

P. 99  
N° 7 B II

JUILLET

1932

BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE POLONAISE  
DES SCIENCES ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES  
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES (II)

CRACOVIE  
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ  
1933



rcin.org.pl



Publié, par l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, sous la direction de  
M. S. Maziarski, Secrétaire de la Classe des Sciences Mathématiques et Natu-  
relles (Cracovie, Institut d'Histologie de l'Université, rue Wielopole 15).

Nakładem Polskiej Akademji Umiejętności.  
Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.



*O unerwieniu skóry żaby Rana esculenta. — Über die Innervierung der Haut des Frosches Rana esculenta.*

Mémoire

de M<sup>lle</sup> **J. ACKERMANN,**

présenté, dans la séance du 4 juillet 1932, par M. S. Maziarski m. t.

(Planche 10).

Unsere Kenntnisse über die Innervierung der Haut des Frosches sind nicht genau. Trotz verhältnismäßig zahlreichen Arbeiten, die dieses Thema behandeln, ist die Frage bisher nicht gänzlich erforscht worden, denn die Arbeiten sind teils der Innervierung einer gewissen Gegend der Haut gewidmet, teils bestimmen sie den anatomischen Verlauf der Nerven und deren Zweige oder endlich entscheiden sie die Frage der Nervenendigungen.

Die älteste Erwähnung über die Innervierung der Haut des Frosches finden wir in der Arbeit von Czermak, leider im Original unzugänglich, aber sehr genau im Handbuch von Gaupp (1) zusammengefaßt. Diesem Verfasser nach, ist die Haut des Frosches durch zwei Geflechte innerviert: 1) *plexus nervorum interior seu profundus* in dem Unterhautgewebe und 2) *plexus nervorum superficialis* in der Lederhaut unter den Drüsen. Die Äste des Unterhautgeflechtes innervieren die Drüsen, glatte Muskelfasern, Gefäße, Chromatophoren und Epidermis.

Die späteren Autoren, Nussbaum und seine Schüler: Otten-dorf (5) und Kühn (4) haben nur das Unterhautgeflecht des Rückens untersucht. Die beiden Forscher haben in ihren Arbeiten entschieden, daß die Mittellinie keine unüberschreitbare Grenze für die Verzweigungen der Seitennerven der Haut bildet.

Außerdem finden wir in der Literatur mehrere Arbeiten über die Nervenendigungen in der Haut des Frosches. Die einschlägige



Literatur wird in den Arbeiten von Hulanicka (2, 3) gründlich erwähnt. Der Verfasserin ist es gelungen, Nervenendigungen in der Epidermis und dem Bindegewebe des Frosches am gründlichsten von allen übrigen Autoren darzustellen. In der letzten Zeit ist von Perotti (6) eine Arbeit publiziert worden, in der er die Innervierung der Chromatophoren und Drüsen beschreibt. Er fand einen unmittelbaren Kontakt der Nervenfäserchen mit den Drüsenzellen.

Behufs Aufklärung bisheriger Mängel habe ich die Ausbreitung der Nervelemente in der ganzen Haut des Wasserfrosches genauer untersucht. Zur Darstellung der Nervelemente benutzte ich die Methylenblau- oder Rongalitweißfärbungsmethode. Abhängig vom Individuum und davon, ob es sich um die Färbung der Nerven oder einzelner Nervenfasern oder endlich der Nervenendigungen handelte, waren die Konzentrationsgrade der Färbemittel verschieden. Die Färbung erreichte ich durch subkutane Anwendung oder Totalinjektion durch das Herz. Fixierung nach Bethé. Beide Injektionsmethoden ergaben befriedigende Resultate. Die Nervenendigungen färbten sich nur mit Methylenblau bei entsprechender Konzentration.

Die Innervierung des Unterhautgewebes habe ich auf den Hautlappen entsprechender Gegenden des Kopfes, des Rückens, des Bauches und der Extremitäten nach dem Aufhellen in Zedernholzöl untersucht.

Das Bild der Innervierung der Haut und des Epithels wurde durch die dicken Paraffinpräparate, senkrecht zur Oberfläche geschnitten, ergänzt. Die angewandte Methode leistet in der Darstellung der Nervenfasern, ohne Rücksicht auf ihre Dicke und ihren Verlauf, ganz Vorzügliches.

#### Das subkutane Nervennetz.

Die Haut des Frosches wird in vier Schichten geteilt: *Epidermis*, *Cutis*, *Stratum compactum* und *Subcutis*. In diesem Unterhautgewebe befinden sich, oft außerordentlich reich entwickelte Nervenfasern und Nervenbündel. Sie bilden ein sehr charakteristisches Unterhautnervengeflecht. Das letztere sieht in verschiedenen Gegenden des Körpers des Tieres ganz anders aus.

Vor allem ist die Haut der Rückenfläche des Kopfes, des Rumpfes und der Extremitäten viel reichlicher innerviert als die



Bauchseite derselben. Sodann verläuft das Nervengeflecht im ersten Falle gänzlich unabhängig von den Blutgefäßen und im zweiten begleitet es die größeren Blutgefäße und ihre Verzweigungen.

In dem Unterhautgewebe der Rückenfläche des Kopfes befindet sich ein sehr verwickeltes Nervengeflecht. Dieses ist aus dickeren und dünnen Nervenbündeln zusammengesetzt. Außerdem aber ist noch ein Netz aus einzelnen Nervenfasern vorhanden. Die Maschen von beiden sind dicht und polyedrisch. Spezielle Verdichtung des Geflechtes observiert man in der Gegend der Oberlippe, der Wangen und der Augenlider. Die Eigenart der das Geflecht bildenden Nervenbündel wird weiter unten beschrieben.

Auf dem Rücken des Frosches sieht man zwei symmetrische Gebilde, welche nach der Analgegend zu verlaufen. Diese sogenannten Drüsengeschwülste oder Seitenwülste enthalten zahlreiche große Körnerdrüsen. So eine Drüsengeschwulst wird von einer spezifischen Nervengeflechteinrichtung begleitet.

Längs der Drüsengeschwulst verläuft eine Arterie (*ramus dorsalis Arteriae cutaneae magnae*) (Taf. 10, Abb. 1, 2), welche kleinere Arterien nach der Bauchseite und vor allem nach der Rückenseite der Haut abgibt. Diese Arterie wird von einem dicken Nervenbündel begleitet. Dieses Nervenbündel nähert sich dem Gefäß und verläßt es dann wieder. In demselben sieht man mehrere direkte Anastomosen unter den einzelnen Nervenfasern. Von dem dicken Nervenbündel zweigen sich in normaler Weise, das heißt durch ungleiche Spaltung einzelner Fasern, kleinere Bündelchen ab. Obwohl der dicke Nervenstamm, wie auch seine dünneren Zweige, sich in der Nähe der Arterie befinden, innervieren sie dieselbe jedoch unmittelbar nicht. (Die Vasomotoren bilden auf der Außenfläche der Arterie feine Netze). Sie nähern sich nur der Arterie und umschlingen sie von weitem, indem sie weite Maschen bilden. (Abb. 1). Von den Bündeln zweigen sich hie und da einzelne Nervenfasern ab. Des öfteren konnte beobachtet werden, daß eine Nervenfaser sich mehrmals in ganz dünne Zweige spaltete. Otten-dorf (l. c.) und Kühn (l. c.) erwähnen das Vorhandensein solcher einzelner Fasern in dem Unterhautgeflechte des Rückens, sie betonen aber deren Dicke. Meinen Beobachtungen zufolge, kommt die Isolierung einzelner Fasern aus dem Nervenbündel unabhängig von deren Dicke vor. Ein Teil der isolierten Fasern verbindet sich mit den Bestandteilen des benachbarten und zu-



weilen eines entfernten Bündels, die übrigen bilden ein sehr feines Netz mit distinkten Maschen. Es ist für die Innervierung des Bindegewebes der Unterhautgegend bestimmt.

Im weiteren gewundenen Verlauf der Arterie beobachtet man die größtenteils aus der Lateralgegend an die Drüsengeschwulst herantretenden Nervenbündel. Sie verlaufen schräg in reichen Abzweigungen (Abb. 2), welche bereits im Gebiet der Geschwulst ein für diese Gegend der Haut so charakteristisches Geflecht von dichten Maschen bilden. Manche dicke Bündel treten dann in das Rückengebiet über, verzweigen sich mehrmals und verflechten sich mit den ähnlichen Nervenbündeln der anderen Seite in ein spezielles Rückennervenetz. Dasselbe innerviert die Haut zwischen den Drüsengeschwülsten und ist Gegenstand der Untersuchungen von Nussbaum und seinen Schülern Ottendorf (l. c.) und Kühn (l. c.) geworden. In ihren Arbeiten gibt es aber keine Erwähnung der charakteristischen Verdichtung des Geflechtes im Gebiete der Drüsengeschwulst. Diese Nervenverdichtung steht gewiß in Beziehung zu den Körnerdrüsen, welche reichlich innerviert werden müssen.

Im Bereiche der Rücken- und besonders in den Drüsengeschwülsten lassen sich im Unterhautgewebe zwei Geflechte beobachten. Das eine, aus Nervenbündeln bestehend, welche zahlreiche Abzweigungen in die Cutis aussenden und das zweite, aus einzelnen Nervenfasern bestehend, welche ein feines Netz durch reichliche und häufige Anastomosen bildet.

Auf der ganzen Oberfläche des Rückens und der Extremitäten werden zahlreiche Anhäufungen von Körnerdrüsen gefunden. Überall, wo sie in Komplexen auftreten, werden sie von einem Nervengeflecht begleitet. Es ist zwar nicht so reichlich entwickelt wie in den Drüsengeschwülsten, stellt aber eine analoge Verdichtung von Nerven-elementen dar.

Die Haut der unteren Seite des Kopfes und des Rumpfes unterscheidet sich von der oben beschriebenen durch eine geringere Zahl der Nerven und durch eine andere Gestaltung derselben im Verhältnis zu den Blutgefäßen. Vor allem verlaufen die Nervenfasern gemeinsam mit den Gefäßen und verzweigen sich mit den letzteren. (Taf. 10, Abb. 3). Jedoch nicht allen Verzweigungen der Gefäße entsprechen die Verzweigungen der Nerven. In der Gegend des Unterkiefers wird ein aus kleinen Bündeln bestehendes



Nervengeflecht gefunden, das mit den Gefäßen nicht verbunden und wahrscheinlich durch reichliche Nervenendigungen in der Haut des Unterkiefers hervorgerufen ist. Außerdem aber beschränkt sich der Verlauf der Nervenbündel in der ganzen Bauchoberfläche auf den Verlauf der Gefäße. Die Nerven bilden jedoch kein die Gefäße umgebendes Geflecht, sie liegen nur an einem Teile ihrer Oberfläche an. Die Bauart der Bündel unterscheidet sich von der weiter unten beschriebenen dadurch, daß größtenteils Nervenfasern von gleicher Dicke und deutliche Geflechte im Inneren des Bündels bildend, gefunden werden. Dagegen fehlt das aus einzelnen Nervenfasern gebildete Netz. In der Mittellinie des Bauches bilden die Gefäße mit den sie begleitenden Nerven ein Geflecht mit ähnlichen der entgegengesetzten Seite.

Die Haut der Lateralseiten des Rumpfes stellt gleichsam einen Übergang von dem Typus der Innervierung der Rücken- zur Bauchseite dar. Ein durch dickere Nervenbündel gebildetes Geflecht aus weiten Maschen, welches dann in das Territorium der Drüsengeschwulst übergeht, wird hier beobachtet.

Es gibt für das Verhalten der Nervenbündel im Unterhautgewebe des Oberschenkels ein charakteristisches Merkmal, nämlich, daß sie parallel und längs der Extremität verlaufen. Erst die von den letzteren in diversen Richtungen abgehenden Zweige verflechten sich in ein reichliches Netz aus sehr dichten Maschen (Taf. 10, Abb. 4). In der hinteren Extremität läßt sich auch der allgemeine Unterschied zwischen der an Farbstoff außerordentlich reichen Rücken- und der an Farbstoff armen Bauchseite erkennen. Der Unterschied beschränkt sich hier nur auf die Beobachtung, daß die Anzahl der längsverlaufenden, parallelen Bündel in der ungefärbten Hautpartie vermindert ist, dagegen tritt ein sehr reichliches Nervenetz mit länglichen Maschen auf. Der Nervenverlauf ist hier nicht auf die Gefäße beschränkt. Zur Illustrierung der Zahlenverhältnisse füge ich hinzu, daß in der Haut des Oberschenkels eines jungen Wasserfrosches zwölf dickere Längsbündel gefunden worden sind, von denen sich sechs in der gefärbten und fünf in der Übergangsgegend befanden. Einige Bündel verlaufen längs der Gefäße, es werden aber sowohl dünne wie auch dicke einzelne Bündel beobachtet.

Das Netz wird durch kleine, einige oder etliche Fasern zählende Seitenabzweigungen der gröberen Bündel gebildet. Die dünnen



Faserbündel nähern sich ähnlichen und verflechten sich miteinander in ein Netzwerk aus dichten Maschen.

Grobe Bündel enthalten die Nervenfasern von verschiedener Dicke, größtenteils besitzen sie eine Myelinscheide, öfters werden Ranvier'sche Kreuze observiert. In einem dicken Bündel verlaufen die Fasern parallel, in den Knotenpunkten aber kommt es zu einer chaotischen Verwicklung der letzteren. Die sich abzweigenden Teile einzelner Fasern sind verflochten, in ähnlicher Weise werden auch verwickelte Anastomosen unter den Nervenfasern in den kleinen Bündeln gebildet.

In der Gegend des Kniegelenkes nimmt die Dicke der Bündel ab. Nur ein geringer Teil des Geflechtes der ungefärbten Seite tritt direkt in die Unterschenkelgegend ein.

Der allgemeine Verlauf der Nervenlemente in der Haut des Unterschenkels bleibt dem des Oberschenkels ähnlich, das Netz aus kleineren Nervenbündeln ist hier jedoch schwächer entwickelt. In der gefärbten Gegend werden dagegen mehrere Anhäufungen von Körnerdrüsen gefunden, die von charakteristischen Nervenetzen begleitet sind. Von den letzteren ziehen einzelne Nervenfasern und kleine Nervenbündel in die Cutis hinein, um dann an der Oberfläche der Körnerdrüsen in feinste Nervenetze zu enden.

Analoger Nervenverlauf wird in dem Fuß observiert. Die Nervenbündel sehen aber wie abgeplattet aus und die Netzmaschen sind viel breiter. Nur an dem Ansatz der Finger wird eine spezifische, durch die ganze Breite des Fußes sich hinziehende Nervenanhäufung beobachtet. Von dieser letzteren ziehen anastomosierende Längsbündel in die Fingerhaut hinein.

Die Innervierung des Unterhautgewebes der vorderen Extremität weist im allgemeinen ähnliche Verhältnisse auf. Einige Unterschiede werden jedoch gefunden. Vor allem sind die in der Nähe vom Armgelenk observierten Nervenbündel sehr dick und zerspalten sich auf einmal in dünnere Zweige, ein Befund, wie ich ihn meistens an den Anhäufungen von den Körnerdrüsen zu sehen bekam. Die entstandenen Bündel bilden ein ziemlich reichliches Netz aus länglichen Maschen.

In dem gefärbten Teile der Haut werden zahlreiche Gruppen von Drüsen beobachtet, deswegen weist das Unterhautgewebe eine große Anzahl von Nerven auf.



In die Cutis dringen hier massenhaft dünne Nervenbündel ein selbstverständlich, weil in der Arm- wie auch Oberschenkelgegend das Vorhandensein spezieller, aus einzelnen Bündeln gebildeten Nervenendigungen, festgestellt worden ist. (Siehe unten).

Die an Farbstoff arme Haut des Oberarmes zeigt eine größere Beschränkung des Nervenverlaufes zu den Blutgefäßen als die des Oberschenkels. Nervenetze, welche sich um den Verlauf der Gefäße gar nicht kümmern, werden zwar hier ebenso gefunden. Eine große Anzahl von Schwannschen Körperchen ist für die Nerven des in Rede stehenden Geflechtes charakteristisch, die in anderen Teilen der Haut nicht gefärbt worden sind.

Wenige Längsbündel senden ihre Abzweigungen in der Gestalt von kleinen Geflechtes in die Fingerhaut hinüber. Mit der Innervierung der Finger werde ich mich in einer späteren Arbeit näher beschäftigen.

### **Histologischer Bau des Unterhautnetzes.**

Das Vorhandensein des Nervengeflechtes im Unterhautgewebe des Frosches ist seit langem bekannt. Bisher aber ist sein histologischer Charakter sowie sein verschiedenartiges Aussehen in diversen Hautgegenden nicht untersucht worden.

Gerade das letztere muß als ein die Hautphysiologie betreffendes wichtiges Detail angesehen werden. Die Verschiedenheit des Nervengeflechtes im Unterhautgewebe ist oben gründlich beschrieben worden. Jetzt bleibt mir die Darstellung seines histologischen Baues übrig. In den einschlägigen Arbeiten werden nur kurze Erwähnungen darüber getan. Es war eigentlich nur bekannt, daß die Nervelemente in dem Unterhautgewebe ein Geflecht bilden. Mit dem letzteren haben sich nur Ottendorf (l. c.) und Kühn (l. c.) gründlicher befaßt. Die Genannten bedienten sich aber der die Markscheiden färbenden Methode mittels Überosmiumsäure und darum unterscheiden sich die von mir erhaltenen Bilder von den Abbildungen in der Kühn'schen Publikation. Es ist mir gelungen Nervenfasern total zu färben ohne Rücksicht darauf, ob sie markhaltig oder marklos waren. Die marklosen konnten die erwähnten Autoren selbstverständlich nicht nachweisen.

Die Nervenstämme dringen in die Haut ein, nachdem sie die subkutanen Lymphräume oder die sie begrenzenden bindegewebigen



Septen passiert haben. Sie verteilen sich in dem Unterhautgewebe in wenige gröbere Zweige, welche sich ihrerseits wieder in kleinere Bündelchen spalten. Das Teilungsbild eines Nervenstammes stellt sich größtenteils so dar, daß sich kleinere Bündelchen nacheinander in geringeren Abständen spalten. Nur selten kommt es zu einer dichotomischen Teilung des dickeren Nervenbündels. Das bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen untersuchte Nervenbündel enthält sehr distinkte, längs und parallel verlaufende Nervenfasern. In kleineren Bündelchen ist eine spezifische Gruppierung der Fasern beobachtet worden. Ihr Verlauf ist, obwohl der Länge nach, verwickelt und chaotisch. Besonders in einigen Gegenden der Haut (Schenkel, Arm) werden in den dort beschriebenen Längsbündeln distinkte Ranvier'sche Kreuze observiert und das nicht nur in den Hauptbündeln, sondern auch in manchen ihrer Abzweigungen.

Die im Nervenbündel enthaltenen Fasern sind von verschiedener Dicke. Neben sehr dicken Fasern treten ganz dünne, aber sehr distinkte, glatte oder mit Varicositäten versehene auf. Zwischen einer dicken und einer dünnen Faser wird eine Reihe von Übergängen beobachtet. Sehr dünne, mit reichlichen Varicositäten versehene Fasern werden in der einschlägigen Literatur als sympathische bezeichnet. Dieser Typus läßt sich in den Nervenbündeln der Haut des Frosches sehr oft auffinden.

In den Nervenbündeln jeder Größe werden die Anastomosen unter einzelnen Nervenfasern öfters gefunden. Da diese Anastomosen unabhängig von den Knotenpunkten auftreten, kommt es hier zu einem Faseraustausch in dem Bündel selbst. Ein Nervenbündel muß daher als ein Netz aus Nervenfasern betrachtet werden. Überdies ist manchmal eine bedeutende Stärke einzelner Nervenfasern zu bemerken, welche sich deswegen im Bündel unterscheiden (Taf. 10, Abb. 2, 7). Kühn (l. c.) beschreibt sie sehr genau, ohne jedoch ihren physiologischen Charakter zu entscheiden. Oft treten sie aus dem Nervenbündel heraus, um eine Länge weit isoliert im Unterhautgewebe zu verlaufen. Sie dringen sodann in ein anderes Nervenbündel ein oder zerspalten und vereinigen sich mit dem hier ausgebreiteten, feinen Netz aus einzelnen Fasern. Abbildung 7 zeigt eine Stelle, wo eine isolierte, dicke Nervenfasern sich von einer im Nervenbündel verlaufenden abzweigt. Sie teilt sich dann mehrmals und vereinigt sich mit dem Unterhaut-



netze. Oft tritt eine solche Nervenfasern in die Haut hinein, was weiter unten beschrieben wird.

Größere Nervenstämme zerspalten sich in kleinere durch eine mehrmalige Teilung. Zuweilen aber zerspaltet sich plötzlich ein größeres Bündel in einige kleinere. Letztere sind gewöhnlich von verschiedener Größe. Sie zerspalten sich ihrerseits in ganz kleine Bündelchen, welche entweder in die Haut eindringen, oder das im Unterhautgewebe ausgebreitete Nervengeflecht bilden.

Untersucht man die Anordnung der Nervenfasern in den Knotenpunkten des Geflechtes etwas genauer, so sieht man zunächst, daß hier deren charakteristische Zerspaltung zum Vorschein kommt. Am Abzweigungspunkte eines Nervenbündels zerspalten sich die Nervenfasern immer, größtenteils dichotomisch. Ein Teil einer Faser bleibt in dem größeren Bündel und der zweite tritt in das abgezweigte hinein. Die Verzweigungen sind meistens von derselben Größe, doch werden öfters auch solche, sich in ungleiche Teile zerspaltende aufgefunden. Kühn (l. c.) betrachtet die Teilung der Nervenfasern in den Knotenpunkten des Geflechtes als hie und da getroffenen aber nicht ständigen Befund. Meinen Beobachtungen nach kommen gerade ungeteilte Nervenfasern, welche total in das benachbarte Bündel hineindringen, nur selten vor.

Im allgemeinen werden die Fasern nicht nur dichotomisch, sondern auch in drei und mehrere Zweige geteilt. Selbstverständlich ist es öfters unmöglich zu unterscheiden, ob es an einer Stelle zur Faserspaltung oder eben zur Vereinigung der Anastomose vom benachbarten Bündel kommt. Abb. 5 stellt die Übersicht über die Netzbildung in diesem Nervengeflechte dar.

Sowohl starke, wie ganz dünne, kaum sichtbare Fäserchen zerspalten sich; es wird hier also ein Befund observiert, der unabhängig von der Dicke und als spezifisch für die Abbauverhältnisse des subkutanen Nervengeflechtes zu betrachten ist.

Manchmal lassen sich axoplasmatische Verdickungen in den Knotenpunkten der sich zerspaltenden Nervenfasern auffinden, zuweilen kommt es zur Zerspaltung in den Ranvier'schen Einschnürungen. Nur ausnahmsweise gehen ungespaltene Nervenfasern in benachbarte Bündel über.

Die oben beschriebenen Einzelheiten des histologischen Aufbaues des subkutanen Geflechtes lassen mit aller Gewißheit das



Vorkommen des echten Nervennetzes in dieser Gegend erkennen. Das Netz entsteht durch direkte Anastomosen unter den einzelnen Nervenfasern, die in Nervenbündeln von verschiedener Dicke verlaufen. Ähnliche Verhältnisse beschreibt Stöhr (7) in seinem Buche und stellt sie als charakteristisch für das vegetative Nervensystem dar. Eine von seinen Konklusionen lautet: „Immerhin glaube ich, daß die Gesamtkonstruktion des vegetativen Nervensystems letzten Endes doch als eine Netzbildung, mithin als ein Syncytium von gewaltigen Ausmaschen zu betrachten ist“ (S. 31). Diese Betrachtung könnte ich zur Charakteristik des in Rede stehenden Nervennetzes annehmen und zwar mit dem Vorbehalt, daß es sich in unserem Falle nicht nur um sympathische sondern auch um zentrale Nervenfasern handelt. Den Befund, daß es in der Peripherie zur Bildung eines Netzes kommt, an welchem morphologisch verschiedene Nervenfasern teilnehmen, halte ich als einen für die allgemeine Physiologie der Haut wichtigen Faktor.

Stöhr (l. c.) schreibt der Plexusbildung eine wichtige Bedeutung zu, nämlich, daß gerade diese Einrichtung die formalen Umänderungen vieler Organe ermöglicht. In unserem Falle muß die Länge der Nervenfasern und ihre Netzbildung dem eventuellen Zerreißen der Nervelemente vorbeugen, da das Unterhautgewebe sehr verschiebbar ist und da hier sehr weitgehende Druckveränderungen auftreten.

Außer dem eigenen Geflechte bleiben noch die Anastomosen unter den Nervenfasern zur Erklärung übrig. Vielleicht ermöglicht die scheinbar chaotische Verwicklung der Nervenfasern eine vielseitige Empfindlichkeit der Haut. Die Plexusbildung hat ihrerseits eine maximale Ausnutzung der Oberfläche zur Aufgabe.

### Innervierung der Lederhaut (Corium).

Die Innervierung des Coriums ist an den senkrecht zur Oberfläche geschnittenen Präparaten diverser Gegenden der Haut untersucht worden.

Von dem subkutanen Geflechte treten mehrere Nervenbündel verschiedener Dicke in das Corium ein, nachdem sie das *Stratum compactum* durchgesetzt haben. In der Lederhaut teilen sie sich in kleinere Bündelchen von verschiedener Bestimmung. Am häu-



figsten treten die aus einigen dickeren Nervenfasern mit mehreren dünnen zusammengesetzten Bündelchen an die Körnerdrüsen heran (Taf. 10, Abb. 8). Ein Teil der Nervenfasern endet in überaus feine Netze aus zarten, mit reichlichen Varicositäten versehenen Fäserchen, welche der Oberfläche der Drüsen dicht anliegen. Der andere Teil steigt höher unter die Epidermis. Dort verzweigt er sich in mehrere Fäserchen, welche sich mit anderen ähnlichen von benachbarten Bündeln verflechten. Auf diese Weise entsteht ein Nervenetz unter der Pigmentzellschicht, welche sich dicht unter der Epidermis befindet (Abb. 9). Eine unmittelbare Innervierung der Pigmentzellen ist niemals von mir beobachtet worden.

Aus diesem unter der Epidermis sich befindlichen Netze dringen einzelne Nervenfasern oder deren Abzweigungen in das Epithel ein und bilden, größtenteils in dessen tieferen Schichten, feine bäumchenartige Endigungen, welche eine genaue Schilderung bei Hulanicka (l. c.) fanden.

Das oben erwähnte Nervenbündel in der Lederhaut ist aus anastomosierenden Nervenfasern zusammengesetzt und deswegen muß hier das Vorhandensein eines Nervenetzes angenommen werden. Die Nervenfasern sind auch an dieser Stelle, wie es im Unterhautnetze beobachtet wurde, von verschiedener Dicke. Ebenso scheinen auch dicke, markhaltige Nervenfasern vorzukommen. So eine isolierte Faser ist in der Abb. 8 dargestellt worden, wo sie sich T-förmig teilt und beide Zweige bilden dann in dem Bindegewebe spezielle, kleine Endknäuel. Abb. 10 und 11 stellen eine andere Art vom Verhalten einer isolierten Faser dar. Die Abb. 10 zeigt ein sympathisches Ganglion wie es sich unter der speziellen Ausstülpung des Stratum compactum im Subkutangewebe befindet. Das Ganglion ist aus einer Anhäufung von sympathischen Nervenzellen zusammengesetzt, welche massenhaft das Pigment enthalten. Eine dicke markhaltige Nervenfasern trennt sich von einem subkutanen Bündel ab, um sich in der Nähe des Ganglions in drei Zweige, von denen zwei markhaltig und einer marklos ist, zu teilen. Der eine steigt höher in die Lederhaut, der zweite, ebenso markhaltige, tritt an das Ganglion heran, und der marklose verläuft horizontal in dem Corium.

Dieser Zweig, welcher sich dem Ganglion nähert, verliert auf einmal seine Markscheide und zerfällt in mehrere außerordentlich dünne Fäserchen. Diese dringen in das Ganglion ein, dessen Nerven-



zellen mit feinen Verzweigungen umflochten werden (Taf. 10, Abb. 11).

### Nervenendigungen.

Die Verfasserin Hulanicka (2) hat folgende Typen der Nervenendigungen in der Haut des Wasserfrosches nachgewiesen:

1. Freie Endigungen in der Epidermis. Diese teilt sie in zwei Gruppen, je nach der Dicke der Nervenfasern. Dünne Fasern treten in die höheren Schichten der Epidermis ein, um dort frei zu enden, dicke Fasern verbleiben in den tieferen Partien.

2. Die ovalen Tastzellen, welche in den tieferen Teilen der Epidermis getroffen und durch besondere Fasern, die sich dann frei enden, innerviert werden.

3. Merksche Tastflecken, welche aus den bindegewebigen Papillen und den sie bedeckenden Epidermisschichten zusammengesetzt sind.

In einer späteren Arbeit (3) beschreibt die erwähnte Verfasserin noch zwei andere Typen von freien Nervenendigungen in der Epidermis von *Rana temporaria*, und zwar sind dies:

4. Ein horizontales Nervennetz mit häufigen Varicositäten.

5. Freie Endigungen, welche durch einige, zusammen in die Epidermis eindringende Nervenfasern gebildet werden. Sie enden in der oberflächlichen Schicht des Epithels.

Mir ist es gelungen, alle erwähnten Typen von Nervenendigungen in der Haut des Wasserfrosches darzustellen. Meine Präparate zeigen aber einen wesentlichen Unterschied zwischen den Nervenendigungen, welche aus der gefärbten Gegend der Haut und denen, welche aus der ungefärbten stammen. Gerade die letzteren sind viel zarter und weniger zahlreich. Alle Abbildungen von Hulanicka (l. c.) stellen die Verhältnisse in der an Farbstoff armen Epidermis dar. Deswegen sind meine Abbildungen distinkter im Vergleich zu jenen.

Außer den genannten Typen habe ich einen bisher unbekanntem nachgewiesen. Vor allem habe ich feststellen können, daß manchmal ein Nervenbündel in spezieller bindegewebiger Hülle, die sogar Pigmentzellen enthält, sich von dem subkutanen Netz abtrennt und das Corium durchsetzt. Wenn das Bündel die subepidermale Pigmentschicht erreicht hat, verliert es seine Hülle und die Nervenfasern verteilen und verflechten sich miteinander und



dringen in das Epithel ein. Sie umflechten gleich die zylindrischen Zellen und bilden an deren Oberfläche knopfartige Verdickungen. Dann steigen sie höher, fließen zusammen um sich gleich wieder zu teilen und endlich gelangen sie an die platten Zellen dicht unter der verhornten Schicht. Hier stülpen sie sich in verschiedenartigen Endformen in die Oberfläche der Epithelzellen ein (Taf. 10, Abb. 13). Es ist also eine Art freier Nervenendigung in Gestalt eines Netzes vorhanden, durch welches alle Epidermisschichten innerviert werden. Die Nervenfäserchen treten nicht nur in außerordentlich innigen Kontakt mit den Epithelzellen, sondern es werden auch die Endknöpfchen an den Zellen aller Schichten gebildet. Eine solche Form von Nervenendigung hat den Charakter eines besonders komplizierten Netzes. Die oberflächlichen Zellen haben mehr und größere Endknöpfchen an ihrer Oberfläche im Vergleich zu den tiefer liegenden. Die verhornte Schicht, die abgestoßen wird, enthält natürlich keine Nervendigungen.

Es sind mehrere Abweichungen von dieser Form beobachtet worden. Die Nervenfasern können z. B. ungeteilt in die Epidermis eindringen, um sich danach in der Schicht von polyedrischen Zellen zu verzweigen. Oder eine besondere Faser kann sich durch große Stärke auszeichnen und ihre Verzweigungen bilden also den größeren Teil des Endbäumchens.

Außerdem sind mehrere Formen aufgefunden worden, welche im Gegensatze zu dem oben Gesagten in verschiedenen Schichten der Epidermis ein verschiedenartiges Aussehen besitzen. So dringen z. B. einige Fasern in die Epidermis ein, um erst die Oberfläche der polyedrischen Zellen zu umflechten. Dann steigen sie höher, durchsetzen die höheren Schichten, um in distinkte Verdickungen in der oberflächlichen Schicht zu enden. Das sind jedoch die Übergangsformen zu den von Hulanicka (l. c.) beschriebenen Typen.

Die Endverdickungen können verschiedenartig aussehen. Größtenteils haben sie die Gestalt von runden Knöpfchen, außerdem können sie aber als abgeplattete, längliche Stäbchen oder als Knäuelgebilde vorkommen (Taf. 10, Abb. 12).

Meiner Ansicht nach sollen freie Nervenendigungen in der Epidermis des Wasserfrosches in zwei Gruppen geteilt werden:

1. Die aus einzelnen Fasern oder deren kleinen Anhäufungen resp. Anastomosen des subepidermalen Netzes gebildeten Nervenendigungen.



2. Die aus größeren Nervenbündeln entstandenen, welche aus dem subkutanen Gewebe in eigenen bindegewebigen Hüllen in die Lederhaut eindringen und die verwickelten Netze bilden, welche alle Schichten der Epidermis innervieren. Der letztere Typus ist bisher in der betreffenden Literatur nicht erwähnt worden. Er scheint nur in den dorsalen Partien des Rumpfes und der Extremitäten vorzukommen. Da sich in dieser Gegend im allgemeinen eine überaus reiche Anhäufung der Nerven-elemente befindet, besitzen gewiß die erwähnten Nervenendigungen eine spezifische Funktion.

