

Die Respirationsorgane der Gastriden

von

Dr. Günther Enderlein in Leipzig.

(Mit 3 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 3. Februar 1899.)

Die wesentlichen Differenzen, welche die Organisation der in den Magen einiger pflanzenfressenden Säugethiere parasitär lebenden Östridenlarven im Vergleich mit den Larven der übrigen Östriden und der Muscarien im Allgemeinen aufweist, veranlassten mich zu einer eingehenderen anatomischen und histologischen Untersuchung jener interessanten Thiere. Die directe Anregung war eine grössere Anzahl von ziemlich erwachsenen Larven von *Gyrostigma sumatrense* Brauer, die ich aus dem Magen eines im Leipziger zoologischen Garten verendeten Exemplars von *Rhinocerus lasiotis* Slater erhielt, das erst kurze Zeit vorher aus Sumatra eingetroffen war. Ein Theil der Larven wurde zu einem Versuch verwendet, die Imago zu züchten. Leider misslang derselbe jedoch, obgleich für nöthige Feuchtigkeit gesorgt wurde. Die Larven starben innerhalb weniger Tage. Jedenfalls hatten sie doch noch nicht das nöthige Entwicklungsstadium erreicht. Der andere Theil wurde theils frisch untersucht, theils conservirt.

Wie bei allen entoparasitär lebenden Thierformen, bei denen sich ja in Folge des Mangels der directen atmosphärischen Luft eine tiefgreifende Anpassung in respiratorischer Hinsicht nothwendig macht, so weisen auch die Gastriden eine so weitgehende Complication der Athmungswerkzeuge auf, dass sie als Extreme ihres Typus hingestellt zu werden verdienen. Von den Untersuchungen an diesen Thieren sind denn auch diejenigen der respiratorischen Organe unter Hinzuziehung auch der übrigen Typen dieser Thierform eingehender behandelt

und zusammengefasst worden. Ihr Resultat ist diese Abhandlung, die sowohl die vergleichende Anatomie, Histologie und Physiologie, als auch in einigen Punkten die Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsmechanik berücksichtigt.

Objecte der Untersuchung.

Die Seltenheit der Infection von *Gastrus*-Arten bei Pferden in der Stadt bereitete zunächst einige Schwierigkeiten betreffs Erlangung lebenden Materials, doch erhielt ich nach einigen Bemühungen eine grössere Anzahl Larven aus der Pferdeschlächterei des Schlachthofes und des zoologischen Gartens. Meist waren es Pferde vom Lande, die sich also auf der Weide befunden hatten, an deren Magenwänden *Gastrus*-Larven sich befanden. Leider ist es mir nicht gelungen, jüngere Stadien von *Gastrus* lebend zu erhalten, es waren stets die dritten Larvenstadien. Ja, selbst in den Besitz von conservirten jüngeren Stadien zu gelangen, schlug trotz den grössten Bemühungen fehl, mit Ausnahme von vier Exemplaren des zweiten Stadiums, von denen zwei unter einer grossen Anzahl Larven an einem Stück Magenwandung vom Pferde aus der Sammlung des zoologischen Institutes festsitzend gefunden wurden. Es scheint die Entwicklung der beiden ersten Stadien äusserst rasch vor sich zu gehen; denn wie sollte man sich sonst die Thatsache erklären, dass bei der ungeheuren Häufigkeit und Massenhaftigkeit des Auftretens dieser Thiere in manchen Gegenden und bei der grossen Anzahl von Forschern und Beobachtern, die sich mit ihrer Lebensweise und Entwicklung beschäftigten, das erste Stadium nur wenigen Autoren vorgelegen hat, so Joly und Numan. Letzterer bildet dieses auch ab. Das zweite Stadium scheint ausser von Numan, der es erwähnt, ebenfalls nur von Wenigen gesehen worden zu sein. Ausserdem gelangte ich in den Besitz einer Puppe und einer Puppenhülle, welche mir das Verständniss der Function einiger Theile sehr erleichterten.

Da im Laufe der Untersuchung constatirt wurde, dass die verschiedenen Species der Gattung *Gastrus* in ihrem anatomi-

schen Bau keine wesentlichen Differenzen aufwiesen, so sind die Arten selbst grösstentheils nicht getrennt gehalten. Nur wo sich diese geringen Abweichungen zeigten, sind die Artnamen angeführt worden. Die Hauptmasse des untersuchten Materials gehört den Species *Gastrus equi* Fabricius und *Gastrus haemorrhoidalis* Linné an.

