor.« Hier also gebraucht BLOCHMANN den Ausdruck »äußeres Epithel« ganz im Sinne wie »ectodermales Epithel«. Trotzdem sagt er aber in seinem ausführlichen Vortrag (1896), nachdem er nachzuweisen versucht hatte, daß den Cestoden ein äußeres Epithel zukomme, folgendes: »Nun glaube ich, daß die hier auseinandergesetzten Ergebnisse der vergleichend-histologischen Untersuchung vollständig genügen, um den beiden Tiergruppen den Besitz eines äußeren Epithels

zu sichern. Es wird für zukünftige entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen die Frage nicht mehr lauten: Erhalten Cestoden und Trematoden ein äußeres Epithel oder nicht? sondern: Ist das Epithel der erwachsenen Tiere im Sinne der Keimblätterlehre ein Ectoderm oder nicht? «

Hier sind also »äußeres Epithel« und Ectoderm verschiedene Begriffe.

Aber »seinem Baue nach entspricht es jedenfalls dem Epithel der übrigen Tiere«. Abgesehen aus der Anwesenheit von Drüsenzellen schließt dies BLOCHMANN besonders aus seiner Entstehung. Er glaubte nämlich, daß auf irgend einem Stadium der Entwicklung auf der Oberfläche des Embryo ein Epithel vorhanden sei, das dann durch die Muskellagen hindurchwandere und nach der Oberfläche die Cuticula abscheide. Aber diese Behauptung des Einsinkens von Zellen wurde von keiner Seite mit einer Beobachtung (bei Cestoden wenigstens) gestützt, und auch die vorliegende Arbeit gibt keine Bestätigung. Was LOOS und BRANDES gegen MONTICELLI sagten, könnte man auch BLOCHMANN gegenüber einwenden: Man müßte in der Wachstumsperiode der Proglottiden echte Epithelien erwarten und den Prozeß des Einsinkens dort verfolgen können.

Daher glaube ich BLOCHMANN'S Ansicht zurückweisen zu dürfen. Die Subcuticularzellen sind kein Epithel, sondern gehen aus dem Parenchym hervor. Daraus ergibt sich die Frage, welchem Keimblatt dieses angehört. ZIEGLER (1905) glaubt es aus dem Ectoderm ableiten zu dürfen, ich meine umgekehrt, daß es dem mittleren Keimblatte zugerechnet werden muß. Denn aus ihm gehen die Muskeln, Geschlechtsorgane hervor, die auch sonst dem Mesoderm entstammen.

Daher komme ich zum Schlusse, daß auch Subcuticula und Cuticula selbst mesodermale Bildungen und dem ectodermalen Epithel der Turbellarien nicht gleichzusetzen sind. Sie stellen eine Neubildung dar, die in Funktion trat, als das ursprüngliche, ectodermale Epithel beim Übergange zum Parasitismus von den Verdauungssäften des Wirtes angegriffen wurde und der Körper des Wurmes eines neuen Schutzes bedurfte.

München, im Februar 1908.

Zusatz bei der Korrektur:

Während des Druckes dieser Arbeit erschien die Abhandlung von R. TH. YOUNG, *The Histogenesis of Cysticercus pisiformis* (Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. XXVI).

In betreff der Abscheidung der Cuticula vertritt der Verfasser die

Ansicht, daß sie sich aus Fibrillen des Parenchyms durch Zwischenlagerung einer Cementsubstanz bilde, wobei die Subcuticularzellen keine besondere Rolle spielen sollen — eine Ansicht, die ich nicht für ganz richtig halte, da mir die bestimmte Lagerung der Subcuticularzellen dagegen zu sprechen scheint (vgl. S. 285 u. 289). In bezug auf die Epithelfrage dagegen nimmt er die gleiche Stellung gegenüber BLOCHMANN ein und erklärt die Anwesenheit eines Ectoderms für äußerst zweifelhaft.

Literaturverzeichnis.