### Zusammenfassung.

1. Die Froschhaut wird durch ein Nervennetz innerviert, welches aus zwei Geflechten zusammengesetzt ist; einem subepidermalen und subkutanen, welche mittels der Nervenbündel, die auch den Charakter eines Netzes besitzen, miteinander aufs engste verflochten sind.

2. Die Haut der dorsalen Oberfläche des Kopfes, des Rumpfes und der Extremitäten ist viel reicher innerviert, als die Ventralfläche dieser Gegenden. Der Unterschied läßt sich ebenso in dem reicheren Vorkommen von speziellen Nervenendigungen in der Epidermis, sowie deren Verschiedenheit und in dem Vorhandensein von Merkelschen Tastflecken nachweisen, wie in der spezifischen Anordnung und in den Abbauverhältnissen des subkutanen Nervennetzes.

3. Das subkutane Nervengeflecht läßt spezielle Kondensierung in den Anhäufungsstellen der Körnerdrüsen erkennen, also vor allem in den Drüsengeschwülsten.

4. Das subkutane Nervengeflecht ist durch Zerspaltung oder Zusammenfließen der Nervenfasern in den Knotenpunkten des Netzes gebildet.

5. Isolierte Nervenfasern, deren Vorhandensein im Unterhautgewebe schon den vorigen Verfassern bekannt war, sind auch in der Cutis beobachtet worden. Dort teilen sie sich und enden in spezielle Knäuelchen oder bleiben in Kontakt mit den peripheren Ganglien oder endlich innervieren sie die Epidermis.

6. Als ein neuer Typus der freien Nervenendigungen in der Epidermis werden spezielle, bäumchenartige Netze gehalten. Sie



werden durch besondere Nervenbündel gebildet, die das Corium bis an die Basis der Epidermis in speziellen Hüllen durchsetzen.

Aus dem histologischen Institut der Jagellonischen Universität in Kraków.

### Literaturverzeichnis.

1. Gaupp E. Anatomie des Frosches, 3. B. 1904. — 2. Hulanicka R. Rozpr. Ak. Um., Kraków, 49. B. 1910. — 3. Hulanicka R. Bull. Intern. de l'Acad. d. Sc. et d. L. de Cracovie, 1912. p. 337. — 4. Kühn A. Archiv. f. mikr. Anat. und Entw., Band 55. 1900., p. 231. — 5. Ottendorf G. ibidem Band 53. 1898., p. 131. — 6. Perotti P. Atti della Soc. It. Milano-Band 67. 1928. — 7. Stöhr Ph. Jr. Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. 1928.

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel 10.

Alle Abbildungen wurden mittels des Leitzschen Zeichenokulars Nr. 2 (eigene Vergr. 6×) gezeichnet. Färbung mit Methylenblau oder Rongalitweiß. *Rana esculenta*.

Abb. 1. Die Innervierung der Drüsengeschwulst auf dem Rücken. Vergr. etwa 35×.

Abb. 2. Die Verzweigung eines Nervenbündels aus dem Gebiet der Drüsengeschwulst. Vergr. etwa 50×.

Abb. 3. Die Innervierung der Haut der Bauchseite. Die Nervenbündel liegen dicht an der Oberfläche der Gefäße. Vergr. etwa 35×.

Abb. 4. Längsverlaufende Nervenbündel vom Unterhautgewebe des Oberschenkels. Vergr. 25×.

Abb. 5. Zerspaltung von Nervenfasern in den Knotenpunkten des Geflechtes (Oberarm). Vergr. etwa 275×.

Abb. 6. Zerspaltung einer Nervenfaser in drei Ästchen an der Abtrennungsstelle eines kleinen Nervenbündels. Vergr. etwa 400×.

Abb. 7. Abspaltung einer isolierten Nervenfaser. Vergr. etwa 275×.

Abb. 8. Das Verhalten eines Nervenbündels in der Lederhaut. Vergr. etwa 130×.

Abb. 9. Subepidermales Nervennetz. Vergr. etwa 400×.

Abb. 10. Sympathisches Ganglion in dem Unterhautgewebe. Nervenzellen enthalten das Pigment. Vergr. etwa 425×.

Abb. 11. Die an das vorige Ganglion herantretende Nervenfaser, welche in drei Äste geteilt wird. Der dritte Ast teilt sich auf einmal in zahlreiche Fäserchen, welche in das Ganglion hineindringen. Vergr. wie oben.

Abb. 12. Einige Arten von Endknötchen im Epithel. Vergr. etwa 1200×.

Abb. 13. Nervenendigung in der Epidermis, welche alle ihre Schichten innerviert und durch ein ganzes Nervenbündel gebildet worden ist. Vergr. etwa 1000×.



weiterhin durch die Entwicklung der verschiedenen Zellarten, die im Gehirn vorkommen, zu erklären. Die Entwicklung der verschiedenen Zellarten ist im Gehirn sehr verschiedenartig und wird durch die verschiedenen Faktoren des Lebens beeinflusst.

**Die Entwicklung des Gehirns**

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von der Eizelle bis zur Bildung des fertigen Gehirns dauert. In der Embryonalentwicklung des Menschen ist das Gehirn aus drei Keimbildungsblättern entstanden: dem Ektoderm, dem Mesoderm und dem Entoderm.

**Zusammenfassung**

In dieser Arbeit wurde die Entwicklung des Gehirns im Menschen von der Eizelle bis zur Bildung des fertigen Gehirns beschrieben. Die Ergebnisse sind in den Abbildungen und Tabellen dargestellt.

Die Abbildungen zeigen die Entwicklung des Gehirns in verschiedenen Stadien. Die Tabellen geben die Messungen der verschiedenen Zellarten an.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist, der von vielen Faktoren beeinflusst wird.

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.

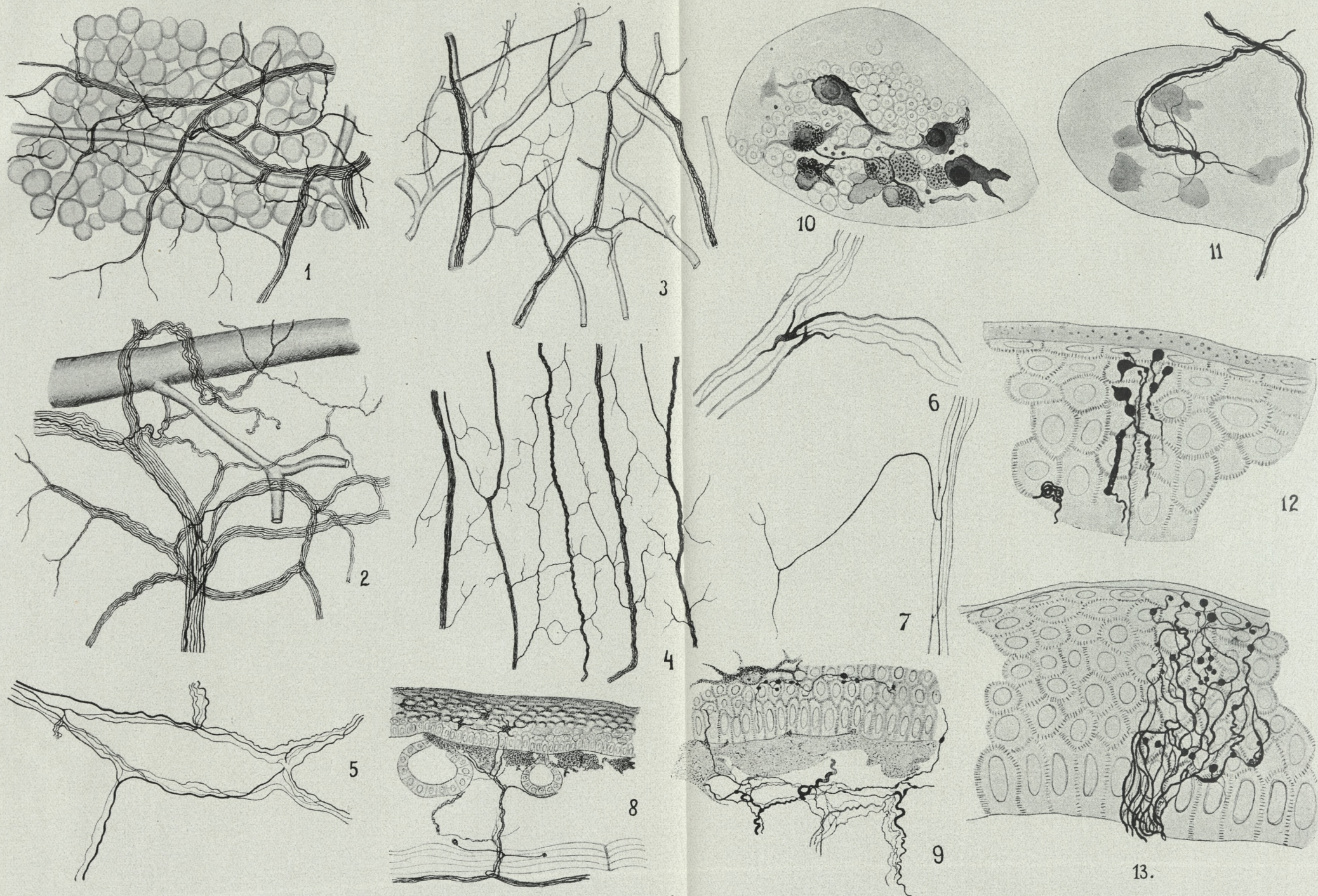
Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.

Die Entwicklung des Gehirns ist ein sehr komplizierter Prozess, der von vielen Faktoren beeinflusst wird. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass die Entwicklung des Gehirns ein sehr komplizierter Prozess ist.





J. Ackermann del.





Halbes 17. April. S. 11



*O budowie skóry gąsienicy wodnej Cataclysta lemnata L. i jej znaczeniu w fizjologii oddychania. — Sur la structure du tégument chez les chenilles aquatiques de Cataclysta lemnata L. et son rôle dans la respiration.*

Mémoire

de Mme **N. NATANSON-GRODZIŃSKA**,

présenté, dans la séance du 4 juillet 1932, par M. H. Hoyer m. t.

A l'occasion des observations que j'ai faites sur la plasticité des instincts chez les chenilles de la Pyrale *Cataclysta lemnata* L., la morphologie et surtout la constitution du tégument de la Pyrale a attiré mon attention. Le comportement de la chenille, ses caractères éthologiques, sont intimement liés, en effet, à la formation de l'organisme, à sa morphologie et sa physiologie. Ces relations chez un organisme aquatique, comme Cataclyste, présentent, par conséquent, un intérêt particulier.

La chenille toute jeune, comme c'est le cas pour la majorité des insectes endophages, commence par être presque entièrement transparente; elle devient verte pâle après la première mue, après la 2-me sa coloration est intense, elle est d'une teinte brune foncée qui rappelle une sorte de velours. Cette modification de couleur se rattache à une transition plus profonde: d'endophage, la chenille devient exophage, ou sensiblement exophage: elle commence à bâtir un fourreau qui lui servira d'habitation; c'est ce qui n'arrive d'ailleurs que quelques jours après qu'elle ait pris sa coloration.

Lorsque la chenille s'est éclosée de l'oeuf, seulement la tête, le *pronotum*, les trois derniers anneaux des pattes ainsi que les *tubercula* des *setae* sont d'une teinte foncée; celle-ci devient ensuite noire, à l'exception de la tête qui demeure brune-jaune. Le tégument des chenilles ne présente pas, en



général, de dessin bien défini; une seule raie longitudinale dorsale se distingue par sa teinte foncée. Le *pronotum* est comparativement plus chitinisé et plus coloré que le reste; il est divisé par une ligne médiane moins foncée qui d'ailleurs n'apparaît nettement que dans les stades ultérieurs de développement. Quant aux autres segments, chacun se divise, après la troisième ou la quatrième mue, par deux lignes moins foncées, en trois anneaux secondaires; seul l'anneau moyen est muni de *setae*. La situation caractéristique des *tubercula* et des *setae* particulièrement longues qui les accompagnent, est très bien visible sur une chenille qui vient de s'éclore. La tête de la chenille est approximativement ronde, avec cet aplatissement dorsoventral que l'on trouve en général chez toutes les chenilles. Les trois derniers segments des pattes sont d'un jaune-brun; sur le premier qui est moins foncé, apparaît du côté inférieur une tache de chitine. Une tache pareille, mais plus petite, caractérise le second segment. Les *pedes spurii* sont développés sur le modèle de *p. coronati* à l'exception de la 5-me (dernière) paire de type *p. semicoronati*, avec un anneau incomplet de griffes menues.

La larve traverse sept mues; ses dimensions aux différents stades de développement sont les suivantes:

Stade de la chenille	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
Largeur de la tête en millimètres	0.25	0.32	0.48	0.64	0.80	1.04	1.20	1.45
Longueur du corps en millimètres	1.3—2	2—3.2	3.2—5	5—7	7—9	9—11.5	11.5—15	15—20

Durant les premières quelques journées après l'éclosion, la chenille séjourne dans un passage qu'elle perce au dedans de *Lemna minor* L., sa nourriture accoutumée. Elle apprête ensuite un fourreau en se servant de *Lemna*; aux stades suivants ce fourreau se présente sous la forme d'un tube régulier remplacé, après chaque mue, par un nouveau qui consiste de feuillets fraîchement assortis. En hiver, la chenille gèle, emprisonnée dans une couche de glace; elle s'introduit quelquefois dans une tige de roseau qui, découpée au printemps, flotte à la surface de l'eau et joue ainsi pour la chenille le rôle d'un fourreau. La chenille va se chrysalider à l'intérieur du fourreau. La Pyrale s'écot après neuf jours environ.

### Structure du tégument.

On sait que le tégument de la chenille est formé par des cellules d'hypoderme et de la cuticule qui lui sert de revêtement. Dans la cuticule chitinisée de la Cataclyste on distingue aisément deux couches:

1) une couche inférieure ou interne, comparativement épaisse; elle ne se teint que faiblement;



2) une couche supérieure ou externe, trois fois moins épaisse que la précédente; l'éosine et l'hématoxyline la colorent facilement, lui prêtant une teinte rose très-intense.

Ces couches sont différemment développées, en rapport avec le stade de la *Cataclyste*. On distingue en effet deux types de structure de la chitine; l'un se présente chez les chenilles moins âgées, depuis l'éclosion jusqu'à la 2-me mue (1-er et 2-me stade), l'autre apparaît à la 2-me mue et subsiste jusqu'au passage à l'état de nymphe. Ces différences ne se rapportent cependant pas à toutes les parties du corps; dans l'un et l'autre mode, la tête, le *pronotum*, le *prosternum*, et enfin les trois derniers segments des pattes thoracales sont fortement et uniformément chitinisés.

Au 1-er et au 2-me stade de développement, les chenilles sont revêtues de chitine lisse qui, au 2-me stade, devient quelque peu plus épaisse. Au contraire, chez les larves plus âgées, la peau de la chenille examinée à faible grossissement, ressemble à de la peau de chagrin que recouvrent d'innombrables petits boutons; c'est grâce à ces aspérités minuscules que ce genre de peau prend son aspect rugueux. M. Lübben<sup>1)</sup> fait mention de ces petites pointes de chitine qu'il appelle »Spitzchen«; mais il ne paraît pas avoir examiné leur structure. Nous distinguons trois espèces de pointes qui diffèrent par leur conformation, par leurs fonctions et par leur disposition:

a) petits cônes costaux, b) petits bâtonnets, c) monticules pointus.

a) Müller<sup>2)</sup> avait déjà remarqué les cônes costaux chez la chenille de *Nymphula nymphaeata* L. qui est une voisine bien proche de *Cataclysta*. Ces cônes, chez *Cataclysta*, sont très nombreux et attirent immédiatement l'attention dès que l'on examine les préparations. Ils se distinguent par leur structure caractéristique dont l'effet est d'augmenter considérablement la superficie de la surface extérieure. Ces cônes se présentent comme des excroissances à large base; ils sont munis de trabécules longitudinales costales qui se terminent en pointes; s'unissant au sommet

<sup>1)</sup> Lübben H. Über die Lebensgewohnheiten von *Cataclysta lemnata* und einige biologische Beziehungen zwischen Pyraliden und Chiloniden. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie III. 07.

<sup>2)</sup> Müller G. W. Beobachtungen an im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen. Zool. Jahrb. Syst. 6 Bd, 92.



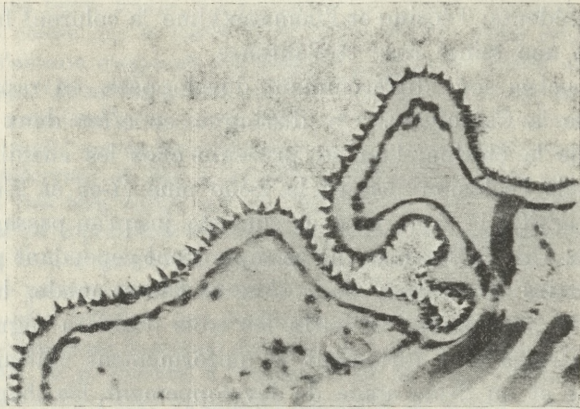


Fig. 1. Section par le tégument de la chenille de *Cataclysta lemnata*. (Coloration à l'hématoxyline et à l'éosine). Photographie microscopique.

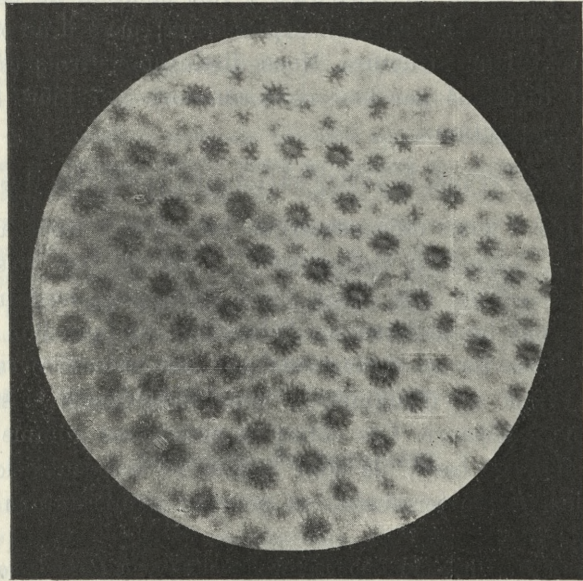


Fig. 2. Tégument de la chenille de *Cataclysta lemnata*. Vue prise d'en haut. Photographie prise avec objectif à immersion.



du cône, celles-ci forment un ensemble de pointes fines et aiguës dont l'une surtout est longue et très mince, véritable poil raide et comme hérissé. Ces trabécules donnent à l'ensemble du cône l'aspect caractéristique étoilé que l'on retrouve immédiatement dans les sections transversales ou sur les préparations du tégument (Fig. 1, 2, 3 et 6). Les cônes sont de deux catégories de

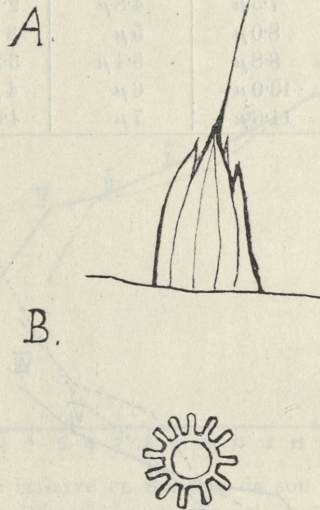


Fig. 3. Un cône costal.

A: vu dans la section longitudinale,

B: vu dans la section transversale.

grandeur; ceux dont les dimensions sont moindres, sont beaucoup plus nombreux que les grands. Leur hauteur varie avec l'âge de la larve; dans la catégorie des cônes de dimensions considérables l'hauteur est comprise entre 5 et 11,6  $\mu$ ; ses valeurs, aux différentes stades de développement, sont indiquées dans le Tableau I. La base, en forme de cône, qui mesure de 3 à 7  $\mu$ , est environ une fois et demie plus haute, en moyenne, que le poil (de 2 à 4,6  $\mu$ ). La croissance des cônes, après la 3<sup>me</sup> mue, est rapide, elle se ralentit ensuite; elle dépasse au début la vitesse générale de croissance de la chenille mais elle reste ensuite au-dessous de cette vitesse; c'est ce qui apparaît clairement à l'examen de la Fig. 4.

La courbe pointillée correspond à la croissance générale de la larve exprimée par la longueur totale du corps en millimètres; la



TABLEAU I.  
Dimensions et densité des cônes costaux.

Stade de la chenille	Hauteur moyenne des cônes	Hauteur de la base	Longueur d'un poil	Densité des cônes costaux
3 <sup>me</sup> (après la 2 <sup>me</sup> mue)	5 $\mu$	3 $\mu$	2 $\mu$	112.900/mm <sup>2</sup>
4 <sup>me</sup> (après la 3 <sup>me</sup> mue)	7.5 $\mu$	4.8 $\mu$	2.7 $\mu$	—
5 <sup>me</sup> (après la 4 <sup>me</sup> mue)	8.0 $\mu$	5 $\mu$	3 $\mu$	—
6 <sup>me</sup> (après la 5 <sup>me</sup> mue)	8.8 $\mu$	5.4 $\mu$	3.2 $\mu$	74.500/mm <sup>2</sup>
7 <sup>me</sup> (après la 6 <sup>me</sup> mue)	10.0 $\mu$	6 $\mu$	4 $\mu$	—
8 <sup>me</sup> (après la 7 <sup>me</sup> mue)	11.6 $\mu$	7 $\mu$	4.6 $\mu$	32.400/mm <sup>2</sup>

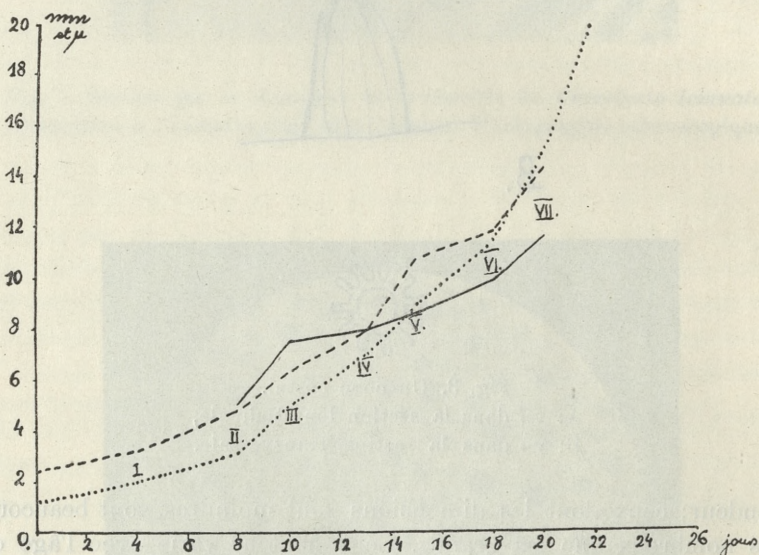


Fig. 4. Croissance des cônes costaux par rapport à la croissance générale de l'organisme; celle-ci est exprimée par la longueur du corps en millimètres (.....) et par la largeur de la tête multipliée par 10 (- - -). Les nombres romains correspondent aux mues successives.

courbe en hachures représente la croissance de la larve, mesurée par la largeur de la tête (les ordonnées donnent ces dimensions en millimètres mais multipliées par 10); la courbe continue permet de se rendre compte de la croissance des cônes: elle exprime leurs hauteurs (les poils inclus) en  $\mu$ , en fonction du temps. Dans la Fig. 5 on a donné comme abscisses les longueurs du corps en millimètres (courbe continue) ainsi que les largeurs de la tête



(courbe en hachures); sur l'axe des ordonnées on a porté les longueurs des cônes en  $\mu$ . La conclusion est la même qu'auparavant. Aux stades ultérieurs de développement, la hauteur relative des cônes diminue.

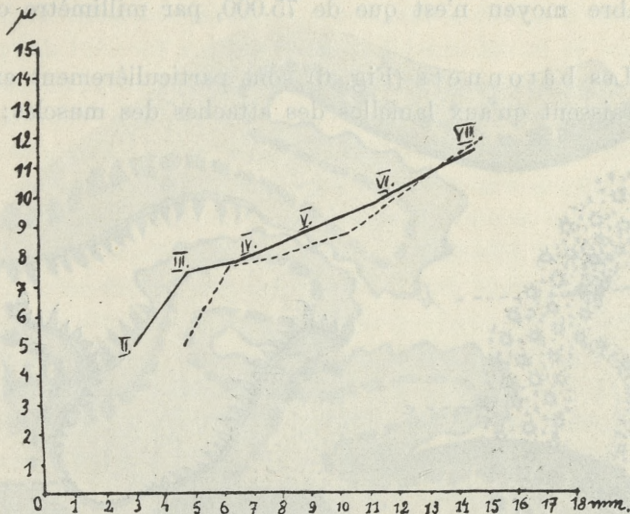


Fig. 5. Croissance de la larve en fonction de son âge, exprimée par la longueur du corps en millimètres (—) et par la largeur de la tête, multipliée par 10 (---), prises par rapport à la hauteur des cônes costaux. Les nombres romains correspondent aux mues successives.

La surface du tégument est parsemée d'un nombre très considérable de cônes dont il est question. J'ai fait environ une trentaine ou une quarantaine d'observations à l'aide d'un objectif à immersion et d'un micromètre oculaire; les nombres de cônes que j'ai comptés en moyenne sont donnés dans le 1<sup>er</sup> tableau; on voit tout de suite qu'ils sont fort considérables. Ils dépendent d'ailleurs du stade de développement. Chez une chenille après la 2<sup>me</sup> mue on a trouvé, par exemple, 112.900 cônes par millimètre carré de surface; après la 7<sup>me</sup> mue il n'y avait plus que 32.400 par millimètre carré.

La densité de la disposition des boutons est à peu près la même pour les différentes parties du corps; ainsi, par exemple, on ne constate à cet égard aucune différence entre la partie ventrale et la partie dorsale. Les boutons tendent cependant à se



concentrer en certains endroits donnés, par exemple à la base des *setae*, des *pedes spurii* et des attaches des muscles. Citons un seul exemple: on trouve 113.400 cônes par millimètre carré d'un segment de la peau qui avoisine immédiatement à la lamelle des attaches du muscle (la chenille était au 6<sup>me</sup> stade de développement); le nombre moyen n'est que de 75.000, par millimètre carré, environ.

b) Les bâtonnets (Fig. 6) sont particulièrement exigus; ils n'apparaissent qu'aux lamelles des attaches des muscles; dénuées

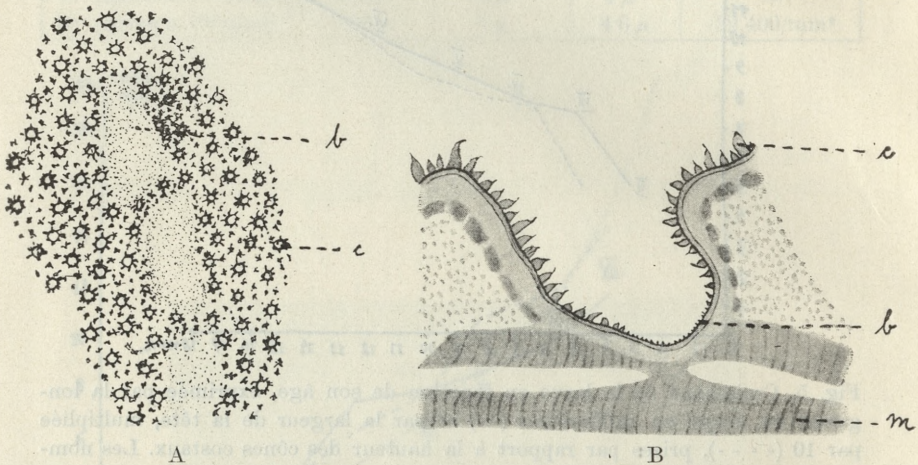


Fig. 6. Bâtonnets qui se trouvent sur les plaques des attaches des muscles:  
A vus d'en haut, B vus en section transversale.  
(b — bâtonnets, c — cônes, m — muscle).

de toutes autres excroissances, celles-ci se présentent à la surface de la chenille sous l'aspect de taches blanchâtres, disposées en bandes longitudinales. Ces poils sont extrêmement menus, en sorte que, lorsqu'on les examine à l'aide d'un objectif à immersion, à la surface d'un tégument délaissé par la chenille pendant la mue, ils n'apparaissent que comme des points à peine perceptibles, densément serrés l'un contre l'autre (Fig. 6 A). Ils constituent des baguettes longues et effilées dont la hauteur ne dépasse pas un quart de celle des cônes dont il vient d'être question ( $2\mu$  environ); la largeur de la base est environ dix fois moindre que celle d'un cône. La densité de leur répartition est donc dix fois plus considérable que celle des cônes.



c) Les monticules pointus ou aiguillons (Fig. 7), diffèrent des excroissances auxquelles nous venons de faire allusion, en ce que, dans leur constitution, la couche interne de chitine participe également. Ce sont des aspérités aiguës, de forme irrégulière; l'aspect de leur section verticale est celui d'un triangle;

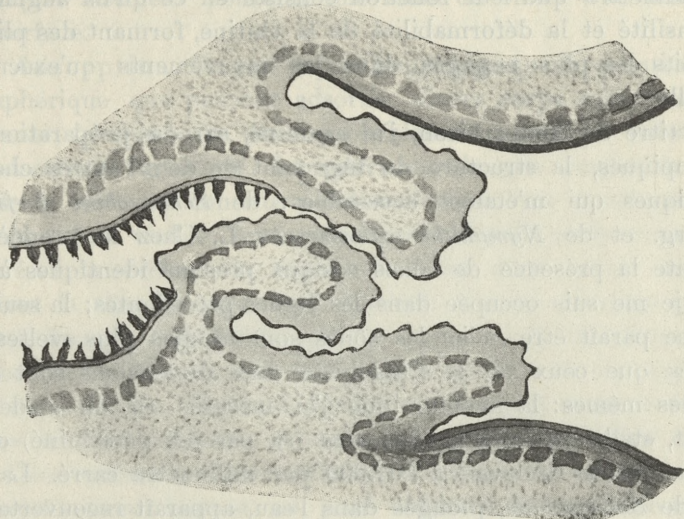


Fig. 7. Monticules pointus qui se trouvent sur les trochanters de la 1<sup>re</sup> et 2<sup>me</sup> paire des pattes thoracales de la chenille de *Cataclysta lemnata*.

la base de ce triangle est (relativement aux deux autres côtés) assez longue, le sommet se trouve d'habitude en dehors du rectangle édifié sur cette base. Ces prominences sont formées de chitine homogène; vues d'en haut, elles se présentent sous la forme de petites taches d'une teinte plus foncée, taches qui appartiennent à la couche extérieure de chitine.

Leurs dimensions sont plus considérables que celles des cônes; leur hauteur est, approximativement, une fois et demie, la largeur à la base environ deux ou trois fois plus grande. Les crochets qui en constituent les sommets ne font qu'un cinquième environ de la hauteur du monticule tout entier. Les cellules hypodermiques qui leur correspondent sont développées pareillement à celles qui se trouvent dans les parties du tégument parsemées de cônes.

Les monticules n'apparaissent qu'assemblés en menus groupements, à savoir: 1) sur le *prosternum*, entre la tête et la pre-



mière paire de pattes thoracales, 2) sur les trochanters, entre la chitine parsemée de cônes et la surface lisse des segments basaux des pattes (Fig. 7), 3) dans la partie ventrale, entre les pattes sur leurs *coxae*, enfin, 4) sur le deuxième (distal) segment des *pedes spurii*. D'après cette disposition des prominences, on pourrait admettre que leur fonction consiste en ce qu'ils augmentent la tensilité et la déformabilité de la chitine, formant des plis, aux endroits les plus engagés dans les mouvements qu'exécute la chenille.

A titre de comparaison, j'ai examiné, sur des préparations microscopiques, la structure du tégument de deux autres chenilles aquatiques qui m'étaient accessibles: de *Schoenobius forficellus* Thnbrg. et de *Nymphula nymphaeata* L. Chez la première on constate la présence de cônes costaux presque identiques à ceux dont je me suis occupée dans les lignes précédentes; la seule différence paraît être qu'ici les cônes sont un peu plus sveltes, plus élancés que ceux de la Cataclyste. Les dimensions sont à peu près les mêmes: la hauteur (que j'ai mesurée en un stade seulement, stade qui malheureusement n'a pas été déterminé) est de  $8 \mu$ , la densité s'élevait à 101.000 par millimètre carré. La chenille de *Schoenobius*, plongée dans l'eau, apparaît recouverte, tout comme la Cataclyste, d'une couche d'air qui réfléchit la lumière comme l'argent métallique. Quant à la chenille de *Nymphula* qui n'arrive à la respiration trachéenne qu'aux derniers stades de son développement, la surface du tégument, dans les stades moins âgés qui m'étaient uniquement accessibles, paraissait en général unie, par ci et par là quelque peu plissée, mais entièrement dépourvue de prominences.

#### Sur le rôle physiologique de la sculpture du tégument.

Grâce à la structure de son tégument la larve, lorsqu'elle descend au fond de l'eau, peut conserver à sa surface une couche mince d'air atmosphérique; c'est ce que M. Müller<sup>1)</sup> avait déjà remarqué. Le phénomène de réflexion totale qui se produit donne lieu à l'aspect d'un revêtement argenté que l'on observe bien souvent, par exemple, chez *Argyroneta aquatica*.