In zweiter Linie lagen die schon oben angeführten *Gyrostigma sumatrense* Brauer vor, die Brauer in den Achtziger Jahren beschrieb. Die Imago selbst ist noch unbekannt, doch vermuthet Brauer, gemäss einer brieflichen Mittheilung, dass sie sehr wahrscheinlich mit *Spathicera Corti* zu identificiren ist, die das *Gastrus*-Geäder besitzt.

Durch die Güte des Herrn Prof. Dr. Fr. Brauer in Wien erhielt ich gegen Abschluss der mikroskopischen Arbeiten die beiden noch fehlenden, durch ihre Verschiedenheiten der Organisation sehr wesentlichen Typen: *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* Brauer und *Cobboldia elephantis* Brauer, das erstere Thier in einem Exemplar, das letztere in zwei Exemplaren zu freier Verfügung gestellt. Dieses äusserst interessante und seltene Material versetzte mich in die Lage, die Untersuchungen bedeutend zu erweitern und zu verallgemeinern. Auch betreffs biologischer Fragen und Literatur unterstützte derselbe mich mit liebenswürdiger Bereitwilligkeit, für welche ich dem genannten Herrn auch an dieser Stelle noch meinen besten Dank sage.

Gyrostigma rhinocerontis bicornis stammt aus dem Magen des *Rhinoceros bicornis*. Diese Species repräsentirt, ähnlich wie *Gyrostigma sumatrense*, eine extreme Form der Anpassung. Besonders in die Augen springend sind die ausserordentlich vergrösserten Stigmenplatten, die auf beiden Seiten die Arcaden in Form dreier mäandrischer Bänder vielfach verschlungen aufgewickelt zeigen. Auch bei dieser Form ist die Fliege selbst noch unbekannt.

Eine sehr interessante Abweichung findet man schliesslich bei der *Cobboldia elephantis* Brauer (Cobb.) aus dem Magen von *Elephas indicus*. Von dieser Art gelang es Brauer die Imago zu züchten, und er beschreibt sie in der Gedenkschrift der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien im Jahre

1896 (Beiträge zur Kenntniss aussereuropäischer Östriden und parasitischer Muscarien). Die lebhafte schwarze Fliege mit rothgelbem Kopfe zeichnet sich von den übrigen Östriden durch ihren Fühlerbau aus, indem nämlich das dritte Fühlerglied sehr gross und breit ist und dasselbe im Leben vorgestreckt gehalten wird, während die anderen Östriden ihre meist in Gruben versteckt liegenden kurzen Fühler selten heraustreten lassen. Ihr Flügelgeäder ist durch die Anwesenheit einer Spitzenquader von allen übrigen Gastriden verschieden und zugleich sehr ähnlich dem der *Musca domestica*. Sie erinnert auch im Leben an eine echte *Musca*.

Cobboldia loxodontis Brauer hatte ich nicht zur Verfügung, doch ist sie nach Brauer der *Cobboldia elephantis* so nahestehend, dass sich wesentliche Differenzen kaum ergeben würden.

Alle bisher in den Magen von Vertretern der *Perissodactyla* (Pferd, Esel, Zebra, Rhinoceros) und der *Proboscidea* (Elephant) gefundenen Östriden fasse ich hier unter Gastriden zusammen. Es sind folgende Arten bis jetzt beschrieben worden, einige nur im Larvenstadium, und zwar die mit * versehenen. Der Wirth ist hinter dem Thier angegeben, dahinter das Vaterland.