- F. VAN BENEDEN, Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Archives de Biol. Vol. II. 1881. p. 183.
- F. BLOCHMANN, Über freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern. Biolog. Centralblatt. Bd. XV. S. 14. 1895.
- Die Epithelfrage bei Cestoden u. Trematoden. (Vortrag auf der Naturforscherversammlung zu Bonn.) Hamburg, Graefe u. Sillem. 1896.
- Zur Epithelfrage der Cestoden in Zoolog. Anzeiger. Bd. XX. S. 460. 1897.
- F. BRANDES, Zum feineren Bau der Trematoden. In: Diese Zeitschrift. Bd. LIII. 1892.
- M. BRAUN, Cestodes in BRONNS Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. Bd. IV. 1894.
- E. BRESSLAU, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
- L. COHN, Zur Anatomie der Amphilina foliacea (Rud.). In: Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. S. 367. 1904.
- O. FUHRMANN, Beitrag zur Kenntnis der Vogeltänien. Revue Suisse zool. Vol. III. p. 433. 1895. (Zitiert nach JACOBI, 1897.)
- Ein getrenntgeschlechtlicher Cestode. In: Zool. Jahrbücher. Abt. f. Systematik. Bd. XX. 1904.
- C. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. 1901.
- R. GOLDSCHMIDT, Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung der Zoogonus mirus Lss. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. Bd. XXI. 1905.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Echinokokkusköpfchen. In: Zool. Jahrb. f. Anat. XIII. 1900.
- SEITARO GOTO, Der LAURERSche Kanal und die Scheide. Centralbl. für Bakteriologie u. Parasitenkunde. Bd. XIV. S. 797. 1893.
- W. HEIN, Zur Epithelfrage der Trematoden. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXVII. 1904.
- ARN. JACOBI, Diploposthe laevis, eine merkwürdige Vogeltänie. In: Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Morphologie. Bd. X. 1897.
- RICH. JANDER, Die Epithelverhältnisse am Trikladidenpharynx. In: Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Morphologie. Bd. X. 1897.
- C. v. JANICKI, Über die Embryonalentwicklung von Taenia serrata Goeze. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII. 1907.

- Z. KAHANE, Anatomie von *Taenia perfoliata* Goeze, als Beitrag zur Kenntnis der Cestoden. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.
- A. KRAEMER, Beiträge zur Anatomie u. Histologie der Cestoden der Süßwasserfische. Diese Zeitschr. Bd. LIII. 1892.
- RUD. LEUCKART, Die Parasiten des Menschen. 1. Aufl. 1863. 2. Aufl. 1879—86.
- E. LÖNNBERG, Anatomische Studien über skandinavische Cestoden. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar. Bd. XXIV. Nr. 6. 1891. (Zitiert nach BRAUN.)
- Beiträge zur Phylogenie der Plathelminthen. In: Centralbl. f. Bakteriolog. u. Parasitenk. Bd. XXI. S. 674. 1894.
- A. LOOS, Ist der LAUBERSche Kanal der Trematoden eine Vagina? Centralblatt f. Bakteriologie u. Parasitenk. Bd. XIII. S. 808. 1892.
- Zur Frage nach der Natur des Körperparenchyms bei den Trematoden. In: Berichte über die Verhandlungen der kgl. sächsischen Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig, mathemat.-physikalische Klasse 1893. S. 45.
- Die Distomen unserer Fische und Frösche. In: Bibliotheca zoologica. Heft 16. 1894.
- M. LUNGWITZ, *Taenia ovilla* Rivolta, ihr anatomischer Bau und die Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane. In: Archiv Wissensch. Prakt. Tierheilkunde. Bd. XXI. 1895. (Mir nicht zugänglich, zitiert nach CARUS, Zool. Jahresbericht.)
- A. LUTHER, Sind die Gonoducte der Plathelminthen von Excretionsorganen abzuleiten? Zoolog. Anzeiger. Bd. XXIX. S. 409. 1906.
- RICHARD MEYNER, Anatomie und Histologie zweier neuer Tänien, Arten des subgenus *Bertia*. Inauguraldissertation, Leipzig, auch in: Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. LXVIII. 1895.
- W. MINKERT, Mitteilungen zur Histologie der Cestoden I. In: Zoolog. Anzeiger. Bd. XXIX. 1906.
- R. MONIEZ, Mémoire sur les Cestodes I. (Travaux de l'institut zoolog. Lille. Tome III. fasc. 2. Lille.) 1881.
- FR. SAV. MONTICELLI, Sulla cosiddetta subcuticola dei Cestodi in Rendiconto dell'Accademia delle Scienze fisiche e matematiche di Napoli. Serie 2. vol. VI. Napoli 1892.
- MAX RAUTHER, Beiträge zur Kenntnis von *Mermis albicans* v. Sieb. mit besonderer Berücksichtigung des Haut-Nerven-Muskelsystems. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie. Bd. XXIII. 1907.
- G. SAINT RÉMY, Contributions à l'étude du développement des Cestodes II. Le développement embryonnaire de *Taenia serrata* Goeze. In: Arch. Parasit. Paris. T. IV. S. 143. 1903.
- Le développement embryonnaire des Cestodes et la théorie des feuilletts germinatifs. In: Arch. Parasit. Paris. Tome IV. p. 333.
- G. RINDFLEISCH, Zur Histologie der Cestoden. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. I. 1885.
- Z. v. ROBOZ, Beiträge zur Kenntnis der Cestoden. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. 1882.
- C. F. ROEWER, Beiträge zur Histogenese von *Cercariaeum heliceis*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XLI. 1906. S. 185.