<sup>1)</sup> Müller G. W. Beobachtungen an im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen. Zool. Jahrb. Syst. 6 Bd, 92.



L'air atmosphérique est retenu à la surface du tégument soit par simple adhésion, soit par adsorption; de là, deux facteurs dérivant de la présence des cônes de chitine: a) la surface du tégument étant extrêmement augmentée, la quantité de gaz adsorbé est considérablement accrue; b) la configuration des cônes permet d'expliquer aisément pourquoi une foule de bulles d'air adhèrent à la surface.

1. Adsorption. On sait depuis longtemps que la quantité d'air atmosphérique que peuvent adsorber divers corps solides est très différente; la chitine se place probablement parmi les substances qui adsorbent fortement. La provision de gaz respirable dont dispose la larve ne consiste point seulement, par conséquent, de la couche d'air visible; une quantité considérable se trouve emmagasinée à la surface du tégument. C'est ainsi qu'on explique comment la chenille peut vivre environ soixante minutes au fond de l'eau lorsque la couche brillante d'air a déjà été consommée; j'ai observé ce fait maintes fois dans le courant de mes expériences. La respiration, dans ces conditions, ne peut avoir lieu qu'au dépens de l'air adsorbé ou encore par diffusion de l'air dissous dans l'eau ambiante. Cette diffusion d'ailleurs est un phénomène comparativement lent et ne peut suffire à la respiration; c'est pourquoi, après un certain laps de temps, l'animal périt.

2. Adhésion. Une couche d'air, visible à l'oeil nu, est retenue à la surface du tégument de la larve par l'action mécanique des prominences de chitine. L'eau ne mouille pas facilement la chitine; sans qu'il y ait sécrétion particulière, par les glandes, l'eau n'entre pas en contact direct avec la chitine. Grâce à sa tension superficielle l'eau ne pénètre point parmi les cônes costaux, qui facilitent par conséquent l'arrêt des bulles d'air. J'ai essayé, dans cet ordre d'idées, d'altérer la valeur de la tension superficielle du liquide ambiant. Les tensions superficielles des dissolutions des alcools polyvalents, des matières grasses, de l'éther, du savon etc. sont moindres que la tension de l'eau pure; pour les solutions des électrolytes, c'est le contraire qui a lieu. Ayant égard à ce que divers réactifs chimiques sont nuisibles à la vie des chenilles j'ai eu recours, dans la première (A) série des expériences, aux liquides suivants:

1. Eau distillée saturée d'oxygène. Tension superficielle à 20° C: 72.53 C. G. S. (dynes, par centimètre).







2. Solution renfermant 1 gr de chlorure de sodium (NaCl) dissous dans 100 gr. d'eau; tension superficielle, 72·815 C. G. S.

3. Solution à 1% d'alcool méthylique  $C_2H_5OH$  dans l'eau; tension superficielle, calculée pour la température de 16·4 C: 70·1 C. G. S.

4. Dissolution à 0·2% de savon dans l'eau; la tension superficielle de cette solution est inférieure à celle de l'eau pure.

Les valeurs des tensions superficielles dont il vient d'être question ont été calculées d'après les valeurs des constantes et les formules d'interpolation que l'on trouve dans les »Physikalisch-Chemische Tabellen« de Landolt et Börnstein, 5<sup>me</sup> Edition, Vol. I. Berlin 1923, pp. 198, 213 et 240.

Je remplissais quatre cristallisoirs, très plats et de petites dimensions, des liquides dont on vient de lire l'énumération; j'avais soin de remplir les cristallisoirs totalement et de les couvrir de lames en verre de manière qu'aucune bulle d'air atmosphérique n'y puisse avoir accès. Dans chaque cristallisoir, une chenille au 8<sup>me</sup> stade (à l'exception d'une seule qui se trouvait être au 7<sup>me</sup> stade) avait été déposée au fond du liquide; j'observais la conduite de la larve ainsi que la vitesse avec laquelle disparaissait la couche d'air qui la revête. Cette vitesse, évidemment, est d'autant plus grande que la tension superficielle du liquide ambiant est moins considérable. La couche argentée disparaît entièrement après 70 minutes dans l'eau distillée, après 30 minutes dans la solution de l'alcool méthylique, après 20 minutes dans l'eau savonnée; la couche d'air se maintient durant le temps le plus long dans la solution de NaCl (voir Tabl. II). La vitesse avec laquelle la couche d'air est détruite est donc 3·5 fois plus grande dans l'eau savonnée que dans l'eau pure.

J'ai effectué ensuite deux autres séries d'expériences (B et C); dans celles-ci je me bornais à comparer la durée pendant laquelle la couche d'air persiste dans l'eau distillée et dans une solution à 0·05% de savon dans l'eau. Les résultats de ces expériences sont résumés dans le Tableau III.

TABLEAU III.  
Temps, dans lequel la couche d'air disparaît (en minutes).

Série d'expériences	Dans l'eau distillée	Eau savonnée	Rapport
A.	70	20	3·5
B.	200 environ	75	2·7 environ
C.	105	30	3·5



Ces expériences permettent donc de vérifier que l'adhésion d'une couche d'air à la surface de la chenille dépend essentiellement de la tension superficielle du liquide environnant; de manière indirecte, elles mettent en lumière le rôle que jouent les cônes chitineux dans la respiration de la chenille.

La valeur de la tension superficielle du liquide dans lequel la Cataclyste est immergée est donc un facteur important dans l'écologie de l'organisme. L'eau qui contient des quantités considérables de substances organiques à l'état de décomposition, renferme toujours de l'ammoniaque, de l'acide sulfhydrique etc.; grâce à la présence de ces composés, la tension superficielle diminue, circonstance défavorable au développement des larves. Voilà qui explique comment la Cataclyste n'apparaît en général que dans les bassins dont l'eau est relativement peu contaminée. Lorsque, au contraire, l'eau contient des quantités appréciables de sels en solution, la tension superficielle est augmentée et la respiration de la chenille devient plus facile.

Ainsi, par exemple, dans les canaux transversaux qui communiquent avec le golf de Puck, aux environs de Wielka Wieś, la Cataclyste se rencontre en profusion.

### Respiration.

On sait que, suivant le stade de leur développement, la respiration chez les larves de la Cataclyste, s'accomplit de deux manières différentes. Les chenilles de bas âge sont *apneustiques*: elles transpirent par la surface toute entière du tégument, les stigmates restent clos et ne s'ouvrent qu'après la seconde mue; ce n'est alors que la respiration devient trachéenne; on dit alors que la chenille est *péripneustique*.

**Stades apneustiques.** Les troncs trachéens longitudinaux sont déjà visibles chez les embryons d'un certain âge, enroulés au-dedans de l'oeuf, lorsqu'on ne peut encore distinguer les taches noirâtres de chitine à la tête et au *pronotum*. Ces troncs, qui sont remplis d'air, paraissent brillants dans la lumière transmise et se dessinent en bandes foncées dans la lumière réfléchie.

Tant qu'elles sont jeunes, les chenilles, après l'éclosion, ne sont point pourvues de la couche d'air adhérente que l'on aperçoit à la surface des chenilles âgées; ceci s'explique évidemment par la vie endophage de la chenille qui peut facilement et immédiatement



aspirer l'oxygène que fournit la plante. Les prominences chitineuses tellement caractéristiques pour les chenilles plus âgées font défaut avant la première mue; cette circonstance confirme ce que nous venons de dire sur le rôle de ces prominences dans l'adhésion de l'air atmosphérique et elle constitue en même temps un exemple frappant de l'économie de la Nature.

La correspondance réciproque de ces phénomènes cesse d'être aussi exacte et marquée dans l'évolution ultérieure de la chenille. Les prominences chitineuses n'apparaissent qu'après la deuxième mue; tandis que, deux jours après la première mue (sept jours après l'éclosion), on distingue déjà à la loupe une couche d'air très-mince qui revêt la larve. Au premier stade, la respiration s'effectue par conséquent par le tégument, grâce à la diffusion de l'oxygène fourni par le milieu ambiant. Je déposais une chenille avec son fourreau encore bien primitif, composé de deux feuilles de lentilles de marais, dans un cristalliseur totalement rempli d'eau (que l'on avait prélevée des conduites de la ville); la chenille y vivait comme d'ordinaire durant 9 jours mais, à la fin, ayant dévoré son propre fourreau, elle périt de faim. Dans cette expérience, la larve avait à sa disposition toute la quantité d'oxygène que lui fournissait la lentille de marais; j'ai donc répété l'expérience sur une larve dépourvue de fourreau, elle succomba après 74 heures, ayant existé trois jours sans accès d'air et dans un manque absolu de nourriture. Cependant, c'est le défaut de nourriture qui, dans ce cas, est le facteur dominant; c'est ce que prouve l'expérience de contrôle faite de la manière suivante: une chenille qui jouissait d'une provision illimitée d'air atmosphérique mais se trouvait entièrement dénuée de nourriture, succomba également après 70 heures d'existence. La respiration s'effectue donc par diffusion aux dépens de l'air dissous dans l'eau. Dans une expérience dans laquelle l'eau des conduites était remplacée par de l'eau distillée, la chenille succomba au bout de 30 heures.

Les stades péripneustiques. Après la deuxième mue, la chenille respire au moyen des stigmates ouverts, aux dépens de la couche d'air qui l'environne; celle-ci se renouvelle grâce à la diffusion de l'air dans l'eau<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Dans ce procès de respiration (que l'on nomme respiration physique) la diffusion s'accomplit grâce à la différence de pression qui existe dans la



D'après divers auteurs, la larve a encore à sa disposition les quantités d'oxygène que fournissent, pendant l'assimilation, les plantes aquatiques; dans notre cas, la lentille de marais dont consiste le fourreau. Cette hypothèse est confirmée par le fait des précautions et des soins que prennent les chenilles afin de pourvoir leurs fourreaux de lentilles toujours fraîches. En se plaçant à ce point de vue on aurait de la peine à expliquer, cependant, comment il se fait qu'une chenille peut vivre et se développer comme d'habitude, étant renfermée dans un fourreau artificiel, composé, par exemple, de bouchon de liège, de tubes en cristal etc.

### Sommaire.

1<sup>o</sup>. A la surface du tégument de la chenille de *Cataclysta lemnata*, qui est parfaitement adaptée à la vie aquatique, on peut distinguer trois espèces de prominences chitineuses:

a) de petits cônes costaux très nombreux, composés d'une large base et d'un long poil, disséminés sur presque tout le corps; leurs dimensions qui varient d'ailleurs avec l'âge de la larve sont de 5—11,6  $\mu$ , leur densité est considérable (p. ex. au 5<sup>me</sup> stade 74.500 par millimètre carré);

b) des bâtonnets extrêmement menus qui ne se trouvent que sur les plaques des attaches des muscles;

c) des monticules pointus disséminés dans des endroits qui sont les plus engagés dans les mouvements qu'exécute la chenille, par exemple dans la partie ventrale et paramédiane du corps, entre les pattes sur leurs coxae.

2<sup>o</sup>. Les cônes costaux jouent un rôle décisif dans la respiration. Grâce à des phénomènes d'adsorption (qui de leur côté dépendent de la tension superficielle du liquide ambiant) ils tendent à produire l'adhésion d'une couche d'air atmosphérique à la surface du tégument. C'est ce qu'on a prouvé dans une série d'ex-

---

couche d'air environnant la larve et dans l'eau ambiante. Cette différence peut être représentée par l'expression  $760 M/\gamma S$ , dans laquelle  $S$  désigne l'air de la surface de la larve,  $M$  la masse de l'oxygène consommé et  $\gamma$  est le coefficient d'invasion c'est-à-dire la quantité d'oxygène qui passe par diffusion de l'eau ambiante à la couche gazeuse lorsque la différence de pression, l'air de la surface et la durée du phénomène sont égales aux unités correspondantes.



périences, dans lesquelles les chenilles ont été plongées dans différents liquides dont la tension superficielle est inférieure (eau savonnée, solution d'alcool méthylique dans l'eau) ou supérieure à celle de l'eau distillée. La vitesse avec laquelle la couche d'air adhérente à la surface disparaît varie en raison directe de la valeur de la tension superficielle du liquide ambiant.

3°. Les cônes n'apparaissent sur le tégument de la larve qu'après la 2<sup>me</sup> mue, lorsque la chenille passe de la respiration par le tégument (stade apneustique) à la respiration trachéenne (stade péripneustique).

Je tiens à remercier respectueusement M. le Professeur T. Garbowski de la bienveillance avec laquelle il m'a prodigué ses précieux conseils au cours de mon travail. J'adresse aussi mes meilleurs remerciements à M. le Dr. R. Wojtusiak qui m'a obligeamment aidé dans mes expériences.

(Institut de Psychogénèse de l'Université Jaguellone).







*Uwagi o układzie limfatycznym śluzicy (Myxine glutinosa L.). — Bemerkungen über das Lymphgefäßsystem der Myxine glutinosa L.*

Mémoire

de M. Z. **GRODZIŃSKI**,

présenté, dans la séance du 4 juillet 1932, par M. H. Hoyer m. t.

Über das Lymphgefäßsystem der Rundmäuler, *Cyclostomata*, herrschen verschiedene Anschauungen. Die gleichen Gefäßbezirke der Gefäße werden entweder als Venen, oder Lymphgefäße, oder veno-lymphatische Gefäße oder weiße beziehungsweise rote Lymphgefäße betrachtet. Für die Kenntnis der Lymphgefäße der Myxinoideen sind besonders die Arbeiten von Cole wichtig. Auf Grund seiner Untersuchungen teilt er alle Lymphgefäße der Myxine in zwei große Gruppen »red lymphatics« und »white lymphatics« ein, von denen die ersteren außer Lymphe auch Erythrocyten enthalten. Zu den roten Lymphgefäßen gehören nach Cole verschiedene subkutane und peribranchiale Säcke, außerdem mehrere kleine Sinus der Mundhöhle und des Schlundes. Zu den weißen Lymphgefäßen gehören die Gefäße des Darmes und der Körpermuskulatur nebst ihren Verbindungsästen und den Ableitungsstämmen.

Meine eigenen Untersuchungen beschränken sich auf die Gefäße der zweiten Gruppe. Die Gründe, aus welchen ich die »red lymphatics« und das Kaudalherz übergangen habe, sollen im letzten Abschnitte der Arbeit angegeben werden. Als Material dienten mir Myxine-Exemplare, die ich in der Biologischen Station auf Herdla (Norwegen) gesammelt und daselbst mit Berlinerblau oder Tusche injiziert habe. Zwecks weiterer Untersuchungen wurden die entsprechenden Abschnitte des Tierkörpers im Cedernholzöl oder Glycerin aufgehellt, teilweise in Schnittserien zerlegt.



### Die Darmgefäße.

In der Darmwand existieren zahlreiche Lymphkapillaren und ein längs der Anheftung des Mesenteriums verlaufender Lymphstamm. Die Lymphkapillaren bilden ein engmaschiges unregelmäßiges, in sich geschlossenes Netz, das nur von der Serosa bedeckt, sich auf der Oberfläche des Darmes ausbreitet (Fig. 2). Auf der Dorsalseite des Darmes stehen die Kapillaren mit dem Längsstamme in Verbindung. Die Verbindungsäste der Lymphkapillaren behalten größtenteils ihre normalen Dimensionen; ein Teil jedoch von ihnen erweitert sich zu stärkeren kurzen Ästen. In die oberflächlichen Kapillaren münden diejenigen der tieferen Schichten des Darmes. Die tieferen Lymphkapillaren bilden weitmaschige Netze, die die Darmwand in allen Richtungen bis zur Schleimhaut durchsetzen. In ihrer Anordnung passen sich die Lymphkapillaren dem Verlaufe der Darmfalten an, in deren Bereiche sie sich stärker ausbreiten.

Die Anwesenheit des kapillaren Lymphnetzes des Darmes wurde zuerst von Cole festgestellt. Er beschreibt richtig seine Lage dicht unter der Serosa, zwischen dieser und den Blutgefäßkapillaren, sowie seine Verbindung mit dem Lymphstamme. Seine Behauptung jedoch, daß »the capillaries arise blindly in the wall of the gut« und die betreffende Abbildung entspricht nicht meinen Befunden. Die Kapillaren bilden ein in sich geschlossenes Netz. Cole sah auch die tieferen Lymphkapillaren nicht, was ich der mangelhaften Injektion zuschreibe. Das Injizieren der Lymphkapillaren durch direkten Einstich in die Darmwand muß vermieden werden, da dabei auch Blutgefäße mitinjiziert werden. Dagegen gelangt die Injektionsmasse von dem Ductus thoracicus rückläufig ziemlich leicht bis zum Darne, an dessen Oberfläche sie sich nur spärlich ausbreitet. Durch entsprechend sanfte Massage mittelst feuchter Watte lassen sich die oberflächlichen Lymphkapillaren vollkommen mit Injektionsmasse füllen, wobei dieselbe auch teilweise in die tieferen Kapillaren gelangt. Die Umrisse der in dieser Weise dargestellten Gefäße heben sich stark von den umgebenden Geweben ab, so daß sie mit künstlich erzeugten Extravasaten nicht verwechselt werden können.

Alle Darmkapillaren öffnen sich in den von Cole entdeckten und richtig beschriebenen *Truncus lymphaticus intestinalis* (Fig. 2,



Tli). Dieser Stamm liegt in der dorsalen Mittellinie des Darmes, linkerseits der *V. suprainestinalis* (Fig. 1, Tli, Si.). In der Analgegend erweitert er sich nach Cole in einen *Sinus rectalis*, der den Darm umgreift und vermittelt einer besonders starken Anastomose in den linken *Ductus thoracicus* mündet. In meinen Präparaten fand ich in der Analgegend ein sinusartiges Gefäß von verschiedenem Aussehen. Es beginnt am *T. l. intestinalis* mit breiter Basis und wendet sich an beiden Seiten des Darmes seiner ventralen Fläche zu. Dort fließen die beiden Arme des Sinus wieder zusammen. Sein ventraler Abschnitt wird entweder durch einen einheitlichen Lymphraum oder durch sinusartig ausge dehnte Kapillaren gebildet. Ähnliche sinuöse Gebilde kommen auch in anderen Abschnitten des Sinus vor, wodurch dessen Dimensionen beträchtlich verringert werden. Das führt zur Annahme, daß der Sinus durch Ausbuchtung und Zusammenfließen von Darmkapillaren entstanden ist. Der Sinus kommuniziert mit beiden *Ductus thoracici* vermittelt zwei normaler Äste, die weiter unter dem Namen *Vasa lymphatica mesenterica* beschrieben werden und welche die ähnlichen Gefäße anderer Körperabschnitte an Stärke nicht übertreffen.

Auf dem Darne der *Myxine* verläuft der *V. subintestinalis* (Fig. 1, Vsb, Tls.) parallel ein Lymphstamm, *Truncus lymph. subintestinalis*, der in den *Sinus intestinalis* mündet. Da die Länge dieser Vene stark variiert, ist auch die Länge des begleitenden Lymphstammes verschieden.

Dorsalwärts entspringen von *Tr. lymph. intestinalis* zahlreiche Stämmchen, die ihn mit den *Ductus thoracici* verbinden (Fig. 2, Vlm, Tl.). Ihre Anzahl, Anordnung und Verlauf steht in engem Zusammenhange mit dem Vorkommen der *Aa. mesentericae*. Es liegt nämlich jeder *A. mesenterica* beiderseits je ein Lymphgefäß — *Vas lymphaticum mesentericum* — dicht an. Die Zahl der Lymphgefäße ist also zweimal größer als die der entsprechenden Arterien. Die Anordnung der letzteren ist nicht streng metamer und das gleiche gilt auch für die Lymphgefäße. Die Lymphgefäße folgen jeder Arterie in ihrem Verlaufe von der Aorta bis zum Darne. Unterwegs umgreifen sie in regellosen Abständen die Arterien vermittelt der Queranastomosen. Die paarigen *Vasa lymph. mesenterica* öffnen sich in den *Tr. lymph. intestinalis*, jedes für sich mit einer sinusartigen Erweiterung. Am dorsalen Ende fließ-







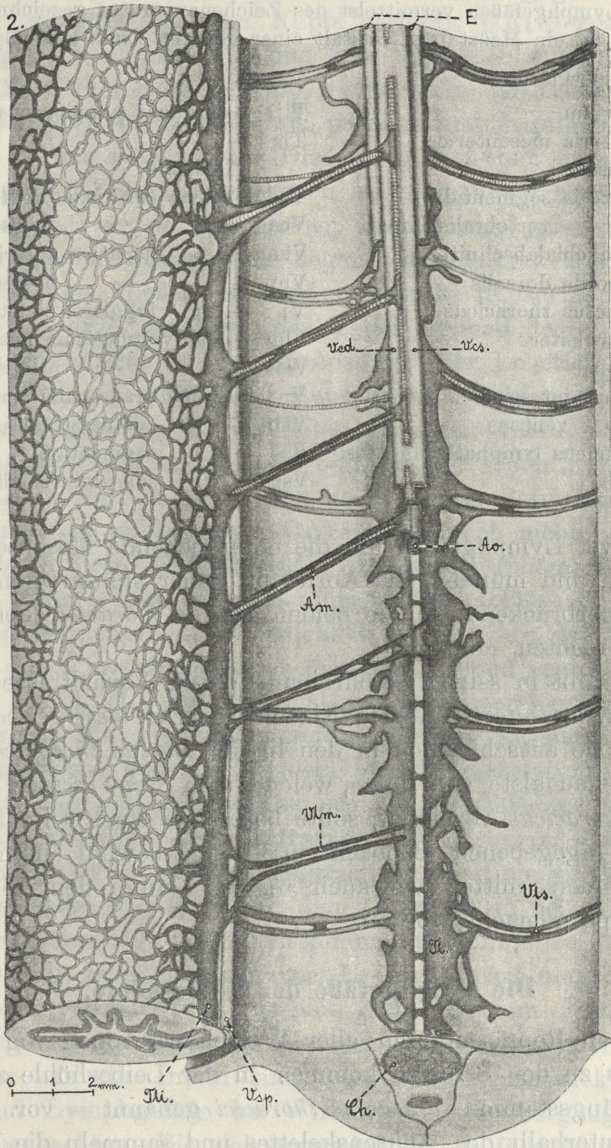


Fig. 2. Die geöffnete Bauchhöhle. Der Darm ist mit seinem Gekröse nach rechts verschoben, die Gonaden sind in der Abbildung weggelassen. Die Harnleiter und Kardinalvenen bedecken den kranialen Abschnitt der Ductus thoracici.



Beide Abbildungen wurden von Präparaten der *Myxine glutinosa* mit injizierten Lymphgefäßen vermittelt des Zeichenapparates gezeichnet. Jeder Abbildung ist ein Maßstab in Gestalt einer geraden Linie beigegefügt.

Zeichenerklärung:

A — Atrium	Tlj — Truncus lymphaticus jugularis
Am — Arteria mesenterica	Tls — » » subintestinalis
Ao — Aorta	Vcd — Vena cardinalis dextra
As — Arteria segmentalis	Ves — » » sinistra
Av — » vertebralis impar	Vha — » hepatica anterior
B — Branchialabschnitt	Vhp — » » posterior
Ch — Chorda dorsalis	Vj — » jugularis sinistra
Tl — Ductus thoracicus	Vlm — Vaslymphaticum mesentericum
E — Harnleiter	Vls — » » segmentale
H — Hepar	Vp — Vena praerenalis sinistra
Si — Sinus intestinalis	Vsb — » subintestinalis
Sv — » venosus	Vse — » segmentalis
Tli — Truncus lymphaticus intestinalis	Vsp — » suprainestinalis

sen je zwei Lymphgefäße um die entsprechende Mesenterialarterie herum und münden, die Aorta mit einer sinusartigen Erweiterung überbrückend, in die beiden *Ductus thoracici*, den linken und den rechten, ein.

Cole gibt in seiner Beschreibung dieser Verhältnisse an, daß die *Vv. ll. mesenterica* nur in Einzahl jeder *A. mesenterica* folgen und daß sie ausschließlich in den linken *Ductus thoracicus* münden. Das kaudalste von ihnen, welches den *Sinus rectalis* mit dem *Ductus thoracicus* verbindet, sollte besonders stark sein. Die oben von mir angegebenen Beobachtungen sind sowohl an mikroskopischen Querschnitten wie auch »*in situ*« unter dem Binokularmikroskope gemacht worden.

### Die Hauptgefäße der Leibeshöhle.

Bei den Repräsentanten aller Wirbeltiergruppen von den Fischen bis zu den Säugern kommen in der Leibeshöhle zwei parallele Längsstämme — *Ductus thoracici* genannt — vor. Sie verlaufen unterhalb des Achsenskelettes und sammeln die Lymphe vermittelt verschiedener Seitenzweige vom Darne und der Rumpfmuskulatur. Schon J. Müller spricht von der Anwesenheit solcher Gefäße bei *Myxine*. Er fand durch Aufblasen einen Lymphbehälter zwischen der Chorda und den großen Blutgefäßen des



Bauches, welcher nach vorne von der Kiemengegend in zwei Stämme gespaltet bis zum Kopfe verläuft. Cole ergänzte und berechtigte diese spärlichen und zum Teil auch unrichtigen Angaben. Nach ihm beginnen die Hauptgefäße der Leibeshöhle — *Sinus chordales laterales* — als paarige und parallele Lymphstämme in der Gegend der Ohrblasen. Von hier aus verlaufen sie ventrolateral zur Chorda nach hinten und gelangen bis zum Schwanzende, wo sie voneinander unabhängig, jeder in das an der betreffenden Körperseite liegende Kaudalherz münden. Die beiden Stämme fließen an zwei Stellen zu unpaarigen Gefäßen zusammen. Vorne geschieht das in der Gegend der zwei letzteren Kiemen, oberhalb des Herzens und der Leberlappen. Dort existiert also ein geräumiger sinusartiger Lymphraum, der sich auf einer langen Strecke ausbreitet. Die zweite Stelle, wo die paarigen Stämme zusammenfließen, befindet sich schon im Schwanz.

Die Angaben von Cole sind nach meinen Befunden in mancher Beziehung zu ergänzen. Cole äußert sich nicht näher über den Habitus dieser Gefäße. Auf Grund seiner schematischen Abbildung könnte man sie für röhrenartige Gefäße von geraden Umrissen betrachten. In Wirklichkeit ist nur ihre, der Aorta respektive der *A. vertebralis impar* zugekehrte Wand gerade gestreckt (Fig. 1, Tlj, 2, Tl). Auf der anderen also lateralen Seite setzen sich aus der Wand der Stämme fingerförmige Ausläufer zwischen das Peritoneum und die Muskeln fort. Die Länge, Dicke, Richtung und Zahl dieser Ausläufer ist sehr verschieden. Es sind sicher keine Artefakte oder Extravasate, weil sie von den sie umgebenden Geweben scharf abgegrenzt sind und die sie ausfüllende Injektionsmasse sich nicht mit dem Glasstabe in beliebiger Richtung verschieben läßt. Außerdem kommen auch inmitten des Hauptstammes s. g. Inselbildungen vor. Es sind scharf umgrenzte Löcher, die in dem Gefäße wie eine Insel in einem Fluße liegen. Diese Eigentümlichkeiten der Gefäße, nämlich die fingerförmigen Ausläufer und die Inseln sind während der Entwicklung der Blut- und Lymphgefäße bei Wirbeltieren als Übergangsstadium oft zu beobachten. Die sich entwickelnden Gefäße besitzen vielfach noch sehr dünne und plastische Wandungen, denen die lockeren, embryonalen Gewebe einen nur geringen Widerstand leisten. Diesen embryonalen Habitus der Lymphgefäße hat *Myxine* auch im erwachsenen Zustande beibehalten.



Cole macht keinen Unterschied zwischen den paarigen Längsstämmen des Bauchabschnittes und denen der Schlundgegend. Die letzteren (Fig. 1, Tlj) verlaufen vom Kopfe bis zum zweiten Kiemensacke (Fig. 1, B) lateral von der Chorda dorsalis, weit voneinander entfernt, so daß sie die zwischen ihnen liegende *A. vertebralis impar* nicht berühren. Durch Entfernen des Zungenapparates und des Schlundes werden sie gänzlich entblößt. Es existieren keine sie miteinander verbindenden Anastomosen. Die Längsstämme des Bauches (Fig. 2, Tl) verlaufen dagegen unterhalb der Chorda dorsalis, der Aorta dicht anliegend. Die Kardinalvenen und Nierengänge bedecken sie fast vollkommen von der Bauchseite (Fig. 2, E, Vcd, Vcs). Zahlreiche Anastomosen verbinden sie miteinander. Die einen erwähnte ich schon bei der Beschreibung der *Vasa lymph. mesenterica*. Es sind nämlich ihre Endabschnitte, die auf der ventralen Seite der Aorta sich miteinander vereinigen und lateral von ihr in die beiden Längsstämme münden. Außer diesen Verbindungen existieren zahlreiche Anastomosen, die in unregelmäßigen Abständen zwischen den Längsstämmen verlaufen. Sie können dabei die Aorta von oben oder von unten umgreifen. Infolgedessen erscheint die Aorta auf manchen Querschnitten von einem Ringe von Lymphgefäßen umgeben.

Der mittlere Abschnitt der großen lymphatischen Längsstämme fließt an der von Cole richtig angegebenen Stelle zu einem unpaarigen Gefäße zusammen (Fig. 1, Si). Einen Teil desselben, der den Schlund in der Herzgegend umgreift, nennt Cole *Sinus intestinalis*. Von hinten münden in ihn die *T. l. intestinalis* und *T. l. subintestinalis* (Fig. 1, Tli, Tls) ein. Den Namen — *Sinus intestinalis* — möchte ich auf den ganzen unpaarigen mittleren Abschnitt der Längsstämme erweitern. Er ist nämlich ein einheitlicher Sack, dessen Umfang in der Herzgegend im Bereiche von ungefähr drei Körpersegmenten am größten ist. Nach vorne und hinten von der Herzgegend verschmälert er sich allmählich und geht in die normalen paarigen Stämme über. Dieser Übergang spielt sich in der kranialen Richtung im Bereiche der 5—6, in der kaudalen Richtung im Bereiche der 4—5 Körpersegmente ab. Sein ventraler, den Schlund umgreifender Abschnitt kann bis zu einem gewissen Grade durch sinusartig ausgedehnte Kapillaren ersetzt werden.

Charakteristisch ist das Verhältnis der Blutgefäße zu dem Sinus. Alle Längsvenen und ihre Segmentaläste, sowie *A. vertebra-*



*lis impar* (Fig. 1, Vj, Vp, Vse, Av) verlaufen an der äußeren Oberfläche der Sinuswand. Ein kurzer Abschnitt der Aorta, im Bereiche der drei Körpersegmente der Herzgegend, liegt inmitten des Sinus. Kaudalwärts von der Stelle, wo die Aorta den Sinus verläßt, verläuft sie an seiner ventralen Oberfläche, bis sie endlich die Chorda zwischen den paarigen Lymphstämmen erreicht (Fig. 1, Ao). Mehrere (4—5) Segmentalarterien (Fig. 1, As), die in die Aorta der Herzgegend und in den anliegenden Teil der *A. vertebralis* münden, passieren den Sinus, wobei sie die Sinuswand durchbrechen.

In die lymphatischen Längsstämme des Leibes münden außer den oben beschriebenen *Vv. ll. mesenterica* auch die *Vv. ll. segmentalia* (Fig. 1, 2, Vls) der Rumpfmuskulatur. Das *Vas lymphaticum segmentale* besteht aus einem dorsalen Aste, welcher senkrecht zur Chorda und zum Rückenmarke verläuft, und aus einem ventralen, der unterhalb des Peritoneums bis zum geraden Bauchmuskel gelangt. Der letztere Ast kommuniziert mit dem subkutanen Lymphsacke vermittelt einer Anastomose. Die lymphatischen Segmentalgefäße sind paarig angeordnet, so daß sie immer eine segmentale Arterie oder Vene von zwei Seiten umgreifen. In manchen Segmenten können sie rückgebildet sein. Zu diesen schon von Cole gemachten Beobachtungen kann hinzugefügt werden, daß die paarigen ventralen Äste der Segmentalgefäße miteinander durch Anastomosen verbunden sind. Auch finde ich eine andere Verbindungsweise der Segmentalgefäße mit den subkutanen Lymphsäcken. Ihre ventralen Äste gelangen bis zu dem oberen Rande der geraden Bauchmuskel und wenden sich dort dem großen Drüsensacke zu, an dessen Wand sie sich in zwei Äste teilen. Der eine biegt nach oben um und mündet in den lateralen, der andere wendet sich nach unten und öffnet sich in den ventralen subkutanen Lymphsack.

### Betrachtungen über die Homologien der Gefäßstämmе.

Ich beginne mit dem von Cole für *Myxine Sinus chordalis lateralis* genannten Hauptstamme. Bei allen höheren Wirbeltieren verlaufen fast in der gleichen Lage wie letzterer vom Kopfe bis zum Schwanze zwei Gefäßpaare, die *Ductus thoracici* und die *Truncus lymphatici jugulares*. Bei der *Myxine* wurde der vordere



Abschnitt der Längsstämme dem Bauchabschnitte bereits oben gegenübergestellt und diese Trennung ist in der verschiedenen Lage der beiden Stämme zur *Chorda dorsalis* und im Mangel der Anastomosen zwischen den paarigen Stämmen dieser Abschnitte begründet. Außerdem fehlen die Mesenterialäste im vorderen Abschnitte der Längsstämme.