	<i>Cobboldia elephantis</i> Br.	<i>Elephas indicus.</i>	Indien.
*	— <i>loxodontis</i> Br.	<i>Elephas africanus.</i>	Afrika.
	<i>Gastrus haemorrhoidalis</i> L.	Pferd.	Europa, Nordamerika.
	— <i>nigricornis</i> Löw.		Krim.
	— <i>subjacens</i> Wlk.	Pferd.	Nordamerika.
	— <i>lativentris</i> Löw.		Europa.
	— <i>flavipes</i> Oliv.	Esel.	Südeuropa.
	— <i>inermis</i> Brauer.	Pferd.	Europa, Nordamerika.
*	— <i>equi Böhmi</i> I, Brauer.	Zebra (<i>Equus Böhmi</i>).	Afrika.
	— <i>pecorum</i> Fabr.	Pferd.	Europa.
*	— <i>equi Böhmi</i> III, Br.	Zebra.	Afrika.
*	— <i>equi Böhmi</i> II, Br.	Zebra.	Afrika.
	— <i>veterinus</i> Clark	Pferd.	Europa.
	(<i>nasalis</i>).		
	— <i>equi</i> Fabricius.	Pferd, Esel.	Europa, Asien, Afrika, Nordamerika.
*	<i>Gyrostigma sumatrense</i> Br.	<i>Rhinoceros sumatren-</i>	Sumatra.
		<i>sis und lasiotis.</i>	
*	— <i>rhinocerontis bi-</i>	<i>Rhinoceros bicornis.</i>	Afrika.
	<i>cornis</i> Br.		

Historischer Überblick.

Die Literatur über Gastriden im Allgemeinen beschränkt sich nur auf die Gattung *Gastrus*. *Gyrostigma* und *Cobboldia* sind anatomisch noch nicht untersucht, abgesehen natürlich von den beschreibenden Arbeiten über die Gattungs- und Artcharaktere dieser Formen, die sich bei den systematischen Untersuchungen Brauer's ergaben.

Obwohl nun die Zahl der Forscher und Beobachter, die sich mit der Gattung *Gastrus* beschäftigten, ziemlich gross ist, so gibt es doch nur wenige Arbeiten, welche ihre Anatomie behandeln. Leider sind die respiratorischen Organe trotz ihrer sehr abnormen Verhältnisse, ja vielleicht gerade in Folge derselben, sehr lückenhaft bekannt, und es herrscht eine Anfangs geradezu verwirrende Unklarheit in der Erkennung dieser Organe. Verleitet durch die eigenthümlichen Lebensbedingungen und Lebenserscheinungen in den Athmungsverhältnissen dieser Organismen hat sich ein origineller, ja fast unglaublicher Missgriff in der Deutung derselben von Anfang an eingeführt, der sich weder anatomisch, noch histologisch begründen lässt, und fast durch die ganze Literatur erhalten. Es handelt sich um die Deutung der Stigmenplatte als Kiemenapparat. Doch davon bei den einzelnen Autoren ausführlicher.

Der erste Autor, der sich mit dem Bau und der Function unserer Athmungsorgane beschäftigte, ist Bracy Clark. Derselbe scheint in seiner im Jahre 1797 veröffentlichten, systematischen, eingehenden Abhandlung wenigstens von der Function der Stigmenplatte eine richtige Vorstellung gehabt zu haben. Er schreibt: »When these (the lips) unfold, or are removed with the knife, a plate of horny or cartilaginous consistence is seen, having six semicircular lines, with their points opposed to each other«, weiter unten: »That the air is admitted by these means, is proved by immersing one of the larvae of this class of insects in a vassel of water; when a bubble may be extricated by pressure, and may be distinctly seen forming in the water, and on removing the pressure the bubble will be again entirely re-absorbed«.

Nach ihm ist es Numan in seiner Arbeit über die Bremsenlarven im Magen der Pferde, die 1833 in holländischer Sprache erschien und 1837 von L. G. Hartwig ins Deutsche übertragen wurde, welcher sich in eingehender Weise mit den eigenthümlichen Athmungsvorgängen der *Gastrus*-Larven beschäftigte. Er brachte *Gastrus*-Larven in verschiedene Gasarten und bestimmte in sehr umfassender Weise ihre Lebensdauer in denselben. Die wesentlichen Resultate sind etwa folgende. Die Larven lebten in Sauerstoff etwa vier Tage, in Kohlensäure und Wasserstoff etwa drei Tage, in Stickstoff vier Tage und in Schwefelwasserstoff $1\frac{1}{2}$ Stunden. Das Resultat dieser und einer mikroskopischen Untersuchung war, dass er die Stigmenplatte als dem Organismus direct Sauerstoff zuführend deutete, also nicht als Verschlussapparat, was sie wirklich ist. Seine Worte sind hierüber: »Am hinteren Ende wird der Körper durch eine sehr harte, hornige Platte geschlossen, welche aus sechs halbzirkelrunden Streifen, deren Enden einwärts gekehrt einander gegenüberstehen, gebildet sind. Diese Streifen sind an den Seitenrändern mit Bläschen versehen, die mit Luft gefüllt sind; sie können daher als Lungen oder Kiemen betrachtet werden und scheinen die Respirationsorgane des unvollkommenen Insectes zu sein«. Von ihm stammt also jener Fehlgriff der Deutung, der sich so verhängnissvoll zeigen sollte. Nun musste aber auch noch eine Öffnung für den Apparat gefunden werden, denn die Platte war ja nach ihm nach aussen völlig durch eine Chitinschicht abgeschlossen. Diese wurde denn auch in der Mitte des im Mittelfelde liegenden Höckers gefunden, der in Wirklichkeit nichts als eine blosse Vertiefung zeigt. Auf S. 19 schreibt er: »Jene einander gegenüberliegenden Kiemenstreifen sind durch ein Häutchen vereinigt, in dessen Mitte sich eine Öffnung befindet, welche zu einem allgemeinen Ausleerungscanal der Luft aus dem Körper dient«. Die Arbeit zeichnet sich dadurch aus, dass er, was schon erwähnt wurde, jüngere und jüngste Stadien von *Gastrus*-Arten beschreibt und abbildet.