- H. SABUSSOW, Zur Histologie der Geschlechtsorgane von *Triaenophorus nodulosus* Rud. In: *Biolog. Centralblatt*. Bd. XVIII. 1898.
- H. SCHAUNSLAND, a. Die embryonale Entwicklung der *Bothriocephalen*. *Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch.* Bd. XIX. N. F. 12. 1885. S. 520.
— b. Über die Körperschichten u. deren Entwicklung bei den Plattwürmern. (*Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morpholog. u. Physiolog.*) München. Bd. II. S. 7—10.
- A. SCHEIBEL, Der Bau der *Taenia magna* Abildgaard (= *Taenia plicata* Zeder), ein Beitrag zur Kenntnis der Pferdetaenien. Inaugural-Dissertation Gießen 1895. Druck von M. Ech; Frankfurt am Main.
- F. SCHMIDT, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden. *Diese Zeitschr.* Bd. XLVI. 1888.
- SCHNEIDER, Untersuchungen über Plathelminthen, vierzehnter Bericht d. oberhess. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde 1873. (Mir nicht zugänglich.)
- W. SCHUMANN, Über die Eibildung u. Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. *Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat.* Bd. XXI. 1905. S. 571.
- FERD. SOMMER, Über den Bau u. die Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Taenia mediocannellata* (Küchenmeister) u. *Taenia solium* (Linné). In: *Diese Zeitschr.* Bd. XXIV. 1874.
- K. WOLFFHÜGEL, Beitrag zur Kenntnis der Vogelhelminthen, Inaugural-Dissertation d. Universität Basel. 1900.
- E. ZERNECKE, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. In: *Zoolog. Jahrbücher*. Bd. IX. 1896.
- H. E. ZIEGLER, *Bucephalus* u. *Gasterostomum*. In: *Diese Zeitschr.* XXXIX. Bd. 1883.
— Das Ektoderm der Plathelminthen. In: *Verhandlungen d. deutschen zool. Gesellschaft auf der 15. Versammlung zu Breslau*. 1905.
- N. ZOGRAF, Les cestodes offrent-ils des Tissus ectodermiques? In: *Archives de Zoologie expérimentale et générale*. 2. Série. Tome X. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

<i>Bk</i> , Befruchtungskanal;	<i>Mb</i> , Myoblast;
<i>cr</i> , Cirrus;	<i>od</i> , Oviduct;
<i>crb</i> , Cirrusbeutel;	<i>rs</i> , Receptaculum seminis;
<i>Dst</i> , Dotterstock;	<i>ut</i> , Uterus;
<i>dt</i> , Dottergang;	<i>vg</i> , Vagina.
<i>Kl</i> , Keimleiter;	

Tafel VIII und IX.

Die Figuren sind mit dem Zeichenapparat — Papier auf der Tischplatte — entworfen.

Fig. 1. Frontaler Längsschnitt durch Vagina- und Cirrusanlage. Im Cirrus schon die Cuticula, in der Vagina noch Kerne. Basalmembran, Muskulatur

des Cirrusbeutels. Genitalcloake nach außen noch nicht geöffnet. Obj. 7. Oc. 1. Aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. Färbung nach MALLORY.