Der Bauchabschnitt des *Sinus chordalis lateralis* der Myxine kann mit dem *Ductus thoracicus* anderer Wirbeltiere homologisiert werden. Bei allen Tieren liegen sie, wenigstens embryonal, als paarige Gefäße unterhalb der Chorda zu beiden Seiten der Aorta. Ihr weiterer Schicksal während der Entwicklung kann verschieden sein. Sie persistieren als paarige Stämme (*Selachii*, *Aves*), oder vereinigen sich in verschiedenem Grade zu einem sinusartigen Lymphbehälter (*Urodela*, *Reptilia*), oder es obliteriert einer von ihnen und nur der andere bleibt (manche *Mammalia*) übrig. Bei der erwachsenen Myxine behalten die Bauchstämme die primitive, paarige Anordnung und einen embryonalen Habitus. Für die Homologie der besagten Lymphstämme der Myxine mit dem *Ductus thoracicus* anderer Wirbeltiere spricht auch die Anwesenheit der Seitenäste, der Segmental- und Mesenterialgefäße, welche in beiden Fällen ähnlich angeordnet sind. Die Homologie der Segmentalgefäße erweckt keinen Zweifel, weil sie an denselben Stellen bei allen Wirbeltieren verlaufen und ähnliche Seitenzweige besitzen. Die Anordnung der Mesenterialgefäße läßt bei erwachsenen Tieren wesentliche Unterschiede erkennen, welche als Folge des Anlegens der Darmwindungen entstehen und als eine sekundäre Erscheinung zu deuten sind. Diejenigen Teile des Darmtrakts, die die primitive Lage beibehalten, besitzen auch die Mesenterialgefäße in unveränderter Anordnung, wie bei der Myxine. Sie gelangen bei erwachsenem *Amblystoma* z. B. in jedem Körpersegmente paarweise an den Darm und umgreifen dabei paarweise ein Blutgefäß.

Wenn die Anordnung der Bauchabschnitte der subchordalen Lymphstämme und seiner Seitenzweige für seine Homologie mit dem *Ductus thoracicus* anderer Wirbeltiere spricht, so erweckt seine Mündungsweise in das Venensystem auf den ersten Blick Bedenken. Alle größeren Lymphstämme des Körpers fließen bei höheren Wirbeltieren in der Herzgegend zusammen und münden auf der linken und rechten Seite in die Hauptvenen. Bei Myxine



entsteht zwar aus dem Zusammenfluß verschiedener, aber nicht aller Lymphstämme, ein geräumiger *Sinus intestinalis* in der Herzgegend, der jedoch hier mit dem Venensystem in keiner direkten Verbindung steht. Doch besteht nach Cole jederseits eine Verbindung zwischen dem sechsten lymphatischen Peribranchialsinus (nach Cole »red lymphatics«) mit dem vorderen Kardinalvenensystem. Somit würden sich wenigstens die »roten« Lymphgefäße des vorderen Körperabschnittes mit den Kardinalvenen, wie bei anderen Wirbeltieren, vereinigen. Außerdem kommuniziert in der vorderen Branchialgegend der »lingual sinus« nach Cole mit der unpaaren Jugularvene. Die Mündungen der genannten Lymphgefäße sind mit Klappen versehen, die den Rücklauf des Blutes verhindern. Eine weitere Verbindung, schon im Bereiche der »white lymphatics«, existiert noch im Schwanze, wo die Kaudalherzen den Inhalt der subchordalen Lymphstämme in die Kaudalvene treiben. Diese Zustände hängen wohl mit der abgeänderten Anordnung der Kardinalvenen in der Herzgegend zusammen. Es fehlt gänzlich der rechte *Ductus Cuvieri* und die Venen der linken Seite sind auch stark abgeändert. Falls man die Verbindung zwischen dem Lymph- und Venensystem des vorderen Körperabschnittes gesondert betrachtet und die Entwicklung des *Sinus intestinalis* als eine sekundäre Erscheinung auffaßt, steht kein Hindernis entgegen, den Bauchabschnitt der subchordalen Lymphstämme als *Ductus thoracicus* zu bezeichnen, zumal dieser Abschnitt des Lymphgefäßsystems mit dem vorderen im Zusammenhange steht. Eine entgültige Entscheidung dieses Problems können nur künftige Untersuchungen an Embryonen geben.

Der vordere, d. h. zwischen Kopfe und Kiemen vorhandene Abschnitt der subchordalen, paarigen Stämme kann aus denselben Gründen und unter denselben Vorbemerkungen wie der Bauchabschnitt mit den *Trunci lymphatici jugulares* anderer Wirbeltiere homologisiert werden.

Eine spezifische Stellung in der vergleichenden Anatomie des Lymphgefäßsystems nimmt der *T. l. intestinalis* der *Myxine* ein. Es findet sich kein Homologon für ihn bei anderen Wirbeltieren. Auch die *V. suprainestinalis*, mit der er zusammen längs des Darmansatzes des Mesenteriums verläuft, ist für *Myxine* spezifisch. Über die Ursachen dieses sonderbaren Verlaufes der Vene habe ich mich anderswo geäußert. Dieselben Ursachen werden wohl



auch für die Entstehung des erwähnten Lymphstammes maßgebend sein.

### Andere Abschnitte des Lymphgefäßsystems.

Alle anderen Teile des Lymphgefäßsystems der Myxine beschreibt Cole als »red lymphatics« und betrachtet sie als Bestandteile des Venensystems. Das Kaudalherz betrachtet er als ein rein venöses Gebilde. Cole's Auffassung stützt sich auf der Beobachtung, daß sich in allen Abschnitten der »red lymphatics« — also in den subkutanen Säcken, in den Peribranchialsinus, sowie in den tieferen Kopfsinus — immer Blut findet. Er nimmt an, daß das Blut normalerweise dorthin aus den Blutgefäßen gelangt und an bestimmten Stellen in die Venen zurückkehrt. Die Mündungsabschnitte der »red lymphatics« in die Venen sind mit Klappen versehen, die das Zurückströmen des Blutes in die roten Lymphgefäße verhindern. Die Übertrittstellen des Blutes von Blutgefäßen in die »red lymphatics« befinden sich nach Cole im Kopfe und in Kiemensäcken.

Es läßt sich nicht verneinen, daß man in den »red lymphatics« der Myxinen immer Blut findet. Das war schon Retzius bekannt, der darüber folgendes berichtet: »wenn man ein Tier am Kopfe aufhängt, sammelt sich die blutähnliche Flüssigkeit massenhaft am Schwanzende und dehnt hier die Höhlen sackartig aus«. Sowohl Retzius wie auch Klinkowström waren nicht sicher, ob man es mit blutführenden Lakunen oder nur Extravasaten zu tun hat. Die Myxine lebt nämlich in beträchtlichen Meerestiefen, wo andere Druckverhältnisse und pH Konzentrationen als in den oberflächlichen Wasserschichten herrschen. Beim schnellen Herausnehmen gelangen die Tiere in die Hand des Menschen im beschädigten Zustande. Nur bei Anwendung einer speziellen Apparatur gelang es Palmgren in der zoologischen Station in Dröbak manche Exemplare wochenlang beim Leben zu erhalten. Sonst sterben sie schnell ab. In der biologischen Station in Herdla, wo das für Aquarien bestimmte Wasser von der 25 m Tiefe gepumpt wird, überlebt Myxine mehrere Tage. Anfangs, wenn die Fische eine senkrechte Stellung im Aquarium annehmen, treten die von Retzius erwähnten Ausbuchtungen der Schwanzhaut unter dem Drucke des flüssigen Inhaltes vor. Am zweiten Tage verschwindet fast vollkommen die Flüssigkeit aus



den subkutanen Lymphräumen. Dieselbe ergoß sich in die Venen und wurde durch keine Neue von den Arterien aus ersetzt. Die großen Blutmengen, die sich am ersten Tage in den Lymphräumen finden, werden wohl Extravasate sein, die dort aus den beim schnellen Herausnehmen der Tiere geplatzten Gefäßen gelangten. Das ist umso wahrscheinlicher, weil Jackson bei *Bdellostoma* kein Blut in den subkutanen Lymphräumen fand. *Bdellostoma* ist der *Myxine* nahe verwandt, sie ähnelt ihr in der Anordnung der Blut- und Lymphgefäße, wird aber in seichtem Wasser geangelt.

Eine weitere Stütze für Cole's Anschauung, daß die »red lymphatics« normal Blut führen, sollten die von ihm angegebenen Verbindungen zwischen Lymphräumen und Arterien bilden. Im Kopfe gelangt das Blut nach Cole in die subkutanen Lymphräume der Kopfspitze und in den *Sinus dentalis* von den Endästen der *A. carotis externa*. An diesen zwei Stellen sollen sich die Blutkapillaren in die Sinus öffnen. Cole schildert nicht näher, wie und in welchem Ausmaße sich die Kapillaren öffnen. Die Anwesenheit des Blutes in diesen Lymphräumen betrachtet er als einen Beweis für die Kommunikation zwischen ihnen und den Kapillaren. Außerdem bemerkt er noch, daß kranial zur Ohrblase Venen vom ausgesprochenen venösen Charakter nur in der Haut und Gehirn vorkommen, sonst aber durch veno-lymphatische Räume ersetzt werden. Aus Mangel an Venen müssen sich die Kapillaren in diese Räume öffnen. Vom morphologischen Standpunkte betrachtet, wäre die Anschauung Cole's ganz alleinstehend. Die wohlentwickelten Blutkapillaren der Schnauze und der Tentakel stehen mit den Venen des Nasenganges und der Haut in Verbindung, können also dorthin ihr Blut abgeben.

Das Blut soll sich normal auch in die Lymphräume der Kiemensäcke ergießen. Dort fand Cole auf den *Aa. branchiales afferentes* und *efferentes*, sowie auf den *Aa. carotides* fingerhutähnliche Gebilde, die innen hohl und mit ihrer offenen Basis mit dem Lichte der Gefäße kommunizieren. Durch die Öffnungen in den Spitzen dieser »vascular papillae« soll sich das Blut in die benachbarten Lymphräume ergießen. Ein Experiment bekräftigte Cole in seinen Anschauungen. Er öffnete sofort nach dem Tode des Tieres die Leibeshöhle und entblökte das Herz mit den zuführenden Branchialarterien. Durch das Herz injizierte er wasserlösliches Berlinerblau unter gleichzeitiger Beobachtung der »va-



«scular papillae» unter dem Mikroskope. Bei entsprechender Druckstärke gelangte die Injektionsmasse durch die Poren der Papillen nach außen. Cole berichtet nichts Näheres über die Druckstärke, mit der er die Injektion ausführte; vielleicht war sie so groß um die Wand der Papillen an der schwächsten Stelle zu durchreißen. Die histologische Nachprüfung ergab, daß die Papillen feine Öffnungen, vom Durchmesser eines Blutkörperchens, besitzen, die mit Endothel ausgekleidet sind. Cole gibt aber selbst zu, daß nicht alle, vielleicht sogar die Mehrheit der Papillen keine Öffnungen besitzen. Sie würden also einen anderen Charakter haben. Cole trachtet dies durch eine andere Hypothese zu erklären. Er nimmt an, daß die lymphatischen Peribranchialräume aus dem Zusammenfluß der blutführenden Gefäßplexus entstanden seien. Die Papillen bilden die Überreste dieses Plexus. Diejenigen, die Öffnungen besitzen, sollen noch den embryonalen Zusammenhang mit den Lymphräumen behalten haben. Die anderen erreichen in der Entwicklung eine höhere Stufe, indem sie sich von den Lymphräumen vollkommen abgesondert haben. Hierzu sei folgendes bemerkt: die Lymphräume entwickeln sich bei allen Wirbeltieren immer im Zusammenhange mit den Venen, niemals mit den Arterien. Alle Gefäße, die bei *Myxine* Papillen tragen, besitzen einen arteriellen Charakter, somit können sie keinen Anteil an der Bildung der Lymphräume haben.

Die Verteilung der »vascular papillae«, die ich nachgeprüft habe, stimmt mit den Angaben von Cole überein. Auf den Schnittserien durch alle diese Gebilde der *Aa. branchiales aff.* fand ich bei zwei Exemplaren der *Myxine* keine Poren vor. Meiner Meinung nach kann den »vascular papillae« doch ein gewisser Anteil in der Regulierung der Stromgeschwindigkeit zugeschrieben werden. Das Blut, welches von der Arterie in die Papille gelangt, muß zum Hauptstrome zurückkehren. Die Strudel und Stauungen, die dabei entstehen, verringern die Geschwindigkeit der Zirkulation, was wiederum die feinen Kapillaren vor dem Platzen schützt. Wenn jedoch der Inhalt (Blut oder Injektionsmasse) unter zu starkem Drucke kreist, platzen die Papillen dort, wo ihre Wandungen am schwächsten sind.

In der Diskussion über die Cole'sche Einteilung der Lymphgefäße der *Myxine* in »red« und »white lymphatics« bemühte ich mich die schwachen Seiten seiner Anschauung klarzulegen



und zu berichtigen. Ich bin jedoch dessen bewußt, daß trotzdem noch viele Fragen offen bleiben, die erst durch weitere Untersuchungen an einwandfreiem Materiale beantwortet werden können. Vielleicht möchte dabei die Palmgren'sche Apparatur vom Nutzen sein. Oder man müßte anstatt der *Myxine* die mit ihr verwandte Form *Bdellostoma* zur Untersuchung heranziehen. Es hat dies schon Jackson getan, aber seine Untersuchungen müssen noch nachgeprüft und ergänzt werden.

Herrn Prof. Dr. A. Brinkmann bin ich für die Hilfe beim Beschaffen des Materials sehr verpflichtet. Herrn Prof. H. Hoyer spreche ich für seine kritischen Bemerkungen beim Zusammenstellen der Ergebnisse meinen besten Dank aus.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung des Polnischen Nationalkulturfond ausgeführt.

Institut für vergleichende Anatomie der Universität, Kraków.

### Literaturverzeichnis.

1. Allen W. F. Studies on the development of the veno-lymphatics in the tail-region of *Polistotrema (Bdellostoma) stouti*. I. Formation of the caudal hearts. Quart. Journ. Micr. Sc. 59. 1913. — 2. Cole F. J. Notes on *Myxine*. Anat. Anz. 27. 1905. — 3. Cole F. J. A monograph on the general morphology of the myxinoid fishes, based on the study of *Myxine*. IV. On some peculiarities of the afferent and efferent branchial arteries of *Myxine*. Anat. Anz. 46. 1914. — 5. Cole F. J. A monograph on the general morphology of the myxinoid fishes, based on the study of *Myxine*. VI. The morphology of the vascular system. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 54. 1925. — 6. Favaro G. Pisces. Bronn's Klassen und Ordnungen. T. VI. B. 1901. — 7. Favaro G. Ricerche intorno alla morfologia ed allo sviluppo dei vasi seni e cuori caudali nei ciclostomi e nei pesci. Atti Real. Veneto Sc. Venezia 1906. T. 65. — 8. Greene Ch. W. Contributions to the physiology of the California hagfish, *Polistotrema stouti*. I. The anatomy and physiology of the caudal heart. A. Jour. Phys. 3. 1899. — 9. Grodziński. Über das Blutgefäßsystem von *Myxine glutinosa* L. Bul. Acad. Sc. Cracovie 1926. — 10. Grodziński Z. Über das Lymphgefäßsystem der jungen und erwachsenen *Amblystoma mexicanum* (Cope). Ibidem 1926. — 11. Grodziński Z. Sur les vaisseaux sanguins de l'intestin chez les Cyclostomes. C. R. Assoc. Anat. 27. 1932. — 12. Hoyer H. Untersuchungen über das Lymphgefäßsystem der Froschlarven. Teil I und II. Bul. Acad. Sc. Cracovie 1905 und



1908. — 13. Hoyer H. Recherches sur les vaisseaux lymphatiques des Selaciens. Ibidem 1928. — 14. Hoyer H. Über das Lymphgefäßsystem der Eidechsen. Anat. Anz. 1931. — 15. Hoyer H. und Udziela S. Untersuchungen über das Lymphgefäßsystem von Salamanderlarven. Morph. Jahrb. 44. 1912. — 16. Hoyer H. und Michalski L. Das Lymphgefäßsystem von Forellenembryonen nebst Bemerkungen über die Verteilung der Blutgefäße. Morph. Jahrb. 51. 1916. — 17. Klinkowström A. Über die blutführenden Lymphräume bei *Myxine glutinosa*. Biologiska Föreläsningar Bd. 4. 1891/2. — 18. Mozejko B. Badania nad budową układu krwionośnego i limfatycznego minoga rzeczynego (*Petromyzon fluviatilis*). C. R. Soc. Sc. Varsovie 1910. — 19. Mozejko B. Untersuchungen über das Vaskularsystem von *Petromyzon fluviatilis*. Anat. Anz. 40. 1912. — 20. Müller J. Vergleichende Anatomie der Myxinoideen. III. Über das Gefäßsystem. Abh. König. Akad. Berlin 1841. — 21. Retzius G. Ein s. g. Caudalherz bei *Myxine glutinosa*. Biolog. Untersuch. I. Stockholm 1890.



*Cyathocephalus truncatus* Pallas. — I. Rozwój postembryonalny i biologja. — *Cyathocephalus truncatus* Pallas. — I. Die Postembryonalentwicklung und Biologie.

Mémoire

de M. L. W. WIŚNIEWSKI,

présenté, dans la séance du 4 Juillet 1932, par M. C. Janicki m. t.

Bekanntlich weisen manche *Cestoidea*, wie *Gyrocotyle* Diesing, *Amphilina* Wagener, *Archigetes* Leuckart, *Caryophyllaeus* Müller und *Cyathocephalus* Kessler, ein merkwürdiges Verhalten in ihrem Entwicklungszyklus auf, indem sie schon in ihrem Larvalstadium, als Procercoide bzw. Plerocercocoeide, ihre Geschlechtsreife erreichen. Von den genannten Formen ist der Lebenszyklus von *Cyathocephalus* nur ganz ungenau beschrieben. Im J. 1906 hatte zwar Wolf, nachdem er das Procercoistadium im *Gammarus pulex* L. entdeckte, die allgemeinen Entwicklungsrichtlinien dieses Cestoden festgesetzt, doch geben seine Untersuchungen keinen genaueren Einblick in die Biologie dieses Schmarotzers. Dann hat Schäferna in einer kurzen Mitteilung Wolf's Angaben bezüglich des Zwischenwirtes bestätigt, indem er große Mengen von *Cyathocephalus* in der Umgebung von Sarajevo in *Rivulogammarus spinicaudatus* (Schäf.) und *Fontogammarus bosniacus* (Schäf.) festgestellt hat. Meine Untersuchungen (von Juli bis Ende September 1931) habe ich in der Umgebung von Sarajevo (Jugoslavien) durchgeführt, an den Qullen der Bosna, wo in einem Abschnitte von 2—3 km eine Massenpopulation von Gammariden auftritt.

Dem Initiator dieser Arbeit, Herrn Prof. Dr. C. Janicki spreche ich hiermit meinen wärmsten Dank für seine Hilfe aus.



Ebenso bin ich der Direktion des Museums für Bosnien und Herzegovina in Sarajevo, für ihre Unterstützung auf technischem Gebiete, zu Danke verpflichtet. Auf die wertvollen Angaben in der Arbeit von Schäferna hat mich Herr Dr. J. Jarocki, Assistent des Zoologischen Instituts in Warszawa, in dankenswerter Weise aufmerksam gemacht. Herrn Prof. Dr. S. Stankovič aus Beograd danke ich für die Bezeichnung des Standortes der Gammariden. Die Ausführung der Arbeit ermöglichte mir eine Subvention aus den Mitteln des Nationalen Kulturfonds in Warszawa.

Hat man den Lebenszyklus eines Cestoden zu untersuchen, so kann man, gemäß den Angaben von Janicki, zweierlei Methoden anwenden: a) die experimentelle Methode, oder b) die sogenannte »Suchmethode«. Die erstere beruht auf der Infizierung des angeblichen Wirtes mit Eiern oder Oncosphären des Parasiten und wird speziell in denjenigen Fällen angewendet, wo die Kultur der Eier auf gar keine oder ziemlich kleine Schwierigkeiten stößt und der Wirt ganz unbekannt ist. Die zweite beruht auf der Durchsuchung aller verdächtigen Tierformen und ist da zu empfehlen, wo die Kultur der Eier Schwierigkeiten begegnet und über den Wirt genügende Anhaltspunkte vorliegen.

Bei den vorliegenden Untersuchungen habe ich die zweite Methode angewandt und zwar aus folgenden Gründen: erstens, da ich mich unmittelbar überzeugt habe, daß *C.* in den Gammariden wirklich vorkommt und daher nur eine genauere Untersuchung des Lebenszyklus von *C.* übrig blieb; zweitens, weil das Studium der massenweise auftretenden Gammariden ein viel rascheres Tempo der Arbeit versprach als die langwierige Kultur der Gammariden; und drittens, weil es sich gezeigt hat, daß die Kultur der Eier von *C.*, im Gegensatze zu allen übrigen *Pseudophyllidea*, sehr schwer durchführbar ist. Daneben habe ich auch das Experiment nicht vernachlässigt, doch ohne positive Erfolge zu erreichen, da ich im Augenblicke, wo die erforderlichen günstigen Bedingungen für die Kultur der Eier von mir festgestellt wurden, leider nicht mehr über genügendes Material verfügte. Übrigens würde dabei nur wenig neues hinzukommen, da es mir mit Hilfe der Suchmethode gelungen war, alle Stadien im Entwicklungskreise des Parasiten zu untersuchen, vom Austritt der Eier aus dem Uterus, bis zur endgültigen Reife.



Es wurde festgestellt, daß in Übereinstimmung mit den früheren Untersuchungen von Wolf, der Lebenszyklus von *Cyathocephalus* sich zwischen *Gammarus*-Arten und Fisch abwickelt. Die Entwicklung verläuft im allgemeinen nach dem Typus von *Diphyllbothrium latum* (Janicki und Rosen 1917); im Einzelnen liegen viele Abweichungen vor. Die Form, welche im Flohkrebs lebt, entspricht dem Proceroid, diejenige im Organismus des Fisches — dem Plerocercoid; dagegen fehlt das Stadium der Strobila. Bei *C.* erlangt das Plerocercoidstadium die Geschlechtsreife. *Cyathocephalus* kann somit als neotenisches Plerocercoid aufgefaßt werden.

### Die Kultur der Eier.

Dank dem massenhaften Auftreten der Parasiten in den Fischen ist das Material leicht erhältlich; es genügt den Parasiten stark zu zerpupfen. Man gelangt zu demselben Resultat, wenn man die Exkremeute der Fische aus den Bassins, wo sie leben, sammelt. Da der Uterus des Parasiten klein ist, werden die Eier nach kurzer Zeit, durch die Uterinöffnung in den Darmkanal des Fisches entleert. Die aus dem Uterus entleerten Eier befinden sich zunächst nur in den ersten Furchungsstadien, oft ist es nicht einmal zu einer Furchung gekommen. Im Darmkanal verweilen die Eier eine gewisse Zeit, dann werden sie mit den Faeces ausgeschieden.

Die Kultur der Eier habe ich in Petri-Schalen auf dreierlei Art und Weise durchgeführt:

- I. Aus dem Körper herauspräparierte Eier wurden in reinem Wasser gehalten.
- II. Die Eier verblieben im Uterus, während der ganze Parasit im Wasser gehalten wurde.
- III. Die Eier wurden mitsamt den Fischfaekalien im Wasser gehalten.

Das Ergebnis war ziemlich unerwartet. In der Kultur Nr. I., wiesen die Eier anfangs gar keine Entwicklung auf; wenn die Entwicklung späterhin einsetzt, so geht sie sehr langsam vor sich und wird in der Mehrzahl der Fälle bald eingestellt, wonach die Embryonen eingehen (Zeit der Versuchsdauer: 20—30 Tage). Zu erwähnen ist, daß auch Wolf, welcher auf dieselbe Art und Weise die Eier gezüchtet hatte, den gleichen negativen Erfolg



verzeichnen mußte. Anscheinend ist reines Wasser kein gutes Entwicklungsmedium für die Eier, woraus aber nicht zu schließen ist, daß im Wasser die Entwicklung überhaupt unmöglich ist. Durch die unmittelbare Berührung mit Wasser wird jedoch das Tempo der Entwicklung verlangsamt. Daß dem so ist, erhellt aus der Kultur Nr. II., wo die Eier nicht herauspräpariert wurden, sondern im Uterus verblieben. Während der Verwesung des mütterlichen Organismus wurde das Wasser nicht gewechselt. Erst nach der vollständigen Verwesung desselben (nach 20 Tagen) wurden die Eier durch Rütteln aus dem umgebenden Gewebe befreit und einigemal durchgespült. In diesem Experiment konnte festgestellt werden, daß die Entwicklung teilweise fortschreitet und in einer Anzahl von Fällen bis zur Embryobildung andauert. Das Tempo wird aber sichtlich langsamer (Zeit d. Versuchsdauer: 57 Tage), was auch wahrscheinlich der Grund für die große Sterblichkeit der Embryonen ist. Das beste Resultat ergibt die Kultur Nr. III., wo die Eier zusammen mit den Exkrementen des Wirtsorganismus gehalten werden, unter Bedingungen also, die dem natürlichen Ablauf am ähnlichsten sind. Das Wasser wurde jeden zweiten Tag gewechselt. Auf diesem Wege habe ich reife Embryonen nach 29—31 Tagen erhalten. Da die Eier, die zu dieser Kultur verwendet wurden, meistens schon das erste Entwicklungsstadium hinter sich hatten, so müssen noch 6—9 Tage dazugerechnet werden und somit gelangen wir zu dem Schluß, daß die Embryonalentwicklung von *Cyathocephalus* 35—40 Tage dauert. Die Eier, welche auf diese Weise gezüchtet werden, zeichnen sich durch eine ziemlich große Lebenskraft aus. Der ausgewachsene Embryo lebt noch circa 10 Tage.

Die Erfahrungen mit der Kultur der Eier veranlassen mich zu der Annahme, daß sich die Embryonalentwicklung normalerweise in den Exkrementen des Wirtsorganismus vollzieht. Dies muß schon deswegen betont werden, da die Entwicklung aller übrigen *Pseudophyllidea* von gar keinen besonderen Bedingungen abhängig ist und die Züchtung der Eier auf keine Schwierigkeiten stößt. Die ersten Anfangsstadien der Embryonalentwicklung fallen in die Zeit, wo die Eier sich noch im Darmkanal befinden. Das Ei wird gewöhnlich im Darmkanal mit einem dünnen Belage von Schleim umgeben, woran sich später noch kleinere Faecesstückchen anschließen. So wird um das Ei eine ziem-



lich dicke »Hülle« künstlich gebildet, deren biologische Rolle nicht ohne Bedeutung ist, wie aus dem Experiment hervorgeht, welches ergeben hat, daß sich nur die Eier, die zusammen mit den Faekalien gezüchtet werden, normal entwickeln. Diese künstliche Hülle bietet, meiner Meinung nach, eine Art Isolationschicht, welche die termischen und osmotischen Bedingungen innerhalb und außerhalb der Schale reguliert. Ich erwähne hiezu, daß sich eine ähnliche Umkleidung an den Eiern auch bei *Amphilina*, — obwohl in einem anderen biologischen Sinn — und bei *Gyrocotyle*, wie neulich Ruzkowski bewiesen hat, vorfindet. In diesen beiden Fällen ist es jedoch eine gallertartige Masse, welche von dem Embryo selbst ausgeschieden wird.

Zu der Zeit, da der Embryo ungefähr ein  $\frac{1}{3}$  der Schale einnimmt, wird das Ei mitsamt den Faeces aus dem Darne ausgeschieden. Die weitere Entwicklung geht außerhalb des Wirtsorganismus, wobei die Eier mit Faecesstückchen umgeben sind, gewöhnlich an Wasserpflanzen vor sich. Der reife, infektiösfähige Embryo füllt den Raum der Schale gänzlich aus.

### Die Infizierung des Zwischenwirtes.

Trotz des Besitzes eines Operculums ist die *Oncosphaera* nicht dem Leben im Wasser angepaßt. Verläßt sie zufällig die Eischale, so geht sie nach sehr kurzer Zeit zugrunde. Es folgt daraus, daß die Infizierung der Gammariden auf diese Weise vorkommt, daß die Krebse direkt die Eier von *C.* verschlucken. So gelang es mir zweimal, mit den Gammariden zusammen Wasserpflanzen hervorzuziehen, welche mit Faekalien bedeckt waren. An diesen konnten mikroskopisch Eier von *C.* nachgewiesen werden. Dieser Zusammenhang weist somit deutlich auf den Weg hin, auf welchem die Infizierung der Gammariden vor sich geht. Die Eier von *C.* gelangen in den Darm der Gammariden mit den Pflanzenresten, die die Gammariden mitsamt den an ihnen haftenden Fischfaeces als Nahrung aufnehmen. In vielen Fällen konnte ich zwischen den Nahrungsresten *C.*-Eier auffinden, sowohl leere mit offenem Operculum, wie auch solche mit Embryonen.

Wird ein reifes Ei nicht rechtzeitig von den Gammariden verschluckt, so geht der Embryo infolge Nahrungsmangels zugrunde. Man sieht dann innerhalb der Schale die zusammenge-



schrumpfte Masse des abgestorbenen Embryo; bald verschwindet auch diese, offenbar unter der Mitwirkung von Bakterien. Auf jeden Fall ist das Innere des beschalteten Eies nicht ganz von dem Einflusse der Außenfaktoren isoliert; damit steht auch dieser Umstand im Zusammenhang, daß für die Embryonalentwicklung von *C.* spezifische Bedingungen notwendig sind.

Den Augenblick, da die *Oncosphaera* im Darmkanal der Gammariden die Eischale verläßt, habe ich nicht unmittelbar beobachten können. Auf jeden Fall dauert der Aufenthalt der *Oncosphaera* im Darm nur sehr kurz. Trotzdem ich den Darm von 628 Gammariden untersucht habe, konnte ich nie den Augenblick des Durchbruchs der *Oncosphaera* durch die Wand beobachten, was insoferne interessant wäre, da die *Oncosphaera* von *C.* weder irgendwie gestaltete Haftorgane besitzt, die ihr bei diesem Prozeß behilflich wären, noch Frontaldrüsen, die auf die Wand des Darmkanals histolitisch einwirken könnten.

Die frühesten Stadien, die ich im Flohkrebs gefunden habe, weisen eine Länge von 0·12—0·15 mm und eine Breite von 0·14—0·12 mm auf, sind somit 2—3 mal größer als die Embryonen (0·04—0·05 mm). Der Umstand daß die Beziehungen zwischen diesen kleinen und allen übrigen Procercoistadien in den Gammariden annähernd immer dieselben sind, führt mich zu der Annahme, daß es keine jüngere oder wenigstens keine viel jüngere Stadien gibt. Diese ziemlich große Differenz in den Größeverhältnissen des Embryo einerseits und den frühesten Procercoistadien andererseits, findet ihre Erklärung in dem Umstande, *a*) daß schon im *Oncosphaerastadium* der Umfang der Larve sich vergrößert, *b*) daß in der Leibeshöhle gleich von Anfang an ein intensives Wachstum der Larve einsetzt. Man vergesse nicht, daß die *Oncosphaera* plötzlich in ein Milieu versetzt wird, das sehr reich an Nährstoffen ist.

### Das Vorkommen in den Flohkrebsen.

*Cyathocephalus*-Larven habe ich in *Fontogammarus bosniacus* und *Rivulogammarus spinicaudatus* gefunden. Die Zahl der untersuchten Gammariden betrug 3850. Davon waren infiziert 270 Stück (7%). Wenn wir die Zahl der aufgefundenen Parasitenexemplare statt der Zahl der infizierten Gammariden, in Rech-



nung bringen, so entfallen auf 3850 Flohkrebse 450 Exemplare von *C.* (11·6%).

Auch was ihre Entwicklungsstadien anbelangt, ist das Parasitenmaterial sehr verschiedenartig und von dem Alter bzw. der Größe des Wirtsorganismus abhängig. Würden wir die Gammaridenpopulation nach der Größe der einzelnen Exemplare in drei Klassen einteilen — I Klasse, große Flohkrebse (8—10 mm<sup>1</sup>); 10—15 mm<sup>2</sup>), II Klasse, mittlere Flohkrebse (7—8 mm<sup>1</sup>); 7—10 mm<sup>2</sup>), III Klasse, kleine Flohkrebse (bis 7 mm<sup>1</sup>); bis 7 mm<sup>2</sup>), so würde die Abhängigkeit der Stadien des Parasiten von der Größe des Wirtes deutlich sichtbar sein (Tab. A.)

TAB. A.