Oken kennt die Arbeit von Numan nicht. In seiner allgemeinen Naturgeschichte, die 1835 erschien, erwähnt er nichts von der Möglichkeit einer Kiemenathmung. Der Satz: »Der

Schwanz hat hinten eine Scheibe mit sechs Löchern, welche sich wie ein Beutel zusammenziehen kann, wodurch das Eindringen der Darmsäfte verhindert wird« (Bd. 5, S. 769) beweist dies, abgesehen von der verfehlten Deutung der Stigmenfalten, zur Genüge.

Eine eigentliche anatomische und histologische Untersuchung unternahm erst Schröder van der Kolk. Das Resultat derselben ist eine umfangreiche Arbeit, betitelt: »Mémoire sur l'Anatomie et la Physiologie du *Gastrus equi*«, die im Jahre 1845 in Amsterdam in den Verhandlungen des Königlich Niederländischen Institutes erschien. Sie behandelt die Gesamtanatomie der *Gastrus*-Larven. Betreffs der Athmungsapparate führt er nun die Anschauungen Numan's weitgehend durch. Die Platte am Körperende theilt er in zwei Abtheilungen, in die Kiemenplatte (*lame branchiale*) mit den Kiemenbögen (*arcades branchiales*) und in die in der Mitte gelegene Stigmenplatte mit dem Stigmenloch, das er als für Luftathmung eingerichtet deutet. Ja, er geht so weit, dass er an diesem Luftloch Schliessmuskel beschreibt. Seine Kiemenplatte communicirt mit der äusseren Luft nicht, trotzdem er die Härchen an den Spalten sah. Diese Spalten hielt er aber nochmals für überdeckt. Eine Deutung derselben war ihm natürlich unter solchen Umständen nicht möglich (S. 90). Das spongiöse Chitinwerk beschreibt er als Netz, die Klammern als dunkle Streifen, später nochmals als unvollkommene Scheidewände, welche die »Kiemencanälchen« in Kammern theilen. An diesen Kiemencanälen hängen auch seine »Kiemenbläschen« (*vésicules branchiales ou organes respiratoires aquatiques*), die, ebenso wie die »Kiemenplatte«, sich noch in der heutigen Literatur zuweilen finden. Den Inhalt der Bläschen hält er für das Medium, das den Sauerstoff aufnimmt. Die eigenthümlichen Zellen, welche von Tracheencapillaren durchsetzt werden, findet er auch und nennt sie »Lungenbläschen« (*Vésicules pulmonaires*), den ganzen Complex der Zellen »Lungen« (*poumons*), S. 99. Eigenthümlicherweise beschreibt er die vorderen Stigmen als drüsige Organe, in die Tracheen einmünden. Er schreibt von den beiden Seitentracheen: »Elles consistent en deux troncs principaux, se terminant en tubes glandulaires brunâtres, fermés à l'extrémité (S. 85).

Auch er hat ein zweites Stadium in den Händen gehabt, erkennt es jedoch nicht als solches, sondern schreibt es der Species *Gastrus haemorrhoidalis* zu (S. 87).