Fig. 2. Sagittaler Querschnitt durch die Anlage von Cirrus und Vagina. Obj. 7. Oc. 2. Papier in Objektstichhöhe; Hämatoxylin — Eosin.

Fig. 3. Querschnitt durch das Epithelsäckchen der Geschlechtscloake. Obj. 7. Oc. 1. Hämatoxylin — Eosin.

Fig. 4. Längsschnitt durch den Klappenventilapparat im Cirrus. Oc. 4. LEITZ homog. Immersion 2 mm. MALLORY.

Fig. 5. Anlage des Oviducts und des Ovar. Immersion 2 mm. Oc. 4. MALLORY.

Fig. 6. Anlage von Keimleiter, Uteringang und Receptaculum seminis. Obj. 7. Oc. 2. Objektstichhöhe. MALLROY.

Fig. 7. Epithelrohr von Cirrus u. Vagina. Cirrusmuskulatur Obj. 7. Oc. 2. Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 8. Schnitt durch eine hinter dem Kopfe hervorsprossende Proglottide.

Fig. 9. Querschnitt durch die erste Anlage von Cirrus u. Vagina. Obj. 2 mm. Immers. Oc. 4. Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 10. Schnitt durch die Anlage des Uterus. Hämatoxylin-Eosin. Obj. 7. Oc. 0.

Fig. 11—13. Entstehung der Cuticula und Verschwinden des inneren Epithels, dargestellt an der Vagina. ZEISS homog. Immersion 1,5. Oc. 4. MALLORY.

Fig. 14. Flächenschnitt durch den Uterus. Obj. 7. Oc. 0. Nissl-Safranin.

Fig. 15. Epitheliale Anlage des Dotterganges. Obj. 7. Oc. 0. Nissl-Safranin.

Fig. 16. Prostatadrüsenzellen, außerdem eine Epithelzelle erhalten. Nissl-Safranin. Obj. 2 mm. Immersion. Oc. 4.

Fig. 17. Entstehung des Ovars. Obj. 7. Oc. 0. MALLORY.

Fig. 18. Epithel der ausgebildeten Dotterampulle. Obj. 1/18. Immersion. Oc. 2. Nissl-Safranin.

Fig. 19. Zwei Myoblasten der Cirrusbeutel-muskulatur. Obj. 1/18. Immersion. Oc. 0. Methylenblau-Safranin.