I Klasse (große Flohkrebse)					II Kl. (mittlere Flohkrebse)					III Kl. (kleine Flohkrebse)				
Zahl der infizierten Flohkrebse	Parasiten				Zahl der infizierten Flohkrebse	Parasiten				Zahl der infizierten Flohkrebse	Parasiten			
	R. p. <sup>3)</sup>	M. p. <sup>4)</sup>	F. p. <sup>5)</sup>	Zusammen		R. p.	M. p.	F. p.	Zusammen		R. p.	M. p.	F. p.	Zusammen
124	89	97	19	205	134	24	73	82	179	85	—	—	—	—
	43·41	47·32	9·27	%		13·40	40·79	45·81	%					

Von 258 infizierten und in bezug auf ihre Größe untersuchten Gammariden, welche insgesamt 384 Parasiten enthielten, entfielen auf die erste Klasse 205 Exemplare, auf die zweite 179. Davon entfielen in der ersten Klasse auf die Frühprocercoidstadien nur 9·27%, auf die übrigen dagegen 90·73%. In der zweiten Klasse entfallen umgekehrt auf die Reifeprocercoidstadien nur 13·40%, auf die übrigen Stadien 86·60%.

1) Für *F. bosniacus*.

2) *R. spinicaudatus*.

3) Reifeprocercoidstadien (Geschlechtsgänge ausgebildet).

4) Mittelprocercoidstadien (Cercomer und Anlage der Geschlechtsorgane).

5) Frühprocercoidstadien (ohne Cercomer).



Noch eine weitere Relation läßt sich feststellen. Die allgemeine Zahl der Reifeprocercoide beträgt in der beigegeführten Tabelle 113 Exemplare. Davon wurden 89 Procercoide in großen Flohkrebse aufgefunden, der Rest, 24 Exemplare, in Krebsen mittlerer Größe. Mit anderen Worten 78·76% aller erwachsenen Procercoide entfielen auf große Flohkrebse und nur 21·24% auf Krebse mittlerer Größe. Ähnlich konnte berechnet werden, daß 81·19% aller Frühprocercoide auf Krebse mittlerer Größe entfallen, und nur 18·81% auf große Exemplare.

Aus dieser Analyse geht hervor, daß die erwähnten zwei Klassen, was die Größe der in den Flohkrebse vorhandenen Parasiten anbelangt, sich zueinander proportional verhalten d. h. in großen Flohkrebse kommen meistens große, ausgewachsene Parasiten vor, in Flohkrebse mittlerer Größe sind dagegen kleine Parasiten häufiger. Mittelstadien treten fast gleichmäßig, sowohl in großen wie auch in mittleren Exemplaren von *Gammarus* auf. In der III Klasse habe ich, zwei Fälle ausgenommen, in welchen Eier von *C.* aufgefunden wurden, nirgends die Anwesenheit von *C.* konstatiert.

Die obige Zusammenstellung gewährt uns einen Einblick in das Verhältnis von der Größe des Wirtes zu der Größe des Parasiten; sie läßt aber außer Acht das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Stadien des Parasiten im Wirt zueinander. Wenn wir nämlich die einzelnen Stadien in den großen bzw. mittleren Flohkrebse überblicken, ergibt sich, daß man diese ganze Population der Parasiten in den 258 Flohkrebse in einige Gruppen einteilen kann. Es kommen nämlich nebeneinander einzeln oder in größerer Zahl vor: 1) nur Reifeprocercoidstadien (in 68 Gammariden); 2) nur Mittelprocercoidstadien (in 79 G.); 3) nur Frühprocercoidstadien (in 68 G.) 4) Mittlere- und Reifeprocercoidexemplare zusammen (in 22 G.) 5) Mittlere- und Frühprocercoidexemplare zusammen (in 16 Fällen) 6) Reife- und Frühprocercoide zusammen (nur in 5 Fällen).

Diese Zusammenstellung weist deutlich darauf hin, daß die Parasiten normalerweise nebeneinander, entweder in demselben oder in dem zunächst folgenden Stadium auftreten, und daß entfernte Stadien sich gegenseitig ausschließen. Bei 258 Flohkrebse habe ich nur 5 Fälle konstatiert, in welchen große Parasiten neben kleinen auftraten.



Aus dieser Feststellung, daß Reifeprocercoistadien in der Regel nicht mit Frühstadien zusammen auftreten, daß Früh- und Mittelstadien in Flohkrebsen mittlerer Größe auftreten, und daß Reifeprocercoistadien typisch in großen Flohkrebsen auftreten, geht — meiner Meinung nach — die interessante Tatsache hervor, daß das Wachstum des Parasiten parallel zu dem Wachstum des Wirtes vor sich geht. Aus der Tab. A ergibt sich, daß insbesondere die mittleren Flohkrebse der Infektion leicht unterliegen; in dieser Klasse wurden sogar 81·19% aller jungen Stadien gefunden. Wenn ein Flohkrebs von einer bzw. mehreren Onco-sphaeren infiziert wird, dann verläuft das Wachstum des Parasiten parallel zum Wachstum des Wirtsorganismus, nur im Falle einer stärkeren Infektion wird das Wachstumstempo langsamer. In kleinen Zeiträumen, von der ersten Infizierung an, kann der Wirtsorganismus aufs Neue infiziert werden. Damit erklärt sich der Fall, daß zwei aufeinander folgende Stadien nebeneinander vorkommen können. Nach einer gewissen Zeit jedoch wird der Wirtsorganismus infolge der Anwesenheit des Parasiten ohne Zweifel immun und eine weitere Infizierung ist schon eine Sache des Zufalls. Die Abwehrfähigkeit der Gammariden konnte von mir noch in einem anderen konkreten Fall festgestellt werden (die Bildung der Einkapselung), daher hat die Annahme der Immunisierungsfähigkeit von Gammariden einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit, um so mehr, als dadurch das Zusammentreten, respektive Nichtzusammentreten mancher Stadien, wohl genügend erklärt wird. Ich möchte hier bemerken, daß auch Janicki auf Grund seiner Befunde, die Möglichkeit einer Immunisierung des Wirtes (*Acipenser*) infolge der Anwesenheit des Parasiten (*Amphilina*) angenommen hat. Das Wachstum des Parasiten schreitet von nun an parallel zum Wachstum des Wirtes. Daher finden wir in den großen Flohkrebsen sogar 78·76% aller erwachsenen Procercoide. Zu beachten wäre noch, daß dieser Prozentsatz fast der gleiche ist, wie der Prozentsatz der jungen Stadien des Parasiten in den mittleren Flohkrebsen (81·19%). Falls die Parasiten einzeln auftreten und speziell günstige Nahrungsbedingungen vorfinden, dann geht das Wachstum rascher vor sich und wir finden daher erwachsene Procercoide schon auf dem Mittelstadium des Flohkrebse. Diese Fälle kommen jedoch selte-



ner vor (21·24%) und können übrigens die dargestellte Auffassung nicht schwächen.

Die experimentelle Kultur von *Gammarus* ergab, nach Reibisch, daß der Flohkrebs länger als ein Jahr leben kann. Daraus folgt, nach der Berücksichtigung des Parallelismus, daß der Aufenthalt von *Cyatocephalus* in *Gammarus* fast ein ganzes Jahr dauern kann.

*C.* liegt in der Leibeshöhle des *Gammarus*, meistens in der Längsrichtung des Krebses, jedes links oder rechts vom Darne, seltener über dem Darne. Kleine Formen findet man auch in den Geschlechtsfollikeln. Größere Formen, deren Körper in der Leibeshöhle keinen genügenden Platz findet, krümmen oder biegen sich ein.

#### Die Infizierung des Endwirtes.

Ein zweiter Wirt, in welchem *C.* gleichfalls seine Geschlechtsreife erlangt, sind folgende Fische: *Perca fluviatilis* L., *Lucioperca lucioperca* L., *Lotta lota* L., *Esox lucius* L., *Salmo trutta* L., *S. fario* L., *S. umbla* L., *Coregonus fera* Jur., *C. widergreni* Malmg. In dem Bosnaflusse kommt von den Salmoniden *S. fario* und *S. irideus* Gibb. vor, in beiden habe ich *C.* massenweise vorgefunden.

Im Schlunde der Fische kann man Gammariden oft in großer Anzahl antreffen (bis 250 Exempl.), darunter auch infizierte. Trotzdem die Flohkrebse im Darne der Fische sehr schnell zugrunde gehen, büßt der *C.* gar nichts von seiner Lebensfähigkeit ein, im Gegenteil, seine Beweglichkeit wird noch potenziert. Möglich, daß die verwesenden Gewebe aufreizend auf das Nerven- und Muskelsystem der Larve einwirken; in neunzig Fällen auf hundert krochen die Parasiten mittels intensiver Bewegung selbständig aus dem toten Wirtsorganismus heraus. Im Schlunde befindet sich der Parasit oft noch im Körper des Zwischenwirtes, im Magen dagegen ist er schon frei. Ein Vergleich zwischen den Formen aus dem Schlunde und denen aus dem Magen lehrt uns, daß das Cercomer erst im Magen verschwindet. An seiner Stelle sieht man jetzt nur größere oder kleinere Fetzen. Durch den Magen wandert der Parasit sehr rasch. Während die im Schlunde begegneten *C.* nicht selten waren (auf 60 Fische



20 Exempl.), konnte man ihnen im Magen nur in sehr wenigen Fällen begegnen (auf 60 Fische 2 Fälle).

### Das Vorkommen in den Fischen.

Ich habe 60 Forellen, zwei- bis vierjährige (zwischen 16—35 cm Länge), untersucht. Alle Exemplare waren infiziert; die Zahl der Parasiten betrug 3000. In einem Fische wurden durchschnittlich 10—60 Parasiten gezählt (78·30% der Fälle), doch war eine größere Anzahl von Parasiten nicht selten (21·70% von Fällen). Die größte Zahl, welche in einer Forelle gezählt wurde, betrug 400, die kleinste 3 Stück. Die Zahl der Parasiten im Fische hängt nicht vom Alter des Fisches sondern ganz vom Zufall ab. Aus den Untersuchungen Wolf's geht hervor, daß sie auch von der Jahreszeit nicht abhängig ist; genauere Angaben, ob der Parasit im Winter ebenso häufig ist wie im Sommer, fehlen jedoch.

In den Fischen liegt der *C.* in dem Vorderteile des Mitteldarmes, in der Gegend der *Appendices pyloricae*. Meistens liegen sie gruppenweise beieinander, in Gruppen von 2 bis 26 Individuen. Sie umgeben kranzartig den Eingang zu den *Appendices pyloricae*, indem sie mit dem ganzen Köpfchen in den *Appendices* stecken, mit dem übrigen Körper jedoch frei in den Darmkanal hineinragen.

Seltener ist *C.* in dem Innern des *Appendix* anzutreffen; in diesem Falle kommt er einzeln vor und ist nicht an die Wand geheftet.

Oft habe ich *C.*-Exemplare auch in den weiteren Abschnitten des Mitteldarmes angetroffen. Sie lagen frei im Schleime und gaben nur noch schwache Lebenszeichen; im Hinterdarm liegende Individuen waren stets tot. Man kann daraus schließen, daß, falls der Parasit aus irgendeinem Grunde außerhalb der *Appendices pyloricae* gelangt, er nach kurzer Zeit zugrunde geht. Alle Individuen solcher Art waren mit Eiern ausgestattet, sie mußten also früher im Vorderabschnitt des Mitteldarmes geweilt haben.

Die Anwesenheit des Parasiten kann auch ohne Sektion konstatiert werden. Zu der Zeit, wo die reifen *C.* im Darne vorhanden sind, kann man in den Fischfaeces immer Eier antreffen.

In den Fischen kommt *C.* in verschiedenen Stadien vor. Bemerkenswerterweise haben aber alle aufgefundenen Individuen wenigstens das Stadium erreicht, welches im Flohkrebs durch den



Besitz des Cercomers charakterisiert ist; jüngere Stadien kamen in den Fischen nie vor. Nun kann natürlich nicht angenommen werden, daß jüngere Stadien nicht in den Darmkanal des Fisches gelangen. Es folgt daraus, daß vor der Bildung des Cercomers und der Geschlechtsanlagen, die Parasiten an den Aufenthalt im Endwirt nicht angepaßt sind und im Magen, bzw. im Mitteldarme verdaut werden. Es ist begreiflicherweise schwer zu entscheiden, worin der Grund für die Widerstandsfähigkeit der älteren Individuen liegt, ob in der gesamten Organisation selbst, oder in der Gegenwart von Kalkkörperchen —, besitzt doch auch das Cercomer Kalkkörperchen und unterliegt trotzdem der Verdauung. Jedenfalls ist die Infizierung der Fische erst in dem Stadium möglich, in welchem schon das Cercomer, das Bothrium, die Geschlechtsorgane, die dicke Kutikula und die Kalkkörperchen ausgebildet sind. Die Größe des Würmchens, welches zur Infektion befähigt ist, ist mindestens auf 4 mm Länge anzusetzen.

#### **Der gegenseitige Einfluß von Parasit und Wirt.**

Der gegenseitige Einfluß von Parasit und Wirt findet seinen äußeren Ausdruck sowohl im Zwischenwirt wie im Endwirt, nur ist der Effekt in beiden Fällen verschieden. Im Zwischenwirt erleidet eher der Parasit den Schaden, während im Endwirt die Schädlichkeit des Parasiten für den Fisch ganz außer Zweifel liegt. Wahrscheinlich ist auch für den Zwischenwirt der Aufenthalt des Parasiten nicht belanglos. Der Flohkrebs wehrt sich jedoch gegen den Parasiten, indem er rings um seinen Körper eine Einkapselung bildet, welche sogar zum Untergang des Parasiten führen kann. Die Bildung der Einkapselung scheint zweierlei Zwecke zu erfüllen: 1) den destruktiven Einfluß des Parasiten lahmzulegen, und 2) wenigstens den schädlichen Einfluß seiner giftigen Stoffwechselprodukte aufzuheben. Der Aufenthalt des Parasiten dauert wahrscheinlich ziemlich lange, bis zu einem Jahre. Während eines so langen Aufenthaltes könnten die Stoffwechselprodukte des Parasiten sehr ungünstig auf den Wirtsorganismus einwirken. Die Abwehrmaßnahmen des Wirtes verfolgen somit, so zu sagen, einen ganz deutlichen biologischen Zweck.

Die Einkapselung wird anfänglich von einer teils einschichtigen, teils mehrschichtigen Zellenlage gebildet; sehr wahrschein-



lich handelt es sich um die Hypodermis des Wirtes. Die Einkapselung ändert sich rasch in ihrem Aussehen und zwar verwandeln sich die lebenden Zellen in eine tote Cyste, welche an die Kutikula des Parasiten erinnert. Erst eine nähere Analyse belehrt uns, daß die, in diesem Falle, dicke äußere Umrahmung des Körpers aus zwei ungleichwertigen Teilen besteht, deren Ungleichwertigkeit auch weiterhin andauert. In der Cyste beginnt sich nämlich ein Pigment anzusammeln. Anfangs kommt es nur zu einer schwachen Bräunung, die Pigmenthäufung schreitet aber weiter vorwärts und führt zur Bildung eines toten, braunen Panzers, rings um den Körper des Parasiten herum, welcher ihn von der Umwelt ganz absondert. In diesem Falle geht der Parasit wahrscheinlich infolge Hunger zugrunde. Solchen toten, gepanzerten Parasiten bin ich sechsmal begegnet. Obwohl das ein ziemlich kleiner Prozentsatz ist (1·33%), so kann trotzdem angenommen werden, daß diese Art von Abwehr erfolgreich den Parasiten unschädlich machen kann. Dieser Prozentsatz könnte noch höher sein, denn die Einkapselung ist verhältnismäßig ziemlich häufig, wenn auch nicht in allen Stadien gleichmäßig. Bei jungen Formen habe ich circa 15% berechnet, bei mittleren Formen 30%, bei erwachsenen Procercoiden circa 20%. Der kleine Prozentsatz in dem Frühstadium wird dadurch erklärt, daß infolge der kurzen Zeitspanne, die Ausbildung der Einkapselung seitens des Wirtes noch nicht möglich war; in dem erwachsenen Stadium ist dagegen der kleinere Prozentsatz durch eine gewisse antagonistische »Selbsthilfe« des Parasiten zu erklären, welche darin besteht, daß entweder die Kapselhülle selbst oder diese mit samt der äußeren Kutikulaschicht abgeworfen wird. Der erste Fall kommt dann zustande, wenn die Kapsel nicht gleichmäßig dick ist, bzw. nur einzelne Partien des Körpers umhüllt. Der zweite Modus kommt in dem Falle zustande, wenn die Kapselhülle allseits eng an den Körper anliegt, so daß ein Herausgleiten aus dem ihn umfassenden Panzer, während der Körperbewegung, unmöglich ist. Den Vorgang des Abwerfens der Kapselhülle habe ich nach dem Herauspräparieren der Parasiten aus den Flohkrebse beobachtet können. Daß dieser Prozeß auch im Wirtsorganismus vorkommt, davon zeugen die abgeworfenen Hüllen, welche in der Leibeshöhle neben dem Parasiten gefunden werden. Bei den präparierten Exemplaren geht der Befreiungsvor-



gang wahrscheinlich rascher vor sich, weil er durch die Ungleichmäßigkeit des osmotischen Druckes beschleunigt wird; je größer die diesbezügliche Disproportion, desto rascher der Vorgang. In der Leibeshöhle des Krebses wirkt aber ein anderer Umstand entscheidend. Die Kapselhülle bleibt so lange elastisch, so lange sie noch aus lebenden Zellen besteht. In dem Augenblicke, in welchem sie sich in eine kutikulaartige, tote Substanz verwandelt, verringert sich ihre Dehnbarkeit. Der Parasit wächst aber trotzdem weiter, denn seine Lebensfähigkeit dauert so lange, bis die Hülle sich in den stark pigmentierten Panzer verwandelt. Und so reißt der Parasit wenigstens an einer Stelle die Hülle durch, meistens in der Kopfgegend. Infolge der intensiven Körperbewegungen hebt sich die Hülle an gewissen Stellen ab und die weitere Folge davon ist, daß der Parasit rasch aus der Hülle herauskriecht.

In vielen Fällen wird das Abwerfen der Kapselhülle erst durch das gleichzeitige Abwerfen der äußeren Kutikulaschicht möglich, insbesondere bei Procercoiden, bei welchen die Kutikula eine gewisse Dicke erreicht hat. Das Abwerfen der äußeren Kutikulaschicht ist offenbar von der Anwesenheit der Kapselhülle unabhängig, beide Prozesse stehen zueinander nur in einem Korrelationsverhältnis. Die Tatsache muß deswegen unterstrichen werden, weil es in vielen Fällen als eine Abwehrmaßnahme des Parasiten gegenüber dem schädlichen Einfluß der Einkapselung zu betrachten ist.

Interessant ist, daß im Krebs bei erwachsenen Formen die Kapselhülle sehr oft (circa 50% aller Reifeprocercoistadien) nur am Cercomer auftritt, welcher Teil sodann wie in einer Blase steckt. Zwischen der Wand der Blase und dem Cercomer liegen dichte Klümpchen einer stark lichtbrechenden, im optischen Querschnitt braungefärbten Substanz. Ich bemerke an dieser Stelle, daß im Cercomer das Exkretionssystem mündet. Eine nähere Untersuchung dieser Bildungen ergibt, daß es die Exkretionsflüssigkeit ist, welche infolge der Verdunstung des Wassers einer Verdichtung unterliegt und sich in strukturlose, braungefärbte Exkretionskonkremente verwandelt. Der biologische Zweck dieses Vorganges ist äußerst wichtig, denn dadurch wird die Schädigung des Wirtes durch die Stoffwechselprodukte des Parasiten abgeschwächt. Das Cercomer wird erst — wie schon erwähnt — in dem Darmkanal des Fisches abgeworfen und erst jetzt werden die



Exkreme des Parasiten entleert. Mutatis mutandis sehen wir hier eine Analogie zu dem Benehmen gewisser parasitischer Ichneumonidenlarven von *Hymenoptera*.

Ähnlich wie bei *C.* bildet sich die Kapselhülle bei *Amphilina foliacea* Rud. aus *G. pulex*, wie das unlängst von Rašin beschrieben wurde. Ob die Kapselhülle einer solchen Veränderung unterliegt und zur Enzystierung des Parasiten führt, wie bei *C.*, davon erwähnt der Autor nichts. Derselbe Autor hat außerdem das Auftreten einer Kapsel auch bei anderen Parasiten von Gammariden, z. B. *Echinorhynchus plagicephalus* Westr. festgestellt. Alle diese erwähnten Fälle beweisen, daß bei *Gammarus* der Vorgang der Enzystierung des Parasiten ziemlich allgemein ist.

Der Einfluß von *C.* auf den Organismus des Fisches wurde von Huitfeldt-Kass untersucht und beschrieben. Dieser Autor stellte fest, daß im Falle einer Infektion, die am meisten angegriffenen Fische... »sehr abgemagert waren, die Farbe des Fleisches außerdem stark abgeblaßt und ihre *Appendices pyloricae* zeigten einige entzündete Erhebung. An dem noch lebenden Exemplar konnte ein auffälliger Blutmangel festgestellt werden«. Derselbe Autor konstatiert, daß die *Cyathocephalosis* großen Schaden unter den Fischen hervorgerufen hat. Ich kann die Beobachtungen von Huitfeldt-Kass nur bestätigen, obwohl ich nicht über genaue Angaben betreffend die Gewichtsabnahme der einzelnen Fische verfüge. Jedenfalls entfielen auf ein kg 6—7 Forellen von 20—30 cm Länge; die Fische waren kleiner und magerer als nichtinfizierte Exemplare aus anderen Quellen. Die Einwohner aus der Bosnaquellengegend erzählen, daß vor einigen Jahren der Reichtum an Forellen viel größer war, gegenwärtig verringert sich trotz des Schutzes die Zahl von Jahr zu Jahr. Ich glaube, daß der Grund für diese Tatsache in der massenhaften Infektion der Forellen durch *Cyathocephalus* zu suchen ist.

Zum Schluß noch eine Bemerkung: Schäferna gibt an, daß angesteckte Gammariden von den Forellen vermieden werden. Nach meiner direkten Erfahrung kann ich das nicht bestätigen. Überdies scheint mir die massenhafte Infektion der Fische jener Ansicht eher zu widersprechen.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Warszawa (Leiter: Prof. Dr. C. Janicki) und aus dem Zoologischen Institut der Politechnischen Hochschule Lwów (Leiter: Prof. Dr. B. Fuliński).



## Literaturverzeichnis.

1. Gauthier M. 1923. Développement de l'oeuf et embryon du *Cyathocephalus*, parasite de la truite. C. R. d. Séances de l'Acad. d. Sc. Paris. t. 177. — 2. Huitfeldt-Kaas H. 1927. *Cyathoc. trunc.* P. als Ursache von Fisch-Epizootien. Nyt. Mag. f. Naturv. Bd. 65. — 3. Janicki C. u. Rosen F. 1917. Der Entwicklungszykl. von *Dibothrioceph. latus*. Corr. Blatt. f. Schw. Aerzte. — 4. Janicki C. 1928. Die Lebensgesch. von *Amphilina fol.* Wag. Parasiten des Wolga-Sterlets, nach Beobacht. u. Exper. Arb. d. Wolga-Stat. Bd. X. Nr. 3 Saratow. — 5. Janicki C. 1930. Über die jüngsten Zustände v. *Amphilina foliacea* in d. Fischleibeshöhle u. s. w. Zool. Anz. 90. — 6. Rašín K. 1931. Beitr. z. postembr. Entwickl. d. *Amphilina foliacea* nebst einer Bemerk. ü. d. Labor-Kultur v. *Gammarus pulex*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 138. — 7. Ruszkowski J. S. 1932. Études sur le cycle évol. et la struct. des Cestodes d. mer. II. p. Sur les larves d. *Gyrocotyle urna* Gr. et Wag. Bull. Acad. Polon. d. Sc. et d. Lettres. — 8. Schäferna K. 1922. *Amphipoda balcanica*, Věstnik kral. české Spol. Nauk, tř. II. 1921—1922. — 9. Wiśniewski L. W. 1932. Zur postembr. Entwickl. v. *Cyathocephalus truncatus* P. Zool. Anz. Bd. 98. — 10. Wolf E. 1906. Beitr. z. Entwickl.-gesch. v. *Cyathoc. trunc.* P. Zool. Anz. 30.



*Człowiek kultury puharów dzwonowatych w Polsce. —  
L'homme de l'âge des vases caliciformes en Pologne.*

Note préliminaire

de M. **L. SEDLACZEK-KOMOROWSKI**,

présentée, dans la séance du 4 juillet 1932, par M. J. Talko-Hryniewicz m. t.

Les trouvailles d'ossements humains remontant à la période de la culture des vases caliciformes, ne sont en général pas très fréquentes. D'après les données citées par Jankowsky, on trouve jusqu'ici dans la littérature scientifique la description de 17 crânes provenant de cette époque. Si l'on ajoute à ce nombre les 12 crânes et squelettes provenant de la Tchécoslovaquie, dont cet auteur n'a pas tenu compte, nous obtenons, y compris la trouvaille décrite par Jankowsky, à peine 30 individus plus ou moins exactement étudiés, se rattachant à la culture en question. La possibilité d'étudier 7 squelettes provenant de cette époque, squelettes d'autant plus intéressants, qu'ils furent découverts dans le territoire où l'on réussit à trouver la première fois des traces de la culture des vases caliciformes, est à mon avis un fait particulièrement heureux, aussi je m'empresse de remercier très chaleureusement M. le Dr. Joseph Żurowski, privat-docent à l'Université des Jagellons à Cracovie, de les avoir mis à ma disposition pour les examiner au point de vue anthropologique.

Les squelettes sur lesquels je me suis livré à des recherches anthropologiques, furent trouvés au cours des fouilles qu'on fit à Złota et à Beradz. Comme ils étaient relativement bien conservés, je pus faire sur ces squelettes une série de mensurations exactes. En les exécutant, j'ai suivi les indications que fournit Martin et je m'en suis écarté uniquement en mesurant le cubitus. J'ai mesuré notamment la hauteur de l'olécrane en projection,



depuis la partie la plus élevée de cette apophyse jusqu'au point le plus élevé de l'*incisura radialis*.

Il est possible de distinguer deux types fondamentaux parmi les squelettes examinés. Le premier est représenté par les squelettes trouvés à Złota, provenant des tombes 381 et 182, puis par celui découvert à Beradz dans la tombe II. Les crânes ont une tendance à l'hyperbrachycéphalie; ils sont courts, hauts cependant l'index de la plus grande largeur du crâne et de la hauteur, mesurée jusqu'à l'oreille (*po-b*), index qui correspond au type d'une hauteur moyenne, rapelle plutôt les crânes bas. Le front est relativement étroit et haut; l'os occipital haut, large et aplati, descend en pente très raide. La figure est assez large, de hauteur moyenne, les orbites sont plutôt hautes, le nez est large et busqué. La capacité du crâne est forte, la taille moyenne. Notons le détail intéressant, que le squelette de femme est relativement plus haut. Enfin l'absence d'un aplatissement du tibia, qui d'après l'index fait partie du type eurycnème, complète la caractéristique de ce groupe <sup>1)</sup>.

Le second groupe comprend les squelettes provenant des tombes 374 et 379 à Złota, puis le squelette trouvé dans la tombe V à Beradz. Les crânes mésocéphales manifestent une tendance à la dolichocéphalie et sont hauts, comme les précédents. En ce qui concerne l'index de la plus grande largeur et de la hauteur mesurée jusqu'à l'oreille, ces crânes sont différents de ceux compris dans le I-er groupe, vu qu'ils représentent le type acrocéphale. Le front est large, plutôt haut, la figure plus étroite que dans le groupe précédent, les orbites plus petites et basses, le nez d'une largeur moyenne. La taille est plus grande dans ce groupe et les tibias aplatis, représentent le type platycnème d'après l'index.

Le squelette trouvé à Beradz, dans le fond de cabane IV, est complètement différent de ceux que nous avons rangés dans les

<sup>1)</sup> On peut également ranger dans ce groupe le crâne d'un enfant d'environ trois ans, qu'on trouva à Złota dans la tombe 386. Comme dans cette tombe on découvrit des os de deux individus soit des fragments d'os de l'un, puis des vestiges de l'enfant déjà mentionné dont on trouva des parties du crâne, les diaphyses du fémur et du tibia droits, enfin plusieurs fragments d'autres os, — on établit qu'il s'agissait non d'une seule, mais bien de deux tombes.



deux groupes décrits ci-dessus. Rien que la configuration du crâne qui rappelle dans une certaine mesure les crânes de l'époque néolithique provenant de Złota, notamment la dolichocéphalie très prononcée, jointe à une hauteur du crâne relativement forte, la conformation différente de l'os occipital, le front et la figure larges, les orbites basses, enfin la largeur du nez, permettent d'avoir des doutes sur la question de savoir s'il se rattache à la même culture que les crânes précédents. Comme, ainsi que le fait observer Żurowski, il est également possible de douter à la lumière des données archéologiques, si la station où fut trouvé le squelette relève de la culture des vases caliciformes, on peut affirmer sans grand risque de se tromper qu'on est ici en présence d'une autre culture représentée par un individu d'un type différent.

Lorsqu'on compare les résultats obtenus en étudiant les squelettes d'individus provenant de l'époque de la culture des vases caliciformes en Pologne avec les données que fournit l'analyse anthropologique des ossements d'individus représentant la même culture en Tchécoslovaquie, on ne peut qu'être frappé par la concordance des faits. En effet, ici et là on peut ranger dans deux types différents les ossements provenant de l'époque mentionnée. Le premier de ces types est représenté par un brachycéphale de petite taille au crâne haut, à la figure d'une largeur moyenne et au nez large, soit par un individu qui correspond à notre premier groupe. Le second type s'incarne dans un mésocéphale de plus haute taille à figure étroite, aux orbites hautes (*hypsiconches*), mais au nez mince, et correspond à peu près exactement au deuxième type, que nous avons distingué, dont il diffère uniquement par la hauteur du crâne qui est moins élevée dans les crânes tchèques remontant à la même époque que chez les représentants de la culture des vases caliciformes en Pologne.

Ainsi l'analyse anthropologique des ossements humains trouvés à Złota et à Beradz, confirme entièrement les résultats donnés par l'étude des matériaux préhistoriques. On s'aperçoit en effet que non seulement la culture des vases caliciformes en Pologne rappelle la culture analogue dans la Tchécoslovaquie voisine, mais que le type des individus ayant vécu durant cette période est sinon identique dans les deux pays, du moins qu'ici et là il est très rapproché.



Il nous faut encore attirer l'attention sur certaines altérations morbides qu'on observe sur les squelettes étudiés. Ainsi dans le crâne trouvé à Złota dans la tombe 374, on aperçoit à un emplacement correspondant à la bosse pariétale gauche, un trou circulaire, large de 42 mm sur 39 mm de long, dont les bords inégaux et légèrement dentelés s'avancent vers l'avant et la ligne médiane. Des fêlures de l'os partent en différents sens des bords du trou. D'après l'opinion de M. S. Ciechanowski, professeur d'anatomie pathologique à l'Université de Cracovie, il faut l'attribuer à un traumatisme qui a eu lieu soit immédiatement après, soit quelque temps avant la mort, dont il a peut-être été la cause. On ne peut cependant guère se prononcer sur la question de savoir s'il s'agit d'une trépanation du crâne, vu qu'on chercherait vainement des traces de cette opération sur les bords du trou, qui s'effritent à la suite d'un séjour de tant de siècles dans la terre.

On distingue chez le même individu des traces d'une fracture du radius. Elle suit une ligne légèrement oblique qui s'étend au niveau du tiers inférieur de la diaphyse. Par suite de cette fracture, l'os est fortement fléchi dans le sens de la face palmaire.

Sur le second squelette découvert à Złota dans la tombe 379, on observe que le corps de la première vertèbre du sacrum est manifestement séparé de cet os. Les parties latérales de la vertèbre sont d'ailleurs soudées au sacrum.

Le troisième squelette provenant de la même localité, mis à jour dans la tombe 381, présente également une conformation anormale du sacrum, dont la première vertèbre n'est pas soudée à l'os. Les parties latérales (*partes laterales*) de cette vertèbre sont fortement développées et leurs surfaces s'adaptant au reste du sacrum, permettent de reconnaître des traces d'une articulation. De plus, on constate l'absence congénitale de l'arc de la cinquième vertèbre lombaire.

Cet individu avait enfin une blessure au pied gauche, comme en témoignent l'astragale et surtout le calcanéum, pour ainsi dire écrasés. Cette lésion a eu comme conséquence une conformation anormale de l'articulation entre les deux os. En effet, la surface articulaire est inégale, bien plus large que d'habitude et couverte, surtout sur les bords, de parties ossifiées. Cette déformation est la cause qu'à la face supérieure latérale du calcanéum, il s'est



formé une surface qui fait l'impression d'une articulation pour le malléole du tibia.

Quant aux squelettes provenant de Beradz, on ne trouve d'altérations morbides que dans un seul cas, notamment dans celui du squelette découvert dans la tombe II., où la cavité cotyloïde droite (*acetabulum dextrum*) permet de reconnaître des traces d'une affection qui probablement était une arthrite déformante.

Institut d'Anthropologie physique de l'Université des Jagellons de Cracovie. Directeur: Prof. Dr J. Talko-Hryncewicz.







O dwóch nowych progenetycznych przywrach z bałkańskich Gammaridów. — Über zwei neue progenetische Trematoden aus den balkanischen Gammariden.

Mémoire

de M. L. W. WIŚNIEWSKI,

présenté, dans la séance du 4 juillet 1932, par M. C. Janicki m. t.

Zu den interessantesten Problemen in der Biologie der Trematodenlarven gehört u. a. die sogenannte Progenese. Es wird darunter die geschlechtliche Reife der letzten Larve, der Metacercarie, verstanden, welche reife Keimzellen, in gewissen Fällen sogar normale Eier, produzieren kann. Obwohl dieser Vorgang der frühzeitigen Reife in das letzte Larvalstadium fällt, in eine Phase also, wo die entgültige Ausbildung der anatomischen Struktur der Trematoden schon festgesetzt ist, unterliegt die weitere Entwicklung gar keiner Unterbrechung; die Metacercarie infiziert den Endwirt und produziert hier normalerweise ihre Eier. In diesem Verhalten der Metacercarie liegt der Hauptunterschied gegenüber den Fällen von Neotenie, wo der Entwicklungszyklus auf dem eierbildenden Stadium zum Abschluß gelangt.

Obwohl die Progenese bei den Trematoden schon bekannt war, stellt sie eine ziemlich seltene Erscheinung dar. Hieher gehören: *Distomum agamos* Linst., im Cystenzustande in *Gammarus pulex* L. lebend, dessen reifes Stadium mutmaßlich *Allocreadium transversale* Rud. ist; *Ratzia parva* (Stossich) als progenetische Metacercarie in *Discoglossus pictus* Otth. (Algier) und *Rana esculenta* L. (Istrien), in der Endform dagegen in *Zamenis hippocrepis* L. lebend; *Pleurogenoides medians* (Olls.), als Metacercarie bei manchen Insekten und *Gammarus pulex*, als Endform bei vielen Amphibien und *Chameleon vulgaris* Daud. auftretend; *Lecithodendrium chilostomum* Mehl., als Metacercarie in *Phryganea grandis* L., auf dem Endstadium in Fledermäusen; *Dinurus*



*tornatus* (Rud.) cystenlos in *Cerataspis monstrosa* Gray, wie auch eine aus der *Lepodermatoidea* progenetische Metacercarie in *Planorbis planorbis* L. gefunden. Dazu kommen noch als wahrscheinlich progenetisch (falls nicht schon neotenisch): *Distomum rheinhardi* Linst. in *Astacus leptodactylus* Eschh. und *Astacotrema cirrigerum* Baer in *Astacus fluviatilis* Fabr. Dieser Liste wären noch einige weniger bekannte Fälle hinzuzufügen.

Im Sommer des Jahres 1931 hatte ich mich unweit von Sarajevo<sup>1)</sup> (Jugoslavien) mit den dort auftretenden Gammariden recht eingehend beschäftigt; dabei gelang es mir, zwei neue Fälle von Progenese aufzudecken. Der erste bezieht sich auf die Metacercarie eines Trematoden, welcher im Endstadium in *Salmo fario* L. und *Salmo irideus* Gibb. auftritt, und den ich als *Coitocaecum testiobliquum* n. sp. bezeichne, der zweite tritt ausschließlich in Form der Metacercarie auf, von mir als *Psilostomum progeneticum* n. sp. benannt. Endwirt dieser letzteren Form bisher unbekannt.

Als Grundlage zu dem weiter folgenden Berichte über Bau und über die Ausmaße dieser Trematoden dienten Totalpräparate, in Bouin's Flüssigkeit konserviert, mit Boraxkarmin gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen.

#### *Coitocaecum testiobliquum* n. sp.

Die Metacercarie von *C. testiobliquum* lebt in der Leibeshöhle von *Fontogammarus bosniacus* (Schäf.) und *Rivulogammarus spini-caudatus* (Schäf.). Von zehn Exemplaren des Wurmes mit vollständig entwickelten Geschlechtsorganen, waren vier im Stadium der Eierproduktion begriffen, die übrigen wiesen mehr oder weniger ausgebildete Geschlechtsorgane auf, enthielten jedoch keine Eier. Jüngere Stadien kommen häufiger vor. Normalerweise treten die Metacercarien in den Flohkrebse in den Encystierungsstadien auf. Die Wände der Cyste sind bei den reiferen Formen verhältnismäßig dick und dauerhaft, so daß beim Präparieren der Metacercarie aus der Cyste, das Präparat häufig zerdrückt wird. Daher wurden die eierproduzierenden Exemplare nicht präpariert. Die Ausmaße der Cysten bewegen sich zwischen 0·57 bis 0·70 mm

<sup>1)</sup> Über Initiative des Herrn Prof. Dr. C. Janicki und dank einem polnischen Staatsstipendium habe ich Gelegenheit gehabt den Entwicklungszyklus von *Cyathocephalus truncatus* Pall. in Gammariden zu verfolgen.



Länge und von 0·52 bis 0·63 mm Breite. Die Cyste kann noch von einer Hülle umgeben sein, welche aus dem Gewebe des Wirtsorganismus gebildet wird, ähnlich wie es Rašin bei *Amphitina foliacea* Rud. und anderen Parasiten von *Gammarus pulex*, sowie der Verfasser selbst bei *Cyathocephalus*-Exemplaren in *F. bosniacus* und *R. spinicaudatus* festgestellt haben. Diese Hülle ist im Übrigen — abgesehen von einer Verdickung der Cystenwände — für die darin lebende Metacercarie kaum irgendwie merkbar schädlich (anders bei *Cyathocephalus*).

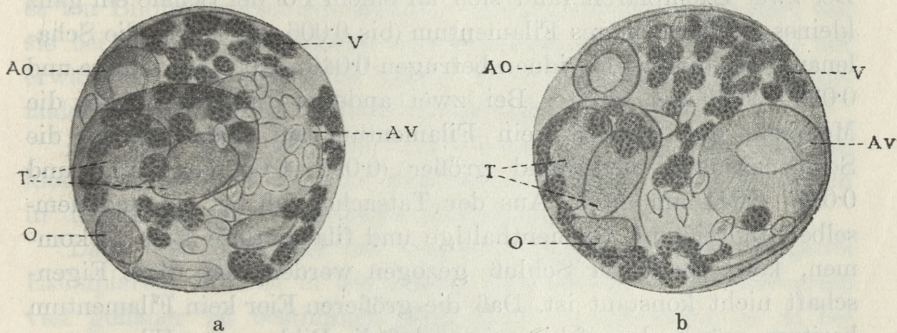


Fig. 1. *Coitocacum testiobliquum*. Progenetische Metacercarie mit Eiern, in der Cyste. Vergr. 8 $\times$ . Ao-Acetabulum oralis; Av-Acetabulum ventralis; O-Ovarium; T-Testis; V-Vitellaria.

Eine genaue Bestimmung des Saugwurmes in diesem Stadium begegnet manchen Schwierigkeiten, da die reifen, eierproduzierenden Exemplare aus der Cyste nicht herauspräpariert werden konnten. Der Wurm nimmt in der Cyste eine gekrümmte Lage ein; jüngere Formen sind etwa halbmondförmig zusammengelegt, bei älteren wird die Lage infolge der größeren Körperausmaße viel komplizierter (Fig. 1). Die Kutikula ist glatt. Der bauchständige Saugnapf (0·19—0·28 mm lang und 0·22—0·36 mm breit) ist größer als der orale (0·09—0·12 mm lang). Ovarium und Testes sind gut entwickelt. Die Testes liegen, wie aus der Abbildung (Fig. 1 a) ersichtlich, schräg; eine genauere Bestimmung ihrer gegenseitigen Lage ist aber infolge der Körperwindungen unmöglich. Die *Vesicula seminis* ist gut entwickelt, mit Samen vollgestopft, und reicht manchmal bis an den rückwärtigen Rand des Bauchsaugnapfes. Die Dotterstöcke sind aus großen (0·044—0·066 mm), aber nicht zahlreichen Follikeln zusammengesetzt. Sie liegen haupt-



sächlich zwischen dem oralen und bauchständigen Saugnapf, außerdem noch zu beiden Seiten und im rückwärtigen Körperabschnitt, die unmittelbare Gegend des bauchständigen Saugnapfes ausgezogen. Der Uterus enthält 20—25 Eier; diese beschränkte Zahl findet ihre Erklärung in den kleinen Ausmaßen des Uterus. Es kann jedoch auch zu einer stärkeren Produktion kommen, in welchem Falle die Eier aus dem Uterus ausgestoßen werden und sich in dem Raume zwischen dem Körper und der Cyste ansammeln.

Der Bau der Eischale weist kleine Unregelmäßigkeiten auf. Bei zwei Exemplaren fand sich an einem Pol der Schale ein ganz kleines höckerförmiges Filamentum (bis 0·006 mm lang); die Schalenmaße dieser Individuen betragen 0·046—0·050 mm Länge und 0·030—0·039 mm Breite. Bei zwei anderen Individuen wies die Mehrzahl der Schalen kein Filamentum auf, dabei waren die Schalenmaße bedeutend größer (0·055—0·059 mm lang und 0·037—0·041 mm breit). Aus der Tatsache, daß bei ein und demselben Individuum filamenthaltige und filamentlose Eier vorkommen, kann somit der Schluß gezogen werden, daß diese Eigenschaft nicht konstant ist. Daß die größeren Eier kein Filamentum besitzen, würde darauf hinweisen, daß die Bildung des Filamentum eine Verringerung der Schalenmaße verursacht (Tabelle). Zu beach-

TABELLE.

Individuum mit filamenthaltigen Eiern		Individuum mit filamenthaltigen u. filamentlosen Eiern	
Länge der Eier (mm)	Breite der Eier	Länge der Eier	Breite der Eier
0·046 + 0·006	0·035	0·046 + 0·004	0·037
0·046 + 0·005	0·034	0·048 + 0·004	0·039
0·046 + 0·005	0·030	0·050 + 0·004	0·035
0·048 + 0·004	0·030	0·050 + 0·003	0·035
0·050 + 0·004	0·035		
0·050 + 0·004	0·033	0·055	0·041
u. s. w.		0·055	0·041
		0·055	0·037
		0·057	0·037
		0·057	0·035
		0·059	0·039
		u. s. w.	



ten ist, daß das Filamentum in der Hauptsache zu Beginn der Eierproduktion erscheint, zu einer Zeit also, wo gewisse Unregelmäßigkeiten im Bau der Schale vorzukommen pflegen. Diese Annahme wird durch die Tatsache bestätigt, daß die Vitellarien, welche das Material zur Bildung der Schalen liefern, früher heranreifen und infolgedessen in den zuerst gelegten Eiern die Eizellen selbst fehlen können; die Schale kann in solchen Fällen ganz leer erscheinen. Wird dagegen viel schalenbildungsfähiges Material produziert, welches regelrecht nicht verwertet werden kann, so kommt es zur Bildung verschiedenartiger, unregelmäßiger Strukturen, wie sie bei anderen Trematoden und Cestoden bekannt sind. Bei der erwähnten Metacercarie ist somit das Filamentum nicht als normaler Bestandteil der Schale zu betrachten.

Die Eier sind ellipsoid und besitzen an einem der Pole ein kleines Operculum. Bei der Mehrzahl der Eier befindet sich schon in der Schale ein entwickeltes Miracidium.

Dank den zwei aus den Cysten herauspräparierten jüngeren Exemplaren, bin ich in der Lage, die gefundenen Metacercarien viel genauer zu bestimmen (Fig. 2). In erster Reihe ist zu beachten, daß ihre Geschlechtsorgane in voller Aktivität waren: in den Testes befanden sich Spermatozoen, auch das Ovarium und die Vitellarien waren schon reif, die *Vesicula seminis* war mit Samenzellen vollgestopft und der Uterus eines dieser Individuen enthielt ein frisch produziertes Ei sowie noch nicht verwertete Kügelchen von Schalenmaterial. All das beweist, daß wir es mit einer progenetischen Form zu tun haben. Hinzuzufügen ist, daß der Charakter der Cyste, die Ausmaße der Saugnäpfe, die Lage der Dotterstöcke und die Art der männlichen Geschlechtsorgane, sowohl in den herauspräparierten wie in den in den Cysten eingeschlossenen Formen, leicht miteinander vergleichbar sind. Ein Vergleich zeigt, daß es identische Formen sind, nur sind die herauspräparierten etwas jünger. Es besteht hingegen kein Zweifel darüber, daß die herauspräparierten Formen die Metacercarien von *C. testiobliquum* darstellen. Über die Zugehörigkeit zu dem Genus *Coitocaecum* entscheidet in erster Reihe die Verbindung der Endteile des Darmes. Die allgemeine Gestalt der Metacercarie, die Lage der Testes, Ovarien, Dotterstöcke und der Bau des Bauchsaugnäpfes entsprechen ganz den Verhältnissen bei jüngeren Exemplaren von *C. testiobliquum*, welche im *Salmo* leben. Größere Indivi-



duen unterscheiden sich — die Eierproduktion ausgenommen — von den Metacercarien nur durch die größeren Ausmaße, was ja selbstverständlich ist.

Die Länge der herauspräparierten Metacercarie beträgt 0·77 mm, die Breite 0·28 mm. Die Ausmaße des oralen Saugnapfes betragen 0·12 mm, des bauchständigen 0·21—0·22 mm.

Da der Zusammenhang zwischen Metacercarie und Endform hiermit erwiesen ist, schließe ich an dieser Stelle eine Charakteristik der neuen Spezies aus dem Darne von *S. fario* und *S. irideus* an.

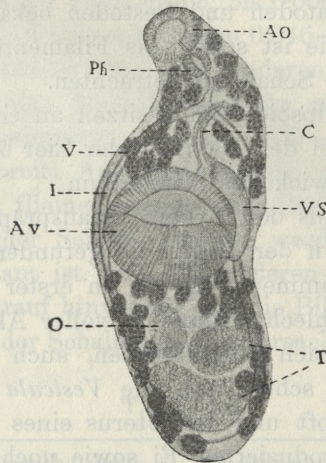


Fig. 2. *Coitocaecum testiobliquum*. Progenetische Metacercarie aus der Cyste herauspräpariert. Vergr. 8 X. Ao-Acetabulum oralis; Av-Acetabulum ventralis; C-Ductus eiaculatorius; I-Intestinum; O-Ovarium; Ph-Pharynx; T-Testis; V-Vitellaria; Vs-Vesicula seminis.

Die allgemeine Gestalt ist länglich und ein wenig abgeplattet (Fig. 3). Das Vorder- und Hinterende ist ein wenig zugespitzt, so daß der Körper das größte Ausmaß an Breite in der Mitte aufweist. Die Länge des Körpers schwankt zwischen 0·75—1·40 mm, seine Breite zwischen 0·28—0·44 mm; in den meisten Fällen jedoch sind die Formen, welche auf der Höhe der Eierproduktion sind, 0·90—1·25 mm lang und 0·30—0·40 mm breit. Der Bauchsaugnapf (0·23—0·32 mm) kann zweimal so groß sein wie der orale Saugnapf (0·11—0·15 mm); der bauchständige Saugnapf zeichnet sich durch den Besitz sehr langer Muskelfasern aus. Im



Vorderabschnitt des Darmkanals unterscheidet man einen Praepharynx (0·066—0·13 mm), einen Pharynx, welcher fast unmittelbar an die Muskulatur des oralen Saugnapfes grenzt (0·055—0·072 mm) und einen Oesophagus, dessen Länge annähernd derjenigen des

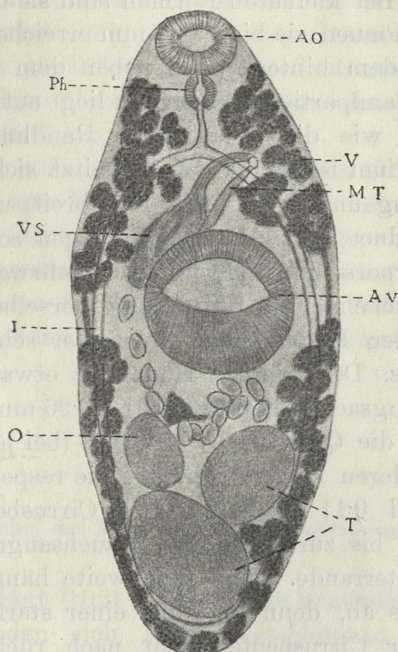


Fig. 3. *Coitocaecum testiobliquum* aus dem Darm vom *Salmo fario*. Vergr. 8 X. Ao-Acetabulum oralis; Av-Acetabulum ventralis; I-Intestinum; Mt-Metacercaria; O-Ovarium; Ph-Pharynx; T-Testis; V-Vitellaria; Vs-Vesicula seminis.

Praepharynx gleicht (0·055—0·11 mm). Die röhrenförmigen Darmäste vereinigen sich gleich hinter dem rückwärtigen Hoden, ohne das Körperende zu erreichen; oft liegt der Darmbogen an der hinteren Randlinie des Hodens. Die Gabelung des Darmes beginnt ungefähr in der Mitte zwischen den Säugnapfen. Die Dotterstöcke verlaufen seitwärts; im Vorderteil des Körpers umfassen sie von beiden Seiten her den vorderen Abschnitt des Darmkanals und füllen fast ganz den Halsabschnitt aus, im Hinterteil vereinigen sie sich in der Mitte hinter den Hoden. Nur in der Gegend des Bauchsaugnapfes ist die Linie der Dotterstöcke durchbrochen, so daß man eine vordere und eine hintere Dotterstockpartie



unterscheiden kann. Bei jüngeren Formen, bei welchen die einzelweilse auftretenden Eier die Uterusgänge noch nicht ausdehnen, kann man einige Dotterstockfollikel auch unter dem Bauchsaugnapf feststellen. Die Dotterstockfollikel sind groß, liegen aber nicht dicht beieinander. Bei kleineren Formen sind sie 0·044—0·066 mm lang, bei älteren können sie bis 0·090 mm erreichen. Das Ovarium liegt rechts, vor dem hinteren und neben dem vorderen Hoden (die rückwärtige Randpartie des Ovarium liegt auf derselben Höhe, oder etwas höher, wie die rückwärtige Randlinie des vorderen Hodens). Das Ovarium ist länglich-oval, spitzt sich nach vorne zu (0·14—0·17 mm lang und 0·084—0·11 mm breit) und geht gleichmäßig in den Oviduct über. Die Hoden liegen schräg im Hinterabschnitt des Körpers; ihre Gestalt ist mehrweniger oval oder birnförmig, in welchem Falle ein Ende derselben schmaler ist. Die Längsachse der Hoden liegt quer oder schräg zur Längsachse des Körpers. Der hintere Hoden ist etwas größer als der vordere; seine Längsachse beträgt 0·21—0·26 mm (bei jüngeren Formen 0·16 mm), die Querachse 0·15—0·19 (bei jüngeren Formen 0·10 mm). Bei vorderen Hoden betragen die respektiven Ausmaße 0·14—0·21 mm und 0·11—0·19 mm. Der Cirrusbeutel reicht von der Darmgabelung bis zur Mitte des Bauchsaugnapfes; seltener bis zu seinem Hinterrande. Seine Reichweite hängt von dem Zustand des Körpers ab, denn im Falle einer starken Zusammenziehung reicht der Cirrusbeutel mehr nach rückwärts; bei der Metacercarie reicht er gewöhnlich bis ans Ende des Saugnapfes. Im Beutel liegen die Prostatadrüsenzellen. Derjenige Teil des Beutels, welcher den *Ductus ejaculatorius* und die Prostatazellen umfaßt, ist viel schmaler als der Teil, in welchem sich die Vesicula befindet, welche Erscheinung davon herrührt, daß die Vesicula lang ist und sich daher einigemal winden muß. Häufiger liegt der Cirrusbeutel resp. seine Vesicularpartie rechts vom Saugnapf, als an der linken Seite. Die Geschlechtsöffnung liegt auf der Linie der Darmgabelung, von dieser nach links gerichtet. Der Uterus ist kurz; er liegt zwischen dem Keimstock, dem vorderen Hoden und dem Bauchsaugnapf und weist einige Windungen auf. Im Uterus liegen nur einige Eier (3 bis 22); diejenigen Eier, welche die Mitte des Uterus einnehmen, besitzen schon gut ausgebildete Miracidien. Die Größe der Eier schwankt zwischen 0·052—0·059 mm Länge und 0·030—0·037 mm Breite. Die Schale



ist ellipsoid, filamentlos und besitzt ein winziges Operculum. Der Charakter sowie die Ausmaße der beschalteten Eier entsprechen ganz den Größeverhältnissen bei den filamentlosen Eiern der Metacercarie.

Ich muß noch hinzufügen, daß ich in der Leibeshöhle von Gammariden ziemlich oft noch jüngere Metacercarien gefunden habe, welche ich in Anbetracht ihres Cystencharakters und des allgemeinen Habitus als jüngere Metacercarienstadien von *C. testiobliquum* auffasse<sup>1)</sup>.

Bei der jüngsten der untersuchten Formen (0·070—0·084 mm L. und 0·056—0·070 mm Br.) konnte ich noch keine Cysten feststellen. Der Körper hatte ein opakes Aussehen und war schwach durchsichtig. Saugnäpfe konnte ich nicht konstatieren (!). Dagegen stellte ich einen deutlich sichtbaren Bohrstachel fest (Fig. 4), welcher zum Durchbohren der Wände des Wirtsorganismus dient.

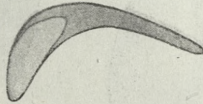


Fig. 4. Bohrstachel der Metacercarie *C. testiobliquum*. Vergr. 1250×.

Seine Länge beträgt 0·021 mm. An dem gegenüberliegenden Ende der Larve befinden sich Flüssigkeitsbläschen, welche manchmal in größerer Zahl (bis fünf), typisch jedoch in der Zweizahl auftreten, wobei beide Bläschen miteinander durch einen kurzen Strang verbunden erscheinen.

Ältere Formen lagen schon meistens in Cysten vor (0·098—0·14 mm lang). Die Cystenwände sind noch dünn und elastisch und mit der Änderung der Lage der Metacercarie ändert sich auch die Form der Cyste (Fig. 5). Die Saugnäpfe treten schon deutlich auf; es konnte aber kein deutlicher Unterschied in der Größe des

<sup>1)</sup> In denselben Flohkrebse habe ich außerdem Cysten einer anderen Metacercarie konstatiert, welche sich durch dicke Wände auszeichnet. Ihre Kutikula ist mit kleinen Stacheln bedeckt, was mir die Unterscheidung von *C. testiobliquum* und die Segregation des Materials stark erleichterte. Einstweilen lasse ich diese Form außer Acht. Außer den erwähnten zwei Metacercariotypen und zwei Exemplaren von *Psilostomum progeneticum* habe ich sonst keine anderen Trematodenlarven konstatieren können.



oralen und bauchständigen Saugnapfes festgestellt werden, wie dies bei älteren Formen der Fall ist. Bei manchen Individuen kann man im Mundsaugnapf noch den obenerwähnten Bohrstachel konstatieren. Was die übrigen Organisationseinzelheiten anbelangt,

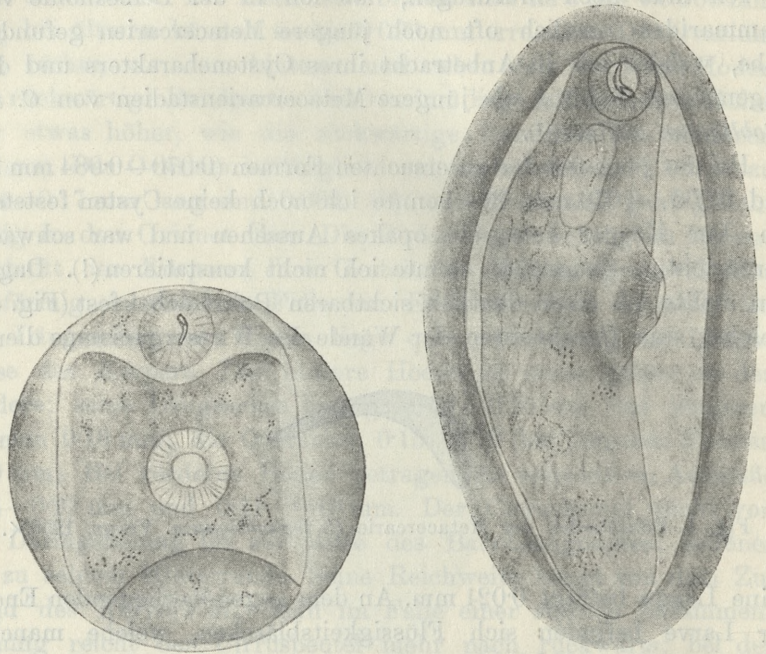


Fig. 5. *Coitocaecum testiobliquum*. Ganz junge Metacercarien aus der Leibeshöhle des *Rivulogammarus*, in zwei verschiedenen Gestaltzuständen. Vergr. 50 $\times$ .

so wäre noch ein Zellenkomplex zu erwähnen, welcher die Mitte der Larve (von 0.18—0.40 mm) einnimmt und von stark lichtbrechenden Körnern ausgefüllt ist, die eine Dunkelfärbung dieses Abschnittes verursachen. In älteren Stadien (0.20—0.28 mm) treten schon die Testes und Ovarienanlagen auf.

#### ***Psilostomum progeneticum* n. sp.**

In der Leibeshöhle von *Fontogammarus bosniacus* war noch eine andere progenetische Form vorhanden, im ganzen durch zwei Exemplare repräsentiert. Beide waren cystenfrei und in der Entwicklung schon weit fortgeschritten; das eine Exemplar enthielt



im Uterus einige Eier, auch das zweite wies gut ausgebildete Hoden und Dotterstöcke bzw. reife Spermatozoen und Dotterzellen auf. Diesem Umstande habe ich es zu verdanken, daß ich ihre systematische Zugehörigkeit nachprüfen und dieselbe, wie gesagt, als neue Spezies definieren konnte. Der Endwirt dieser Metacercarie ist bisher unbekannt geblieben, allem Anschein nach sind

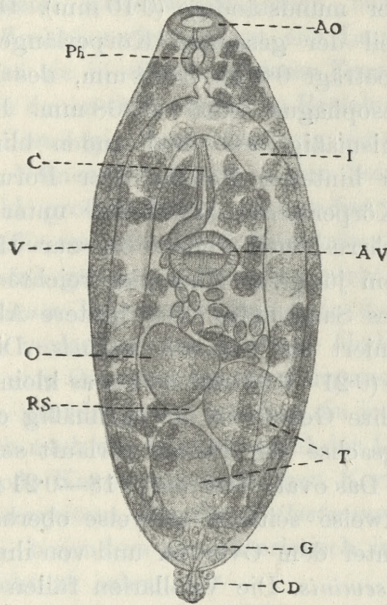


Fig. 6. *Psilostomum progeneticum* aus der Leibeshöhle des *Fontogammarus bosniacus*. Vergr. 6 X. Ao-Acetabulum oralis; Av-Acetabulum ventralis; C-Ductus eiaculatorius; Cd- die ausgedrückten Drüsen; G-Glandulae; I-Intestinum; O-Ovarium; Ph-Pharynx; Rs-Receptaculum seminis; T-Testis; V-Vitellaria.

es Wasservögel. Die Zugehörigkeit zum Genus *Psilostomum* ermächtigt uns nämlich zu der Annahme, daß diese Spezies grundsätzlich von den biologischen Eigenschaften des Genus nicht abweichen kann und daß daher ihre Endform bei den Vögeln vorkommen wird. Die entdeckten Exemplare mit den reifen Fortpflanzungsorganen wären somit als progenetische Metacercarien aufzufassen <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Die ungewöhnlich kleine Anzahl von *Ps. progeneticum* (2 auf 3000 untersuchte Flohkrebse) ist damit zu erklären, daß in dieser Flußpartie, von



Die Metacercarie von *Ps. progeneticum* (Fig. 6) zeichnet sich durch eine länglich ovale Gestalt aus, deren beide Enden etwas schmaler und leicht abgerundet sind. Das jüngere Exemplar war 1.00 mm lang und 0.42 mm breit, das ältere 1.35 mm lang und 0.51 mm breit. Die Saugnapfe sind in beiden Exemplaren gleich groß. Der bauchständige Saugnapf (0.14 mm) ist nur ein wenig umfangreicher als der mundständige (0.10 mm). Der Halsabschnitt nimmt  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  Teil der gesamten Körperlänge ein. Die Länge des Praepharynx beträgt 0.042—0.044 mm, des Pharynx 0.066—0.070 mm, des Oesophagus 0.066—0.068 mm. Die beide Darmäste sind verhältnismäßig breit und enden blind an der unteren Randlinie des hinteren Hodens. Der Porus genitalis liegt in der medialen Körperachse unmittelbar unter der Darmgabelungsstelle. Der Cirrusbeutel reicht bis zur Mitte des Bauchsaugnapfes; bei dem jüngeren Exemplar reichte er sogar bis zum hinteren Rande des Saugnapfes. Der hintere Abschnitt der Cirrusbeutel funktioniert als *Vesicula seminis*. Die Hoden liegen schräg; der vordere (0.21—0.23 mm) ist etwas kleiner als der hintere (0.25—0.26 mm). Ihre Gestalt ist unregelmäßig oval oder birnenförmig. Die Längsachse der Hoden verläuft schräg zur Längsachse des Körpers. Das ovale Ovarium (0.18—0.21 mm) liegt auf der rechten Seite, teilweise seitlich, teilweise oberhalb des vorderen Hodens. Gleich hinter dem Ovarium und von ihm zugedeckt liegt das *Receptaculum seminis*. Die Vitellarien füllen das ganze Körperinnere aus, mit Ausnahme der beiden Saugnapfe, der Medialachse und des hinteren Körperendes. Besonders charakteristisch ist ihre Lage in der Gegend des Darmes, welchen sie von drei, an manchen Stellen sogar von vier Seiten umfassen, so daß er von ihnen fast gänzlich zugedeckt ist. Die Follikel sind groß, 0.044—0.10 mm lang. Der kurze Uterus liegt zwischen dem vorderen Hoden, dem Keimstock und dem Bauchsaugnapf und weist nur wenige Windungen auf. Die Zahl der Eier im Uterus ist klein (18). Die Eier sind 0.050—0.057 mm lang und 0.035—0.038 mm breit.

welcher das Material stammt, Wasservögel und insbesondere Zugvögel sehr selten sich aufhalten. Weniger wahrscheinlich würde mir eine andere Deutung vorkommen, welche in dieser Erscheinung einen Fall von Polyxenie sehen möchte, wo der eigentliche zweite Zwischenwirt von irgend einer anderen Form vertreten wäre, wie dies Dollfus (2) für *Pleurogenoides medians* nachgewiesen hat.



Die Eischale besitzt ein kleines Operculum und umschließt ein reifes Miracidium.

Eine Beachtung verdienen gewisse Bildungen in der hinteren Körpergegend, welche an Drüsen erinnern. Möglich, daß diese Zellen den Rest von Cercariendrüsen darstellen, obwohl ihre Anwesenheit in einem so fortgeschrittenen Stadium recht seltsam wäre. Normalerweise verschwinden doch, nachdem die Cercarie in den zweiten Zwischenwirt gelangt, alle Larvaldrüsen. Es wäre auch möglich, daß sie in einem gewissen Zusammenhang mit den Zellen stehen, von denen Odhner (12) in Beziehung auf *Psilostomum* berichtet: »Die Histologie dieser Gattung scheint nicht ohne Interesse zu sein. Namentlich fallen in den Seiten des Vorderkörpers eine Anzahl großer Zellen mit großen Kernen und körnigem Plasma auf, die wahrscheinlich Hautdrüsen darstellen, obschon freilich ihre Ausführgänge an Schnitten nicht zu verfolgen sind«. Bei *Ps. progeneticum* liegen sie jedoch in der hinteren Gegend des Körpers. Sie verlaufen vom hinteren Hoden (bei dem älteren Exemplar sogar vom Ovarium) bis ans Körperende. Die Zellen sind in einige Pakete geordnet, von welchen ein jedes, in einen Ductus übergeht, der sich nach der Hintergegend der Larve richtet. In den Zellen fallen große Kerne mit deutlichen Kernkörperchen auf.

Ein Exkretionssystem, das für *Psilostomum* — wie das Odhner berichtet — besonders charakteristisch ist, war auf den Totalpräparaten nicht zu sehen.

Die Endform, welche meiner Meinung nach im Darne der Wasservogel zu suchen wäre, wird sich mit Rücksicht auf die vollständige Ausbildung aller Organe bei der Metacercarie, nur wenig von ihr unterscheiden. Vermutlich wird sich der Unterschied nur auf die Ausmaße des Körpers und seiner Organe beschränken; eventuell wird er auch im Mangel an den obenerwähnten Drüsen bestehen.

---

Zusammenfassend können wir feststellen, daß sowohl im Falle von *Coitocaecum*, wie auch von *Psilostomum* die Erscheinung der Progenese vorliegt, indem die larvalen Formen dieser Trematoden aus der Leibeshöhle von *Gammarus* in gewissen Fällen Eier produzieren. Die Anwesenheit von Miracidien in diesen Eiern dürfte beweisen, daß dieselben befähigt sind, den Entwicklungszyklus von Neuem anzufangen. Trotzdem wird aber der normale Entwick-



klungsgang im Fisch- beziehungsweise Vogelorganismus, nicht ausgeschlossen, was zumindest im Falle von *Coitocæcum* vorliegt.

Es muß im Einzelnen betont werden, daß die beiden oben erwähnten Fälle von Progenese einander allem Anschein nach nicht gleichwertig sind.