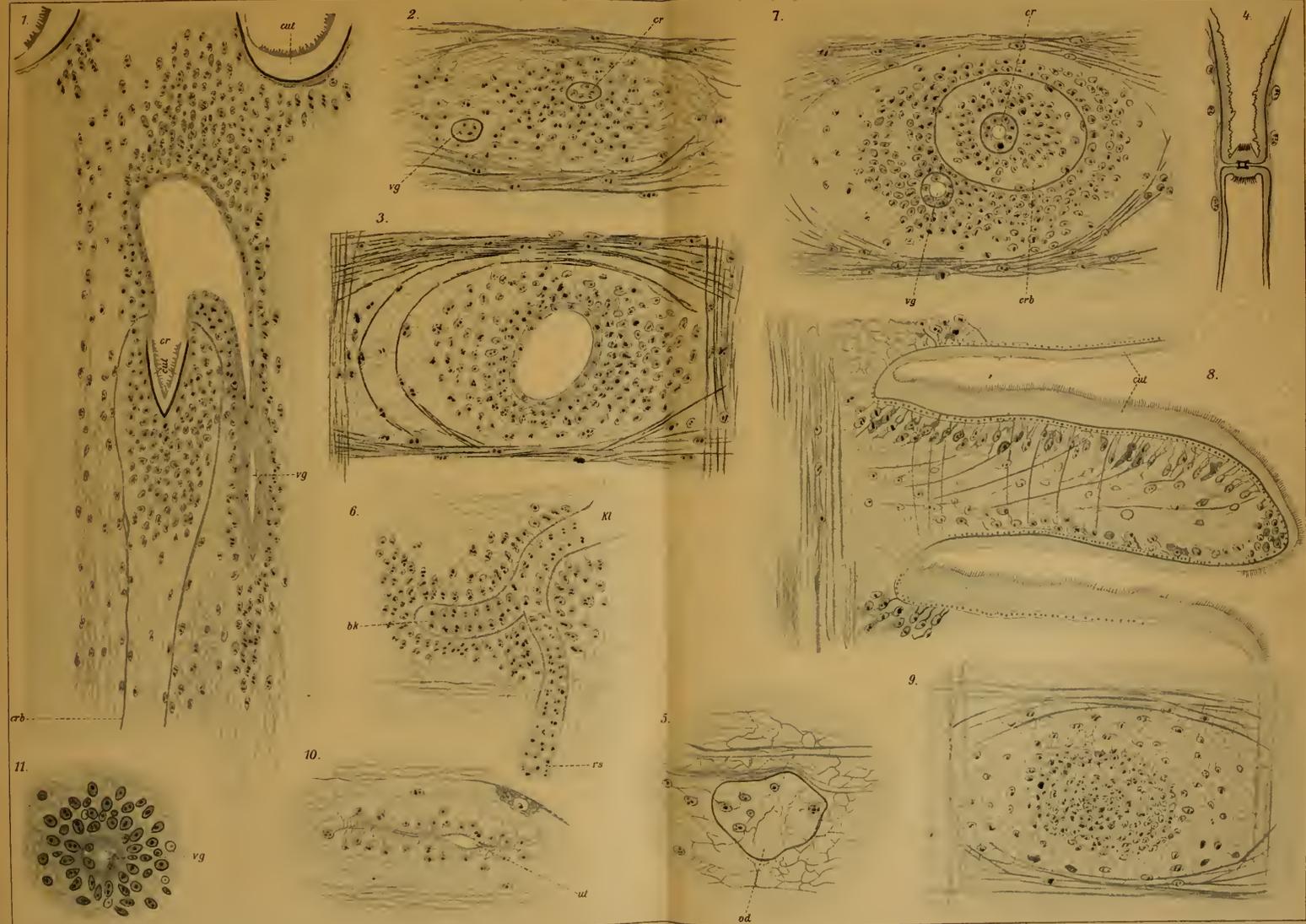
Fig. 20. Schnitt durch den ausgebildeten Keimleiter. Cilien! Obj. 7. Oc. 0. Objektstichhöhe. NISSL-Safranin.

Fig. 21. Querschnitt durch die Vesicula seminalis-Anlage mit den Prostatadrüsenzellen. Receptaculum seminis. Hämatoxylin-Eosin. Obj. 7. Oc. 4.

Fig. 22. Wand eines prall mit Sperma gefüllten Receptaculum seminis. Immersion 2 mm. Oc. 4. NISSL-Safranin.

Fig. 23. Wand eines leeren Rec. seminis. Immersion 2 mm. Oc. 0. NISSL-Safranin.

Fig. 24. Anlage eines Vas efferens. Obj. 1/18. Immersion Oc. 0. MALLORY.



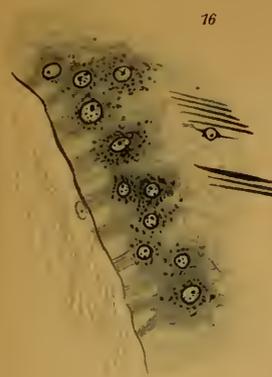
14.



15.



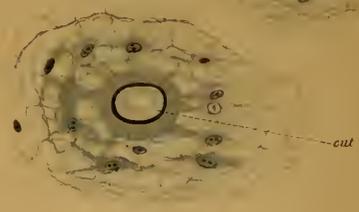
16.



12.



13.

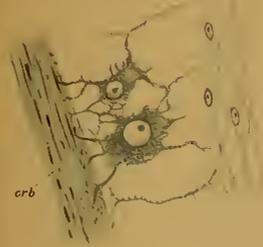


17.



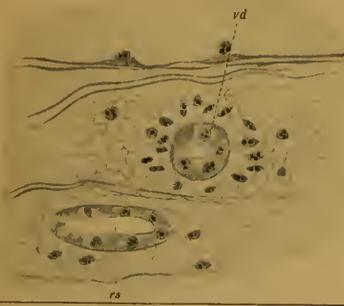
18.

19.



20.

21.



22.



23.



24.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [91](#)

Autor(en)/Author(s): Balss [Balß] Heinrich

Artikel/Article: [Über die Entwicklung der Geschlechtsgänge bei Cestoden, nebst Bemerkungen zur Ectodermfrage 266-296](#)