Bei *C. testiobliquum* haben wir zweifellos mit einem Fall von Selbstbefruchtung zu tun, welche infolge der encystierten Lebensweise zustande kommt. Die frühzeitige Reife ist eher als Folge eines über die Norm hinaus dauernden Aufenthalts der Larve in der Leibeshöhle des Krebses aufzufassen, nicht aber als normaler Ablauf der Propagationstätigkeit. Es muß daran erinnert werden, daß das quantitative Verhältnis der reifen Metacercarien zu den jüngeren Formen, stark zu Gunsten dieser Letzteren ausfällt. Nach alledem erweckt hier nicht die Progenese den Eindruck, als ob sie sich hier stabil erhalten könnte; ein Übergang durch den Endwirt muß als unbedingt notwendig errachtet werden und er kommt auch wahrscheinlich stets normalerweise vor, was ja ohne Weiteres aus der Anwesenheit der Trematoden in den Fischen folgt.

Die geschlechtliche Reife hängt — wie bekannt — einerseits von einem morphologischen Substrat (die Geschlechtsgänge) ab, andererseits von der Anwesenheit eines Reizes, welcher die Geschlechtsmutterzellen in den Zustand der sogenannten Reife hinüberführt. Normalerweise werden diese Bedingungen bei den Cestoden und Trematoden erst beim Endwirt erreicht. Anders bei den progenetischen Formen. Hier sind die erwähnten Bedingungen schon in dem Larvalstadium realisiert: es bilden sich Geschlechtsgänge aus, die Geschlechtsdrüsen reifen heran und es werden daraufhin Eier produziert. Dieser Prozeß steht wahrscheinlich in engstem Zusammenhang mit den Hindernissen, auf welche der normale Abschluß des Lebenszyklus stößt. Damit werden für die Larve — insbesondere in der ersten Periode — neue Lebensbedingungen geschaffen, an welche sie sich nur auf dem Wege der Abkürzung des Entwicklungszyklus um eine Phase, anpassen können. Von diesem Gesichtspunkte aus ist der Fall *C. testiobliquum* besonders lehrreich, da wir hier einer Form gegenüberstehen, welche sich sozusagen im Gang der Anpassung an die geänderten Bedingungen befindet. Für *C. testiobliquum* besteht ja die Möglichkeit einer normalen Abwicklung des Lebenszyklus, ja sogar die Organisation, insbesondere die biologischen Verhält-



nisse dieser Metacercarie lassen den Schluß zu, daß sie normalerweise durch den Endwirt durchschreiten muß. Wenn es trotzdem zur Progenese kommt, dann wird es klar, daß der normale Abschluß des Lebenscyklus auf mehr oder weniger größere Hindernisse stößt. Das Auftreten reifer Metacercarien in diesem Falle beweist, daß *C. testioobliquum* sich in »statu nascendi« in Bezug auf die Anpassungsvorgänge befindet. Die normale Entwicklung des Lebenscyklus ist bis zu einem gewissen Grade gestört, der Parasit hat schon die ersten Schritte in der Richtung der neuen Lebensbedingungen gemacht, doch ist die Anpassung nicht vollständig, denn er ist auf die Selbstbefruchtung angewiesen.

Bei *Ps. progeneticum* stellt sich die Sache wahrscheinlich anders dar. Bei diesem Saugwurm ist der Aufenthalt im Endwirt nicht unbedingt notwendig. Das cystenlose Auftreten von geschlechtsreifen Metacercarien bei *Gammarus* ermöglicht eine normale Befruchtung durch Kreuzung; somit kann das letzte Glied in der Entwicklungskette (der Endwirt) ohne wesentliche Hindernisse aufgegeben werden.

Eine Gegenüberstellung der Progenese bei *Coitocaecum* und *Psilostomum* beweist somit klar, daß sie hinsichtlich dieser Erscheinung nicht gleichwertig sind; sie unterscheiden sich nämlich durch eine verschiedene progenetische Potenz; worunter ich eine stärkere bzw. schwächere Progression in der Tendenz zur Abkürzung des Entwicklungszyklus verstehen möchte.

Auf das Vorhandensein solcher potenziellen Unterschiede in der Progenese weisen auch die Fälle hin, welche durch Joyeux, du Noyer und Baer und durch Dollfus bei *Pleurogenoides medians* und *Ratzia parva* beschrieben worden sind. Wir wollen ihren Ausführungen folgen.

1) Joyeux, du Noyer und Baer (9) weisen nach, daß die Metacercarie von *Pleurogenoides medians* (manche Insekten und *Gammarus pulex*) nicht immer progenetisch ist. Die Entwicklung der Metacercarie, ihre geschlechtliche Aktivität und die Produktion der Eier ist von den Bedingungen abhängig, in welchen sich der Wirtsorganismus (*Gammarus*) befindet. Die Zahl der Eier ist, im Gegensatz zur reifen Form hier kleiner; auch werden sie nicht aus dem Uterus ausgestoßen, sondern verbleiben darin. Nach Joyeux, du Noyer und Baer ist zur Erhaltung der Art, der Übergang durch den Endwirt unbedingt notwendig. An diesen Fall



ist somit der Fall *C. testiobliquum* anzureihen. Bei *C. testiobliquum* ist jedoch schon ein kleiner Fortschritt zu verzeichnen, indem die Zahl der Eier bei der Larve ungefähr derjenigen bei der Endform entspricht und indem die Eier aus dem Uterus ausgeschiedenen werden, ähnlich wie bei der reifen Form. Man kann auch den von Dollfus (5) beschriebenen Fall von progenetischen Metacercarien aus *Planorbis planorbis* hierher zurechnen.

2) Einen anderen Typus von Progenese stellt — wie aus den Untersuchungen von Joyeux, du Noyer und Baer hervorgeht — der von Dollfus (4) beschriebene Fall von *Ratzia parva* dar, welche als Metacercarie in encystiertem Zustande auf der Haut von *Discoglossus pictus* (Algier) bzw. *Rana esculenta* (Istrien) und im reifem Zustande in *Zamenis hippocrepis* lebt. Im Gegensatz zu *Pleurogenoides* ist die Eierproduktion hier vollständig von den Existenzbedingungen des Wirtes unabhängig, wobei die zahlreichen Eier vom Uterus in die Cyste ausgeschieden werden. Gleichzeitig mit dem Abschluß der Eierproduktion degeneriert der Trematode, die Cyste platzt und die Eier gelangen ins Freie. Dieser ganze Prozeß geht im Frühling vor sich und aus diesem Grunde enthielten die im Herbst untersuchten Exemplare von *Zamenis hippocrepis* keine Individuen von *Ratzia parva*. Joyeux, du Noyer und Baer glauben — und meiner Meinung nach vollkommen mit Recht — daß die Annahme eines unbedingt notwendigen Überganges durch den Endwirt, die Aufklärung des Entwicklungscyklus nur erschweren würde. An diesen Typus von Progenese kann man den Fall *Ps. progeneticum* anschließen, wenn auch bei *Ps.* die Tendenz zur Abkürzung des Lebenscyklus nicht so stark unterstrichen ist, wie bei *Ratzia parva*, wo mit dem Abschluß der Eierproduktion die Degeneration des Somas eintritt<sup>1)</sup>.

Aus den erwähnten Beispielen geht somit deutlich der Unterschied in der progenetischen Potenz hervor, welcher, in der schwächeren bzw. stärkeren Progression, in der Abkürzung des Entwicklungscyklus besteht. Im Momente nun, wo die Progenese auf die Dauer sich festsetzen wird und das Endglied in dem Entwicklungscyklus wegfällt, werden wir eine typische Neotenie vor uns haben. Einen solchen Fall stellt möglicherweise der in den Unioniden lebende *Aspidogaster conchicola* Baer dar.

<sup>1)</sup> Möglich, daß man den von Dollfus (3) beschriebenen Fall von *Dinurus tornatus* zu dieser Gruppe der Progenese einzählen kann.



Aus Anlaß der Untersuchungen von *Ratzia parva*, *Pleurogenoides medians* u. a., haben sowohl Dollfus wie Joyeux, du Noyer und Baer die Meinung geäußert, daß eine Abkürzung des Cyklus bei den progenetischen Formen immerhin möglich ist.

Hier eröffnen sich weitere Perspektiven. Wie leicht ersichtlich, stehen Progenese und Neotenie in einer engen Beziehung zueinander. In beiden Fällen werden die Eier nicht von der Endform, sondern von der Larvalform gebildet. Der Zusammenhang bei den Erscheinungen ist freilich kein unmittelbarer, da die Progenese bei den Trematoden, die Neotenie dagegen hauptsächlich bei den Cestoden beobachtet wird. Wir sind aber zu der Annahme berechtigt, daß die beiden Erscheinungen ein und denselben biologischen Prozeß darstellen, indem die Progenese entwicklungs-geschichtlich der Neotenie vorangehen muß; sie ist sozusagen eine vor unseren Augen sich bildende Neotenie. Begegnet der normale Ablauf der Entwicklung Schwierigkeiten irgendwelcher Art, dann kann die Eierproduktion zu einer verfrühten Zeit auftreten. Die Neotenie würde einen stabilisierten Vorgang als Reaktion auf jene Gleichgewichtsstörung bedeuten. Die Progenese hingegen würde eine Übergangsphase verkörpern. Mit anderen Worten, wir neigen zu der Annahme, daß alle gegenwärtigen neotenischen Formen zuerst das Stadium der Progenese durchschreiten müssen.

Bekanntlich liegt ein typisches Beispiel von Neoteniën unter den Cestoden bei *Amphilina* vor (Pintner, Janicki); es reiht sich diesem Falle auch *Caryophyllaeus* an. Ich selbst bin in der Lage gewesen, jene Anschauung während meiner Untersuchungen auf *Archigetes* und *Cyathocephalus* zu übertragen. Im Gegensatz zu den älteren Anschauungen von Leuckart (10), ist wohl heute im Anschluß an Claus (1) und auf Grund der Ausführungen von Janicki (7) anzunehmen, daß die gegenwärtigen neotenischen Formen ursprünglich den gesamten typischen Entwicklungszyklus durchliefen, und daß von diesen erst sekundär gewisse Phasen verloren gegangen sind. Wohl nur auf diese Weise wird es möglich sein, den Bau der Fortpflanzungsorgane bei jenen Formen auf die Strobila der nächstverwandten Formen zurückzuführen. Auch gibt uns jene Anschauungsweise Aufschluß über die ererbte Anwesenheit von Bothrien am Kopf bei *Archigetes*, welche Erscheinung sonst beim Leibeshöhlenparasitismus schwer verständlich gewesen wäre.

Wir müssen annehmen, daß infolge von offenbar erschwerten



Bedingungen, den Cyklus normal abzuschließen, Formen mit anfangs schwächerer, dann stärkerer progenetischer Potenz auftreten, welche schließlich zur durchaus konstanten Neotenie geführt haben. In Anbetracht der hier bei Trematoden diskutierten Fälle scheint es, daß die für die Cestodenneotenie gewissermaßen logisch geforderten vergangenen Zwischenstufen, bei manchen gegenwärtigen Trematoden sozusagen ad oculos demonstriert werden können. Man kann ohne Zweifel beide Erscheinungen von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus, als ein allgemeines biologisches Problem betrachten, obschon sie bei den gesonderten Gruppen, bei den Trematoden und den Cestoden uns entgegentreten.

Dem Herrn Prof. Dr. C. Janicki sei hiemit mein innigster Dank für seine wertvollen Ratschläge bei der Bearbeitung der vorliegenden Arbeit ausgesprochen.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität, Warszawa. Leiter: Prof. Dr. C. Janicki, und aus dem Zoologischen Institut der Politechnischen Hochschule, Lwów. Leiter: Prof. Dr. B. Fułiński.

#### Literaturverzeichnis.

1. Claus C.: 1889. — Zur morphol. u. phylogen. Beurteilung d. Bandwurmkörpers. — Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VIII. — 2. Dollfus R. Ph.: 1924. — Polyxénie et progénèse de la larve métacercaire de *Pleurogenoides medians* (Olls). — C. R. Ac. Sc. T. 179. p. 305. — 3. Dollfus R. Ph.: 1927. — Sur une métacercaire progén. d'Hémiuride. — Bull. Bioll. France et Belg. T. LXI. — 4. Dollfus R. Ph.: 1929. — Existe-t-il des cycles évolutifs abrégés chez les Trematodes digénétiq. le cas de *Ratzia parva* St. — Ann. de Parasit. T. VII. — 5. Dollfus R. Ph.: 1932. — Métacercaire progén. chez un planorbe. — Ann. d. Parasit. T. X. — 6. Fuhrmann O.: 1928. — Trematoda: in Kükenthals W. Handbuch der Zoologie. Bd. II. L. 3. — 7. Janicki C.: 1930. — Über die jüngsten Zustände von *Amphilina foliacea* in der Fischleibeshöhle, sowie Generelles zur Auffassung des Genus *Amphilina* G. Wagener. — Zoolog. Anz. 90. — 8. Joyeux Ch.: 1927. — Recherches sur la faune helminthologiques algérienne. Arch. Inst. Pasteur d'Algérie. T. V. — 9. Joyeux Ch., du Noyer R. et Baer J. G.: 1930. — L'activité génitale des métacercaires progénétiques. — Bull. de l. Société d. Pathol. exotique. T. XXIII. Nr. 9. — 10. Leuckart R.: 1879—1886. Die Parasiten des Menschen. Bd. I. Leipzig. — 11. Nicoll W.: 1915. — The Trematode parasites of North Queensland III. Parasites of Fishes. — Parasitology V. 8. Nr. 1. — 12. Odhner T.: 1913. — Zum natürlichen System der digenen Trematoden. VI. — Zoolog. Anz. Bd. 42. — 13. Wiśniewski L. W.: 1932. — Zur postembryonalen Entwicklung von *Cyathocephalus truncatus*. Zool. Anz. 98.



*Studja nad błonkówką Aphidius sp., pasorzytująca u mszycy Hyalopterus pruni Fabr. — Untersuchungen über die Hymenoptere Aphidius sp., Parasiten der Blattlaus Hyalopterus pruni Fabr.*

Mémoire

de Mlle **J. JANISZEWSKA**,

présenté, dans la séance du 4 juillet 1932, par M. M. Siedlecki m. t.

(Planche 11).

**I. Einleitung.**

Ich habe die Blattlaus *Hyalopterus pruni* Fabr. (syn.: *Aphis pruni* Koch., *Hyalopterus pruni* Koch., *Aphis arundis* Fabr.) als Untersuchungsobjekt gewählt, um den Einfluß, welchen die parasitischen Hymenopteren auf ihren Wirt ausüben, zu studieren. Die genannte Art gehört zu der Familie der *Aphididae* Pass., einer Unterfamilie der *Aphidinae*, Tribus *Siphonophorina*. Diese Art saugt an der Unterseite der Blätter von: *Prunus domestica*, *Pr. spinosa*, *Pr. institia* und *Pr. pissardi*. Im Juli übersiedeln die geflügelten, parthenogenetischen Generationen dieser Art auf die *Phragmites communis*.

Im Innern dieser Blattlaus schmarotzt die Hymenoptere von der Gattung *Aphidius* sp., die laut O. Schmiedeknecht in die Familie *Braconidae*, Unterfamilie *Aphidiinae* eingereiht wird (8). Diese Form schmarotzt ebenso in den Individuen der parthenogenetischen, flügellosen und geflügelten, die Pflaumenblätter saugenden Generationen, wie auch in den Individuen der parthenogenetischen, geflügelten, auf *Phragmites communis* lebenden Generationen.



Das *Aphidius*-Weibchen legt das Ei in dem Leib der Blattlaus; dann folgt die Entwicklung des Parasiten. Dessen Larve nährt sich mit dem Körperinnern der Blattlaus. Nachdem alle Gewebe des Wirtes von der Larve verzehrt worden sind, verfertigt die letztere einen Kokon im Innern der Chitinhaut des Wirtes und verläßt ihn später durch die Öffnung, die am Ende des Abdomens des Wirtes ausgenagt wird.

## II. Material.

Das Untersuchungsmaterial habe ich auf *Prunus domestica* im Laufe der Sommermonate Juli und August, in kurzen Zeitabständen im Jahre 1930 gesammelt. Es standen mir zur Verfügung größtenteils die Exemplare von den parthenogenetischen, lebendiggebärenden, flügellosen Generationen und die Nymphen der geflügelten Generation; dagegen hatte ich verhältnismäßig wenige erwachsene, geflügelte Exemplare. Ich habe auch einige Exemplare auf *Phragmites communis* gesammelt. Es war nur nicht möglich festzustellen, ob auch die Geschlechtsgeneration von *Hyalopterus pruni* von *Aphidius* befallen wird; in der mir zugänglichen Literatur habe ich keine Auskunft über diese Tatsache gefunden.

## III. Die Methodik.

Das Vorhandensein des Parasiten, solange er sich in seinen frühen Entwicklungsstadien in der Blattlaus befindet, ist bei deren Besichtigung von außen nicht zu erkennen. Nur in den späteren Entwicklungsstadien, nachdem der Parasit die inneren Organe der Blattlaus größtenteils verzehrt hat, kann man seine Anwesenheit daran erkennen, daß diese Blattlaus schwächer mit Wachs als eine normale Blattlaus bestäubt und ihr Abdomen ausgedehnter ist. Die Farbe eines solchen Individuums ist gelblich-grau, während sie bei den gesunden Individuen lebhaft grün ist. Um nach Möglichkeit alle Entwicklungsstadien des Parasiten zu erhalten, habe ich große Mengen Blattläuse samt den Blättern fixiert; unter den letzteren habe ich Exemplare mit Parasiten und auch solche, in welchen ich die Anwesenheit des Parasiten nur vermutet habe, gesehen. Unter den zehntausend untersuchten Blattläusen habe ich bei  $2\frac{1}{2}\%$  den Parasiten gefunden.



Als Fixiermittel habe ich Carnoy-Flüssigkeit und eine Mischung von Sublimat und absolutem Alkohol verwendet. Die besten Resultate habe ich mit der Carnoy-Flüssigkeit erreicht. Um aus dem sehr reichlichen Material nur diejenigen Blattläuse auszuwählen, die einen Parasiten enthielten, habe ich die fixierten Blattläuse mit Boraxkarmin in Alkohollösung gefärbt. Dabei wurde das Material bis 35° C erwärmt. Nach der Differenzierung mit leicht angesäuertem Alkohol, wurde das Material mit Zedernholzöl durchtränkt. Das ermöglicht uns die Anwesenheit des Parasiten und die vom ihm verursachten Verwüstungen festzustellen. Ohne Schwierigkeit kann man die Blattläuse aus dem Zedernholzöl direkt in das Paraffin, zwecks Verfertigung der histologischen Präparate, überführen.

Zwecks Verfertigung der Mikrotomschnitte wurde das Material, entweder in Paraffin oder Zelloidin mit Paraffin eingebettet. Ich habe aus einzelnen Blattläusen ganze Schnittserien von 6  $\mu$  Dicke gemacht. In Fällen, wenn es sich um die Untersuchung von ganzen Tieren handelte, habe ich die Blattläuse mittels feinsten Nadelchen unter der Lupe präpariert. Außerdem habe ich die Blattläuse in toto in Faure-Flüssigkeit fixiert. Die histologischen Präparate wurden mit: Thionin, Safranin, Toluidin, Hämatoxylin nach Heidenhain und nach Delafield zwecks Sichtbarmachung der Kerne gefärbt. Das Plasma habe ich mit Eosin, Bordeaux-Rot und Lichtgrün gefärbt. Alle diese Färbemethoden haben gute Resultate, die besten jedoch Thionin und Eosin gegeben.

#### IV. Die Eier des Parasiten.

Im dem mir zur Verfügung stehenden Materiale fehlten leider die frisch von dem *Aphidius*weibchen gelegten Eier. Die jüngsten in diesem Materiale vorhandenen Stadien waren die Eier, die schon in Furchung begriffen waren. Die Furchung bei dem *Aphidius*, wie bei allen Hymenopteren überhaupt, ist von superfiziellem Typus. Die Eier sind von länglicher Gestalt, an einem Ende abgerundet, an dem anderen keilförmig verengert. Das ganze Ei ist leicht bogenförmig gekrümmt. Die Länge des Eies beträgt durchschnittlich: 265—300  $\mu$ , die Breite an der breitesten Stelle 54—75  $\mu$ .

Die Eier werden abgelegt sowohl in die sehr jungen Blattläuseindividuen, die erst die erste Häutung durchgemacht ha-



bén, wie auch in die größeren Individuen, in die jungen Nymphen, und schließlich in die erwachsenen, geflügelten wie auch flügellosen Blattläuse. Sie befinden sich gewöhnlich in verschiedener Lage im Haemocoel des Abdomens; sie sind mit zugespitztem oder abgerundetem Ende kopfwärts gerichtet, oder liegen in Querrichtung (Fig. 13, Taf. 11). Zuweilen kommen auch die Ausnahmslagen der Eier vor; in meinem Materiale habe ich eine junge Blattlausnymphe gefunden, die einen entwickelten Parasiten im Innern des Flügels enthielt (Fig. 1, 15 (Taf. 11)). Ich vermute, daß das Ei in diese Stelle vom Muttertier gelegt wurde. Gewöhnlich wird nur ein einziges Ei gelegt. Nur selten habe ich zwei Eier, oder ein Ei neben einer gut entwickelten *Aphidius*larve getroffen. Die größte in einer Blattlaus gefundene Zahl waren drei *Aphidius*larven. Das Ende der Entwicklung erreicht jedoch nur ein Parasit. Für zwei bzw. eine größere Anzahl von Parasiten wäre zu wenig Raum und zu wenig Nahrung im Innern der Blattlaus.

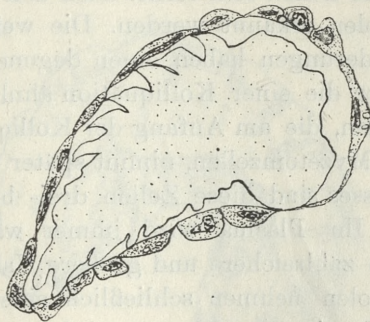
Unter den Parasiten muß entweder eine gewisse Konkurrenz in der Ausnützung vom Nährmateriale des Wirtes oder ein direkter Kampf bestehen. Laut Hartley hemmt, falls in der Blattlaus zwei Parasitenarten: *Aphidius* und *Aphelinus* sich befinden, die Larve des ersteren die Entwicklung der älteren Larve von *Aphelinus*. Der Verfasser vermutet, daß der *Aphidius* für seinen Konkurrenten schädliche Substanzen ausscheidet, oder in besserer Weise den Sauerstoff aus dem Blute des Wirtes aufnimmt, und der *Aphelinus* infolgedessen zugrunde geht. Błędowski und Kraińska haben bemerkt, daß, falls in der Larve von *Panolis flamea* Schiff. zwei Larven von *Banchus femoralis* Ths. in der Entwicklung begriffen sind, eine von ihnen die Entwicklung der anderen hemmt (2). Dasselbe geben D. Keilin und W. R. Thompson an betreffs *Atelenevra spuria* Meig. (*Pipunculidea*), die in der Zikade *Typhlocyba rosea* schmarotzt (5). Die Beispiele eines direkten Kampfes gibt W. R. Thompson bei *Fortisia foeda* an (8). Picard hat dieselbe Kampfart bei *Tetrastichus xanthomelenae* bemerkt. Pantel gibt in der Arbeit über die in Insekten schmarotzenden Dipteren auch einen derartigen Kampf bei *Micropalpus comptus* an. Dasselbe gibt dieser Verfasser auch bei *Meigenia* an (6). Nielsen hat ähnliche Erscheinungen bei *Ptychomyia selecta* Meig., *Panzevia rudis* Fall., *Steinella callida* Meig., *Carcelia gnava* B. B., *Ta-*



*china larvarum* L., *Viviania cinerea* Zett. beobachtet. Wie sich das bei *Aphidius* verhält, kann ich derzeit nicht entscheiden. Während des Präparierens einer zwei Parasiten enthaltenden Blattlaus, habe ich bemerkt, daß ein Parasit abgestorben war, keine Wunden jedoch an seiner Außenseite sichtbar waren. Seine Gewebe fingen schon an zu zerfallen. Fig. 2, Taf. 11 stellt zwei Parasiten im Innern einer Blattlaus: der zusammengerollte ist der Sieger, der andere dicht daneben liegende zusammengeschrumpft, von der Gestalt eines dunkleren Klümpchens, befindet sich schon im Stadium des Zerfalles.

### V. Die Embryonen des Parasiten.

Ich habe nicht den ganzen Entwicklungsprozeß von *Aphidius* sp. studiert; im Zusammenhange mit meinem Thema gebe ich nur einige wichtige Einzelheiten an. Der Embryo besitzt eine Embryonalhülle wie alle Hymenopteren; es ist die Serosahülle. In den



Textfig. 1. Ein Durchschnittschema des Embryos in der Serosahaut. Der Embryo befindet sich im Endstadium der Entwicklung. Okul.  $3 \times$  Obj. 3.

ersten Entwicklungsstadien ist der von Serosa umgebene Embryo klein, so groß wie das Ei. Später wächst der Embryo und die Serosa wird stark aufgebläht, wahrscheinlich infolge der Wasseraufnahme in das Innere. Die Dimensionen eines solchen Embryos samt der Serosa sind schon in diesem Falle bedeutend, fast dreimal so groß wie die Dimension des Eies (Fig. 3 und Fig. 14, Taf. 11). Am Ende der Entwicklung eines Embryos ist die Serosa nicht mehr so stark ausgedehnt (Textfig. 1).

Die Zellen der Serosahülle sind abgeplattet und dicht nebeneinander geordnet. Jede Zelle enthält mehrere Kerne, größtenteils



je vier (Fig. 4, Taf. 11), nur selten weniger als vier. In den jüngeren Embryonalstadien der Parasiten sind die Serosazellen klein, mit rundlichen oder ovalen Kernen, dicht mit Plasma ausgefüllt. Im Laufe der Embryonalentwicklung vergrößert sich der Zellenumfang und es werden in dem Plasma rundliche Vakuolen sichtbar (Fig. 5, Taf. 11). Nachdem die Serosa vom Embryo verlassen wird, erliegen diese Zellen weiteren Veränderungen. Zuerst zerfällt die Serosa in einzelne Zellen oder in die aus mehreren Zellen bestehenden Zellengruppen und diese werden mit dem Blute des Wirtes in verschiedene Punkte des Haemocoels gebracht. In Figur 1 (Taf. 11) wird ein Blattlausflügel mit einer in seinem Innern entwickelten *Aphidius*-larve abgebildet.

Im unteren Teile des Flügels, neben dem Larvenkopfe, befinden sich die Serosazellen; die letzteren sind auch im oberen Teile des Flügels sichtbar, von wo sie weiter bis zum Haemocoel des Abdomens gelangen. In den mit Zedernholzöl aufgehellten Blattläusen, können diese Zellen sehr leicht nach den charakteristischen Kernen und Vakuolen erkannt werden. Die weiter in ihnen vorkommenden Veränderungen haben einen degenerierten Charakter. Es spielen sich hier die einer Kolliquation ähnlichen Prozesse ab. Die Größe der Zellen, die am Anfang der Kolliquation fast ebenso groß sind wie die Myzetozyten, nimmt später bedeutend zu. Am Ende dieses Prozesses sind diese Zellen drei- bis viermal so groß wie ursprünglich. Ihr Plasma wird immer wäßriger, in ihrem Innern entstehen je zahlreichere und größere Vakuolen (Fig. 5—7, Taf. 11). Die Vakuolen nehmen schließlich einen enormen Raum im Innern der Zelle ein, das Plasma wird an die Zellenoberfläche geschoben; es bildet an der Zellenwand eine sehr dünne Schicht und sehr dünne Zwischenschichten, die die einzelnen Vakuolen trennen. Gleichzeitig vergrößern sich auch die Kerne. Das Chromatin, das zuerst mit einer dichten Masse den Kern erfüllte, löst sich im Kerne auf und verliert stufenweise immer mehr die Fähigkeit sich zu färben. Falls diese Zellen nicht vorher durch den Parasiten verzehrt werden, geht der Kolliquationsprozeß so weit vor, daß von den Zellen nur ein Komplex von dünnen, die Vakuolen trennenden Häutchen zurückbleibt. Außerdem bleiben noch die Spuren des Kernes. Diese Zellen sind wie Schatten der früheren Zellen. Sämtliche Zellen unterliegen, inwieweit sie nicht ver-



zehrt werden, gleichzeitig und in derselben Weise einer Degeneration und stellen ungefähr dasselbe Bild dar (Fig. 16, Taf. 11).

Diese charakteristischen Bilder der Kollikation kommen größtenteils nur bei jungen Blattläusen, die eine nur geringe Anzahl eigener Embryonen enthalten, vor. Bei den erwachsenen Blattläusen mit einer großen Anzahl eigener Embryonen, gibt es entweder überhaupt keine Serosazellen im Haemocoel oder werden dieselben dort nur sehr selten angetroffen; ihre Anzahl ist in solchen Fällen äußerst gering und erst nach der Präparierung und einer genauen Untersuchung des Haemocoelinhaltes werden diese Zellen sichtbar.

## VI. Die Larven des Parasiten.

Bei dem *Aphidius* werden zwei larvale Stadien unterschieden: die erste und die zweite Larve. Zwischen ihnen bestehen Unterschiede in manchen Einzelheiten. Die erste Larve (Textfig. 2)



Textfig. 2. Erste *Aphidius*larve. Okul.  $8 \times$  Obj. 3.

besitzt einen länglichen, leicht gekrümmten, nach hinten sich verengernden Körper. Diese Krümmung wird durch ein ungleichmäßiges Wachstum der dorsalen und der ventralen Oberfläche verursacht. Am Körper kann man außer dem Kopf 12—13 Segmente unterscheiden; es hängt davon ab, ob der letzte Körperling als ein Segment oder als ein Fortsatz des zwölften Segmen-

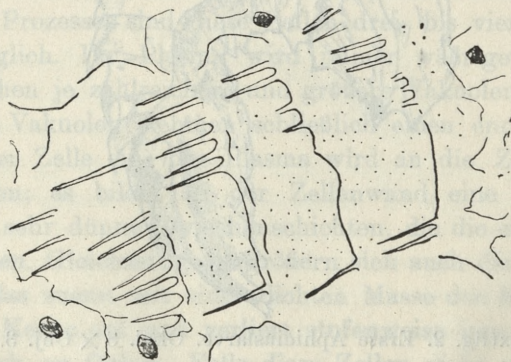


tes betrachtet wird. Die einzelnen Segmente können tief hintereinander hineingeschoben werden, wodurch die Zusammenziehung und Ausstreckung des Körpers ermöglicht wird. Der Larvenkopf ist groß und kann nach der kräftigen Struktur von weiteren Segmenten unterschieden werden. An der Ventralseite des Kopfes befindet sich die Mundöffnung. Die letztere ist mit starken, chitinösen hakenförmigen Mandibeln und mit einem Paar Maxillen bewaffnet (Textfig. 3). Außerdem befindet sich an der



Textfig. 3. Mundöffnung und Kauapparat der ersten Aphidiuslarve. Okul. 8 × Obj. 3.

Ventralseite der Kopfes, zwischen der Mundöffnung und dem ersten Körpersegmente ein Paar von kleinen, warzenförmigen Fortsätzen. Die Ränder der Segmente sind mit ziemlich langen, chitinösen Börstchen besetzt (Textfig. 4). An den letzten Körper-

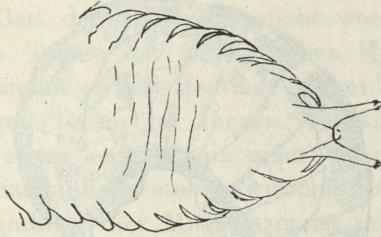


Textfig. 4. Die Chitinborsten an den Rändern der Segmente. (An manchen Durchschnitstellen fehlen die Borsten). Okul. 12 × Obj. 5.

segmenten sind drei Fortsätze sichtbar: ein Paar von Gabelfortsätzen und ein einzelner, als die letzteren längerer, sternförmig am Ende ausgeschnitterer Fortsatz (Fig. 8, Taf. 11). Die Gabelfortsätze besitzen am Ende kleine Häkchen (Textfig. 5). Es gibt



unter den in den Insekten schmarotzenden Hymenopteren viele Familien, deren Larven ersten Grades verschiedene und an verschiedenen Stellen sich befindende Fortsätze besitzen.



Textfig. 5. Ein Teil des Larvenkörpers von der Ventralseite sichtbar; am Ende des Körpers ein Paar der Gabelfortsätze (der unpaarige Fortsatz ist in der Figur nicht angedeutet). Okul. 8 × Obj. 3.

Die Rolle dieser Fortsätze wird verschiedentlich interpretiert. Manche von ihnen sind den Gliedmaßen ähnlich und befinden sich an der Stelle der Gliedmaßen (*Platygaster*, *Eucoïla*), andere dagegen können mit keinen anderen Organen homologisiert werden. Es wird ihnen eine lokomotorische, respiratorische oder sensorische Bedeutung zuerkannt.

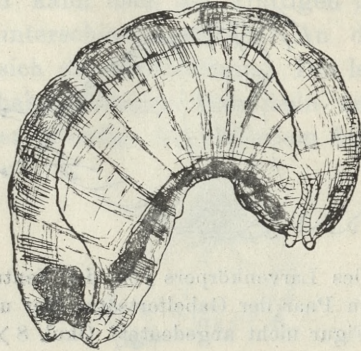
Was den *Aphidius* anbelangt, möchte ich die Vermutung aussprechen, daß die warzenförmigen Kopffortsätze eine sensorische Funktion haben, den am Ende des Abdomens dagegen sich befindenden Gabelfortsätzen kann eine lokomotorische Rolle zuerkannt werden.

Beim Präparieren der diese Larve enthaltenden Blattläuse habe ich oftmals diese, den Geweben des Wirtes angehefteten Fortsätze angetroffen; die Larve befand sich in einer solchen Lage, als ob sie durch diese Fortsätze gestützt würde. Was den unpaarigen Fortsatz anbelangt, so könnte ihm außer der lokomotorischen Funktion auch eine respiratorische zuerkannt werden, und zwar auf Grund dessen, daß das Haemocoel sich in sein Inneres verlängert. Spezielle respiratorische Organe werden erst in späteren Entwicklungsstadien ausgebildet.

Zweite Larve. Nach dem Abwerfen der ersten Haut, deren Reste ich einigemal im Haemocoel der Blattlaus gefunden habe, ändert sich die Gestalt der Larve. Sie wird vollkommen ähnlich dem Larventypus, welcher größtenteils bei Hymenopteren vorkommt. Sie ist leicht



gekrümmt, weißfarbig (manchmal schimmert durch die Körperwand der dunklere Darminhalt durch) und besitzt an der Körperoberfläche keine Fortsätze (Textfig. 6). Die Mundöffnung ist rund

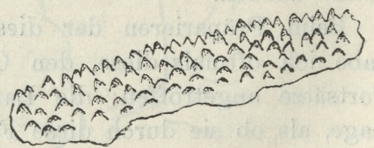


Textfig. 6. Zweite Aphidiuslarve. Das Nervensystem und der Verdauungskanal angedeutet. Okul.  $12 \times$  Obj. 0.

(Textfig. 7), der Kauapparat befindet sich im Innern der Öffnung, in der Form von Chitinverdickungen. Die Körpersegmente sind schwach angedeutet, besonders in dem vorderen Teile des Körpers. Die Haut scheint unter einer schwachen Vergrößerung glatt zu sein, unter einer starken jedoch ist sichtbar, daß sie mit kleinen Wärzchen bedeckt ist (Textfig. 8).



Textfig. 7. Die Mundöffnung der zweiten Aphidiuslarve. Okul.  $3 \times$  Obj. 3.



Textfig. 8. Ein Chitinstückchen, das die zweite Aphidiuslarve bedeckt. Okul.  $12 \times$  Obj. 3.

Die Larve besitzt gut entwickelte Muskeln, mit deren Hilfe sie sich im Innern des Wirtes bewegen kann. Besonders stark sind die die Speiseröhre bedienenden Muskeln entwickelt. Nach der Entnahme einer lebenden Parasitenlarve aus der Blattlaus, kann man vortrefflich durch ihre Körperwand die Bewegungen der



Speiseröhre sehen. Im Innern der Blattläuse werden die Larven des Parasiten in verschiedenster Lage angetroffen, bald ausgestreckt längs des ganzen Körpers des Wirtes, bald in verschiedener Weise gekrümmt.

Der innere Bau der Larve ist nicht wesentlich verschieden vom allgemeinen Typus der parasitischen Hymenopterenlarven. Der Verdauungskanal zerfällt deutlich in drei Teile: den Schlund, den einen riesigen Raum im Innern der Larve einnehmenden Mitteldarm und einen engen, mit einer Querspalte nach Außen mündenden Enddarm. Es besteht zwischen dem Mittel- und Enddarm keine Verbindung; der Mitteldarm ist mit einer Zellenwand geschlossen. Während der ganzen Zeit des Fressens, scheidet die Larve im Innern der Blattlaus keine unverdauten Reste aus. Die Defäkation findet in späteren Entwicklungsstadien statt (Fig. 9, Taf. 11).

#### Die Beziehung des Parasiten zu dem Wirt.

Das *Aphidius*-weibchen legt das Ei in die Blattlaus, ohne eine sichtbare Wahl vorzunehmen; ich habe die Eier bzw. Embryonen des Parasiten in verschiedenen Blattläusen gefunden: in ganz jungen Individuen, die noch keine Häutung durchgemacht hatten, in älteren Individuen, die sich schon gehäutet hatten, und in vollkommen reifen Insekten. Ich habe bemerkt, daß die Anwesenheit der Eier, sowie der in Entwicklung begriffenen Embryonen weder sichtbare histologische Veränderungen im Körper des Wirtes, noch irgendeine defensive Erscheinungen gegen den Parasiten seitens des Wirtes hervorruft. Ich habe niemals bemerkt, daß die in Entwicklung begriffenen Eier und Embryonen in ihrer Entwicklung gehemmt oder einer Phagozytose unterworfen würden.

Die sichtbaren Veränderungen im Organismus der Blattlaus kommen erst zum Vorschein, nachdem der Embryo die Serosa verlassen hat. Diese Veränderungen waren verschieden, je nach dem Stadium der Blattlaus, in welcher die Larve sich entwickelt hatte. In den jungen Blattläusen, die noch nicht alle Häutungen durchgemacht hatten, ist die Anzahl der eigenen Embryonen gering; dieselben sind klein und noch schwach entwickelt. In den erwachsenen Blattläusen befinden sich im Haemocoel durch-



schnittlich 50—80 eigene, gut entwickelte Embryonen. Falls ein Parasitenembryo die Serosa im Innern einer jungen Blattlaus verläßt, unterliegen die Zellen dieser Serosa einer Kolliquation in der oben beschriebenen Weise. Die Größe der Parasitenlarven sowie auch der Serosazellen, die der Kolliquation unterliegen, ist geringer bei den kleinen als bei den großen Blattläusen. Die zerfallenden Serosazellen, sowie die Larve des Parasiten nehmen einen sehr großen Raum im Haemocoel der Blattlaus ein (Fig. 10, Taf. 11), und drängen die inneren Organe der Blattlaus gegen die Körperwand. Durch die Anwesenheit des Parasiten und der zahlreichen sehr stark ausgewachsenen Serosazellen wird eine starke Ausdehnung des Abdomens der Blattlaus verursacht. Diese Ausdehnung ist bei kleinen Blattläusen am besten sichtbar, bei größeren Blattläusen ist sie weniger sichtbar, und bei den erwachsenen Individuen ist sie verhältnismäßig unbedeutend, nachdem dieselben von der Natur schon ein aufgeblähtes Abdomen infolge der vielen eigenen Embryonen besitzen. H. Bischoff äußert die Vermutung, daß die bedeutendere Ausdehnung des Abdomens durch eine übermäßige Ernährung der, einen Parasiten enthaltenden, Blattlaus verursacht wird (1). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die einen Parasiten enthaltende Blattlaus sich in übermäßiger Weise ernährt. Der Parasit verzehrt nicht nur die Embryonen und die Gewebe der Blattlaus, sondern verbraucht auch zweifellos die im Blute des Wirtes kreisenden Nährstoffe. Die Abnahme dieser Substanzen kann für die Blattlaus eine Anregung zur intensiveren Nahrungsaufnahme werden. Falls jedoch eine übermäßige Nahrungsaufnahme bei der Blattlaus stattfindet, wäre sie in erster Reihe am Magen der Blattlaus bemerkbar; bei einer intensiven Ernährung, wie auch bei der nicht infizierten, viele eigene Embryonen enthaltenden Blattläusen, weiters bei den nicht infizierten und überernährten Blattläusen ist der Magen oft sehr groß. Bei den jedoch einen Parasiten enthaltenden Blattläusen habe ich derartige Magenvergrößerungen nicht bemerkt.

Eine sehr bedeutende Ausdehnung des Abdomens findet dann statt, wenn der Parasit das Innere seines Wirtes vollkommen verzehrt und im Innern seiner Chitinhaut seinen Kokon verfertigt hat. Mit diesem Kokon dehnt er die Chitindecke aus; dieselbe ist bei *Hyalopterus pruni* sehr zart und birst infolgedessen oftmals bei der Ausdehnung.



Die Frage, warum im Körper der jungen Blattläuse eine Kolliquation zahlreicher Serosazellen stattfindet und bei den erwachsenen Blattläusen sie nur bei wenigen oder überhaupt nicht vorkommt, kann folgendermaßen beantwortet werden: die jungen Blattläuse enthalten verhältnismäßig viel Raum in der Leibeshöhle, die Serosazellen können sich deswegen, obwohl sie groß sind, im Haemocoel verbreiten; die erwachsenen Blattläuse dagegen, die eine Menge von Embryonen und dabei noch die Parasitenlarve enthalten, haben wenig Raum im Haemocoel, die Serosazellen des Parasiten können also wegen Platzmangels nicht mit dem Blute des Wirtes fortgerissen werden und sich im Haemocoel ausbreiten. Nachdem sich in großen Blattläusen die Serosa neben dem Parasiten befindet, wird sie von ihm verzehrt. Die junge Larve besitzt im ersten Entwicklungsstadium einen gut ausgebildeten Kauapparat. Sie ernährt sich in erster Reihe mit den Embryonen der Blattlaus. Figur 17, Taf. 11 zeigt uns auf der Schnittfläche der Blattlaus eine Larve, die ihre Kiefer im Embryo versenkt. Im Magen der Larve, auf den Schnitten, kann man manchmal erkennen, aus welchem Körperteile des Embryos die verzehrten Zellen, falls sie noch nicht verdaut sind, stammen (Fig. 18, Taf. 11). Der Parasit macht wahrscheinlich keine Auswahl im Verzehren der Embryonen; er verzehrt diejenigen, welche sich in seiner unmittelbaren Nachbarschaft befinden z. B. an der rechten oder linken Körperseite, im oberen oder unteren Teile des Abdomens.

Die Larve scheidet allem Anschein nach keine verdauenden oder in einer anderen Weise auf die Embryonen und die Gewebe der Blattlaus einwirkenden Substanzen aus. Eine junge, im ersten Larvenstadium sich befindende Larve, macht noch keine großen Verwüstungen und verursacht keine größeren Veränderungen im Körper der Blattlaus. Außer dem Verluste der Embryonen und der Anwesenheit der degenerierten Serosazellen bei den jungen Blattläusen kann man keine Veränderungen, weder in Embryonen noch in den Geweben, bemerken. Falls die Blattlaus vollkommen reife Embryonen enthält, kann sie sogar gebären. Ich habe eine Blattlaus mit einer jungen Parasitenlarve gefunden, die in der Scheide einen reifen Embryo enthielt. Im Laufe des Wachstums der Larve entleert der Blattlauskörper immer mehr Embryonen. Bei den jungen Blattläusen, die viel weniger, noch



schwach entwickelte Embryonen enthalten, hat die Larve weniger Nahrung zur Verfügung als bei den erwachsenen Blattläusen; dieses Defizit ergänzt sie mit den Nährsubstanzen des Wirtes; infolgedessen sind die jüngsten Teile des Eierstockes, die noch verblieben sind, abgemagert, länglicher und in ihrer Entwicklung gehemmt. Besonders abgemagert sind diejenigen Teile des Eierstockes, welche einen Embryo von einem anderen trennen. Ein ähnliches Bild des Eierstockes kann man auch bei manchen sehr jungen Blattläusen sehen, bei welchen ein oder höchstens zwei Embryonen sich anormal zu riesigen Dimensionen entwickelt haben. Andere, sehr junge Eierstockröhrchen sind verlängert, abgemagert und in der Entwicklung gehemmt. Solche Individuen sind sehr selten, auf mehrere Tausend Blattläuse habe ich nur einige gefunden, ungefähr auf eintausend normale ein derartiges Exemplar. Im ersten Falle verursacht der Parasit durch die Nahrungsentziehung aus dem Blute des Wirtes die Abmagerung und Entwicklungshemmung der Embryonen, im zweiten Falle verhält sich der sich anormal und übermäßig entwickelnde Embryo, so wie im ersten Falle der Parasit. In beiden Fällen findet eine *sui generis* Kastration statt, welche in der durch die Unterernährung verursachten Entwicklungshemmung der Zeugungsorgane besteht. Bei den jungen Blattläusen wirkt der Parasit auch hemmend auf das Wachstum und die Entwicklung. In Figur 11 (Taf. 11) ist eine geflügelte Blattlausnympe abgebildet, die sich in ein definitives Insekt wegen der Anwesenheit der Parasitenlarve nicht entwickeln konnte.

Die großen Zellen des bei den Blattläusen Myzetom genannten Fettkörpers, behalten während der ganzen Existenzdauer in der Blattlaus ihr normales Aussehen, bis sie nicht verzehrt werden. Manche von ihnen unterliegen einer speziellen Degeneration, die im Verlieren der Umrisse und im Übergehen der Symbionten in die Blattlaushaemolymphe besteht, was auch ein normales Phaenomen bei den nicht infizierten Blattläusen ist. Der Parasit schont offenbar diese Zellen, weil sie immer in einer verhältnismäßig bedeutenden Anzahl angetroffen werden, sogar dann, wenn schon die Embryonen verzehrt wurden. Schließlich jedoch trifft nach Verzehrung der Embryonen dasselbe Schicksal auch die Zellen des Myzetoms.

Die wichtigsten, die Blattlaus beim Leben erhaltenden Organe,



wie das Nerven- und Verdauungssystem werden auch vom Parasiten verschont. Sehr oft kann man den durch den Parasiten an die Seite, an die Körperwand gepreßten Blattlausdarm antreffen, falls der letztere den Parasiten im Nahrungserwerben störte. Das Verdauungssystem erfüllt wahrscheinlich am Ende seiner Existenz seine Funktion überhaupt nicht, oder nur in geringem Maße. Der Magen wird klein, der Darm dünn und sein Lumen eng, die Zellen, aus welcher er gebildet ist, haben ein wäßriges Plasma und eine nur schwache Fähigkeit sich zu färben. — In einem solchen Zustande wird auch der Verdauungskanal durch den Parasiten verzehrt. Sehr oft kommt es vor, daß die Larve, welche sich größtenteils im Abdomen befindet, die Reste der im Abdomen verbliebenen Gewebe d. i. Myzetomreste, Muskel und subkutanen Fettkörper verzehrt. Dann verzehrt sie das, was sich im Thorax und im Kopfe befindet. Zuweilen beginnt sie die Gewebe der Blattlaus vom Kopfe an zu verzehren und das Abdomen läßt sie sich zum Schluß. Ich habe bemerkt, daß die übrigen Gewebe des Wirtes nach einer Beschädigung des Nervensystems durch den Parasiten zerfallen. Der Parasit wird dann ein Nekrophag. Auf Figur 11 (Taf. 11) ist eine Blattlaus mit einer in ihr sich befindenden *Aphidius*larve abgebildet, welche das Abdomen und Thorax der Blattlaus vollkommen aufgefressen hat; nur im Kopfe und in einem Teile des Prothorax ist das Fettgewebe, das Gehirn und die Augen verblieben, alles jedoch im Zustande des Zerfalles. Nachdem schließlich bloß das Chitin verblieben ist, hatte die Larve in ihrem Innern einen Kokon für sich verfertigt. Wie der Kokon bei *Aphidius* sich bildet, gibt Weltner an (11). Nach der Verpuppung werden die unverdauten Nahrungsreste entleert (Fig. 9, Taf. 11). Es gibt wenig davon, weil, wie richtig von D. Keilin (4) betont wird, die in Insekten schmarotzenden Insekten einen spezifischen Stoffwechsel aufweisen, der dem Parasiten die aus dem Wirt, der zu derselben Tierklasse gehört, stammenden chemischen Substanzen auf eine vollkommeneren Weise assimilieren läßt.

Das reife Insekt verläßt den Kokon durch ein am Ende des Wirtsabdomens ausgenagtes Loch. Figur 12 stellt uns ein junges Individuum (Imago) vor dem Verlassen der Blattlauschitindecke dar.

*Aphidius* sp., der in *Hyalopterus pruni* Fabr. schmarotzt, kann neben anderen, sich mit dieser Blattlausart ernährenden Insekten,



als ein wichtiger, die allzugroße Fortpflanzung dieser Art hemmender Faktor betrachtet werden. Er könnte zur biologischen Bekämpfung dieser Blattlaus, die alljährlich massenhaft Pfaumenbäume überfällt und bei denselben Fruchtentwicklung hemmt, benützt werden.

Die obige Arbeit habe ich im Zoologischen Institut der Jagellonischen Universität ausgeführt. Dem Leiter des Institutes Herrn Professor Dr. M. Siedlecki spreche ich für die Erteilung des Themas, sowie der wertvollen Ratschläge und Andeutungen, von denen ich oft Gebrauch machte, meinen herzlichsten Dank aus. Ebenso danke ich den Herren Assistenten Dr. Z. Kołodziej-ski und Dr. J. Mikulski für die Ausführung der photographischen Aufnahmen, sowie dem Doc. Dr. M. Ramult für die Hilfe, die sie mir bereitwillig erteilt haben.

Aus dem Zoologischen Institut der Jagellonischen Universität in Kraków.

### Erklärung der Figuren auf der Tafel 11.

Die Konturen der Abbildungen wurden mittels des Abbe'schen Apparates gezeichnet. Bei der Reproduktion wurden alle Figuren um  $\frac{1}{3}$  verkleinert.

Fig. 1. Flügel der Blattlausnymph, die im Innern eine Aphidiuslarve enthält. Im unteren und oberen Teile des Flügels neben der Larve sind die degenerierenden Serosazellen sichtbar. Okul.  $8 \times$  Obj. 3.

Fig. 2. Zwei Parasitenlarven im Innern der Blattlaus. Die größere, zusammengerollte Larve ist gesund, die kleinere Larve ist im Zerfall begriffen. Okul.  $3 \times$  Obj. 0.

Fig. 3. Ein junger Parasitenembryo in der ausgedehnten Serosahaut. Okul.  $8 \times$  Obj. A. 15 mm.

Fig. 4. Zwei Serosazellen aus einem Embryo in Anfangsstadien der Degeneration. Okul.  $12 \times$  Obj. 3.

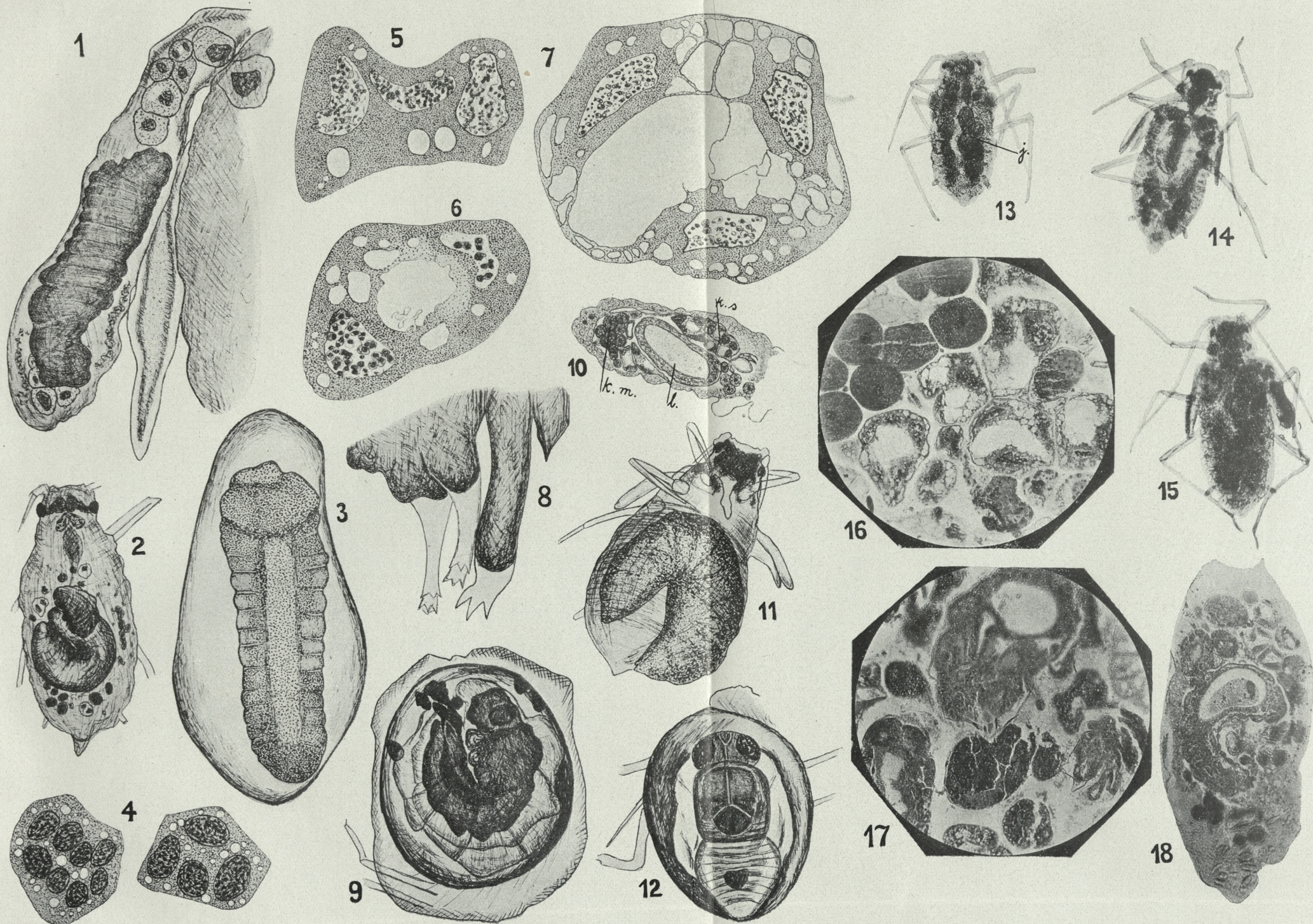
Fig. 5. Ein Durchschnitt durch die Serosazelle, die sich am Anfang der Degeneration befindet. Okul.  $3 \times$  Obj. 7.

Fig. 6 und 7. Weitere Degenerationsstadien der Serosazellen des Parasiten. Okul.  $3 \times$  Obj. 7, Okul.  $8 \times$  Obj. 3.

Fig. 8. Die Fortsätze am Körperende der ersten Aphidiuslarve von der Seite gesehen. Im unteren Teile der Figur zwei Gabelfortsätze, oben der unpaarige Fortsatz. Okul.  $8 \times$  Obj. 4 mm.

Fig. 9. Junge Aphidiusnymph im Innern des Kokons mit den zuentfernenden, unverdauten Nahrungsresten. An der Oberfläche des Kokons befindet sich das geborstene Chitin des Wirtes. Okul.  $3 \times$  Obj. 0.





J. Janiszewska del.



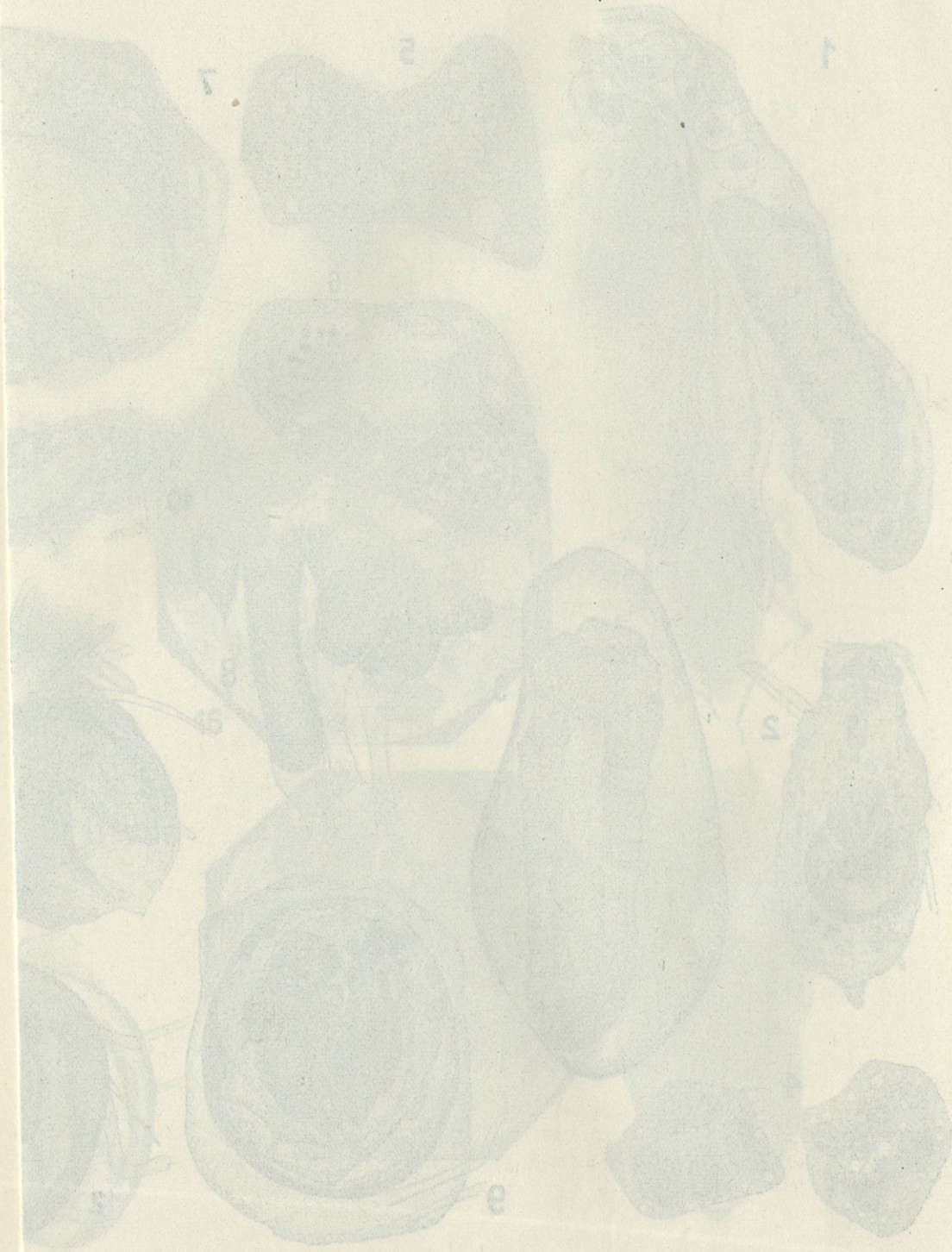




Fig. 10. Ein Durchschnitt durch den Blattlauskörper, der im Innern die Parasitenlarve (l), die Serosazellen des Parasiten im Degenerationszustande (k. s.) und die Myzetomzellen (k. m.) enthält. Okul.  $3 \times$  Obj. 0.

Fig. 11. Eine Nymphe der geflügelten Blattlaus, die im von Geweben entblößten Abdomen die Parasitenlarve enthält. Im Kopfe und im Teile des Prothorax die schwarz angedeuteten Gewebe im Zerfall begriffen. Okul.  $3 \times$  Obj. 0.

Fig. 12. Das reife Insekt vor dem Verlassen der Chitinhaut des Wirtes. Okul.  $3 \times$  Obj. 0.

Fig. 13. Junge Blattlaus, die im Haemocoel ein Parasitenei (j) enthält. Okul.  $3 \times$  Obj. Micro-Planar-Zeiss.

Fig. 14. Geflügelte Blattlausnymphe mit dem Parasitenembryo. (Fig. 3). Okul.  $3 \times$  Obj. Micro-Planar-Zeiss.

Fig. 15. Geflügelte Blattlausnymphe mit einer Parasitenlarve im Innern des Flügels (Fig. 1). Okul.  $3 \times$  Obj. Micro-Planar-Zeiss.

Fig. 16. Ein Teil des Durchschnittes durch den Blattlauskörper. Von unten und rechts die Serosazellen im Zustand der Kolloquation, vom oben links die runden Myzetomzellen. Okul.  $3 \times$  Obj. 7.

Fig. 17. Auf der Durchschnittsfläche eine Parasitenlarve, die die Kiefern in den Blattlausembryo versenkt. Okul.  $3 \times$  Obj. 7.

Fig. 18. Durchschnitt durch den Blattlauskörper. Im Innern des Haemocoels befindet sich eine Larve. Auf der Durchschnittsfläche des Larvendarmes der dunkel gefärbte Darminhalt. Okul.  $3 \times$  Obj. 3.

---

### Literaturverzeichnis.

1. H. Bischoff: Biologie der Hymenopteren, Berlin 1927. — 2. Błędowski und Kraińska: Die Entwicklung von *Banchus femoralis* Thoms. Bibl. Univ. liberae Poloniae. Fasc. 16, 1926. — 3. D. Keilin: Recherches sur les larves de Diptères Cyclorhaphes. Bull. Sc. de la Fr. et Belg. 1915–16, T. XLIX. — 4. D. Keilin et G. de la Baume-Pluvinel: Formes larvaires et biologie d'un Cynipide entomophage, *Eucoila keilini* Kieffer. Bull. Sc. de la Fr. et Belg. 1913, T. XLVII. — 5. D. Keilin et W. R. Thompson: Sur le cycle évolutif des Pipunculides (Diptères) parasites intracoelomique des *Typhlocybes* (Homoptères). C. R. d. Soc. d. Biol. 1915, t. 78. — 6. I. Pantel: Recherches sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'œuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme. La Cellule, 1913, t. 29, I Fasc. — 7. O. Schmiedeknecht: Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907. — 8. W. R. Thompson: Recherches sur la biologie des Diptères parasites. Bull. biol. d. Fr. et d. Belg. 1923, t. 57. — 9. W. Weltner: Über das Gespinnst einer *Aphidius*larve an *Aphis* (*Drepanosiphum*) *platanoides* Schruk. Berlin. Entomol. Zeitschr. 1891, Bd. 36.







BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES  
ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES

DERNIERS MÉMOIRES PARUS

I.

- J. Zerndt.** Versuch einer stratigraphischen Bestimmung von Steinkohlen-Geröllen der Karpaten auf Grund von Megasporenstudien (Planche 1) . . . . . Janv.—Déc. 1932
- T. Dominik.** Relation entre la formation des cristaux d'oxalate de calcium chez quelques Conifères et la chute des feuilles . . . . . Janv.—Déc. 1932
- J. Wiertelak.** The effect of decay caused by white rot fungi on the chemical composition of wood (Planche 2) . . . . . Janv.—Déc. 1932
- E. Pischinger.** Sur les composés phosphorés des plantes. VII. Sur la solubilité des composés phosphorés du chènevis . . . . . Janv.—Déc. 1932
- J. Walas.** Die Pflanzenassoziationen der Babiá Góra . . . . . Janv.—Déc. 1932
- Wl. Szafer.** Über eine Abnormität im anatomischen Bau der gemeinen Kiefer (Planche 3) . . . . . Janv.—Déc. 1932

II.

- W. Friedberg.** Die Pectiniden des Miocäns von Polen und ihre stratigraphische Bedeutung. II. Teil (Planche 5) . . . . . Mai — Juin 1932
- N. Natanson-Grodzińska.** Sur la plasticité des instincts chez larves aquatiques de Cataclyste (Planche 6) . . . . . Mai — Juin 1932
- M. Konopacki et K. Ereciński.** Sur le rôle du sac vitellin dans le métabolisme chez les embryons de *Syngnathus acus* (Planche 7) . . . . . Mai — Juin 1932
- Z. Kołodziejski.** Untersuchungen über die Regeneration der Fußscheibe bei *Actinia equina* L. (Planche 8) . . . . . Mai — Juin 1932
- J. Zaćwilichowski.** Über die Innervierung und die Sinnesorgane des Legebohrers von *Allantus arcuatus* Forst. (Planche 9) . . . . . Mai — Juin 1932



# TABLE DES MATIÈRES.

Juillet 1932.

	Page
J. ACKERMANN. Über die Innervierung der Haut des Frosches <i>Rana esculenta</i> (Planche 10) . . . . .	187
N. NATANSON-GRODZIŃSKA. Sur la structure du tégument chez les chenilles aquatiques de <i>Cataclysta lemnata</i> L. et son rôle dans la respiration . . . . .	203
Z. GRODZIŃSKI. Bemerkungen über das Lymphgefäßsystem der <i>Myxine glutinosa</i> L. . . . .	221
L. W. WIŚNIEWSKI. <i>Cyathocephalus truncatus</i> Pallas. — I. Die Postembryonalentwicklung und Biologie . . . . .	237
L. SEDLACZEK-KOMOROWSKI. L'homme de l'âge des vases cali- ciformes en Pologne . . . . .	253
L. W. WIŚNIEWSKI. Über zwei neue progenetische Tremato- den aus den balkanischen Gammariden . . . . .	259
J. JANISZEWSKA. Untersuchungen über die Hymenoptere <i>Aphi- dinus</i> sp., Parasiten der Blattlaus <i>Hyalopterus pruni</i> Fabr. (Planche 11) . . . . .	277

Le «*Bulletin International*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries. La première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) se divise en deux sous-séries; l'une d'elles «I» contient les mémoires qui se rapportent aux diverses branches de la Botanique (la Systématique, l'Anatomie et la Physiologie des Plantes), l'autre «II» est réservée aux publications qui concernent le vaste domaine des recherches morphologiques et physiologiques sur l'homme et les animaux (Anatomie Biologie générale, Embryologie, Histologie, Physiologie, Psychologie, Zoologie systématique et expérimentale).

Depuis 1928, le «*Bulletin International*» ne contient que les communications dont l'étendue ne dépasse pas une limite strictement définie; les mémoires de plus vaste envergure sont réunis en un Recueil différent, les «*Mémoires*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles). Les *Mémoires* sont également publiés en deux séries: A et B. Chaque mémoire publié dans les *Mémoires* se vend séparément.

Les abonnements relatifs au «*Bulletin International*» sont annuels et partent de Janvier. Les livraisons de ce Recueil se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à l'Académie ou à la Librairie „Gebethner et Wolff“  
Rynek Gł., Cracovie (Pologne).