Joly behandelt in seiner 1850 erschienenen Arbeit *Gastrus equi* F. im Larvenstadium (auch im ersten Stadium), *Gastrus haemorrhoidalis* L. und einige andere Östriden (*Cephalomyca*, *Hypoderma*) in allen Entwicklungszuständen. Er erkennt im Gegensatz zu Schröder van der Kolk die Stigmennatur der beiden Vorderstigmen. Leider lag mir die Arbeit nur im Auszuge vor.

1858 erschien eine weitere Arbeit über die Östriden von Schwab, allerdings im Wesentlichen systematisch. Die Stigmenplatte, die er Steissplatte nennt, erkennt er allerdings als für Luftathmung eingerichtet. Die Arkaden beschreibt er als halbmondförmige concentrische Linien, wovon jede mit braunen Pünktchen besetzt ist. Diese sind seiner Meinung nach die Luftlöcher oder Poren. Was die vorderen Stigmen anbetrifft, so nennt er sie bei der Larve »Blindsäckchen«, bei der Puppe »Hörnchen«. Er meint, dass sie erst bei der Puppe ihre Function beginnen und hält sie für die einzigen Athmungsorgane der Puppe. Eingehende Untersuchungen macht er über die Lebensdauer der Larven in verschiedenen Flüssigkeiten, also unter Abschluss von der atmosphärischen Luft. Die Resultate mit Brunnenwasser will ich hier angeben: Von 26 Larven, die untersanken, starben 5 nach 6 Tagen, 12 nach 11 Tagen und 9 nach 14 Tagen. Auf diese Erscheinungen, welche diese Versuche, als auch die von Numan zum Gegenstand haben und welche für das Verständniss der Athmungsvorgänge sehr wesentlich sind, wird später zurückgegriffen.

Einen bedeutenden Fortschritt in der Kenntniss der Gesamtanatomie der *Gastrus*-Larven lässt die in den Jahren 1860—1862 erschienene Arbeit von Scheiber erkennen, die unbedingt als die eingehendste Arbeit über diese Thierform hingestellt werden kann. Sehr umfassend ist besonders das Nervensystem behandelt. Leider ging Scheiber bei den Untersuchungen der Respirationsorgane von den Anschauungen aus, die Schröder van der Kolk in seiner Arbeit durchgeführt hatte, und so gingen jene Fehlschlüsse Numan's auch in diese

Arbeit über. Er hält die *Gastrus*-Larven für vorwiegend wasserathmende Thiere. Die Irrthümer Schröder van der Kolk's betreffs der Schliessmuskeln im Mittelfelde der Stigmenplatte erkennt er, ebenso die spongiöse Natur der beiden braunen Körper am Vorderende und ihre Function als Stigmen. Das Stigmenloch im Mittelfelde glaubt er experimentell dadurch nachgewiesen zu haben, dass er Larven in heisses Wasser warf. Die vom Hinterende der Larve aufsteigenden Luftblasen sollen nun der vermeintlichen Stigmenöffnung entstammen. Schröder van der Kolk, ebenso auch Numan thun dasselbe mittelst einer Luftpumpe, wobei sich die Larven in Kalkwasser befinden. Schon Brauer weist aber auf die Unmöglichkeit einer sicheren Beobachtung hin. Scheiber zerlegt die ganze Platte in drei Schichten. Seine Vertheilung der einzelnen Plattenelemente in diese drei Schichten ist jedoch histologisch nicht begründbar. Den Ring und die Luftkammer beschreibt er genau, allerdings findet sich ein, wenn auch unwesentlicher Irrthum, der auch von Schröder van der Kolk stammt, dass die beiden Tracheenstämme des Darmes von der ventralen Seite der Luftkammer aus gehen, während sie in Wirklichkeit bei allen Gastriden in der Mitte der vorderen Wand entspringen, und zwar dicht unter den Seitenstämmen. Die Tracheenzellen (die Lungenbläschen Schröder van der Kolk's) deutet er genetisch als metamorphosirte Fettzellen, functionell ganz richtig als athmungsvermittelnde Elemente in der umgebenden Blutflüssigkeit (nicht als Vorrathskammer für Aufbewahrung von Luft). Er sagt: »Es muss demnach jedes Bluttheilchen während der Vollendung einer Kreisbahn zwei Tracheencapillarenbezirke, gleichsam zwei verdünnte Sauerstoffschichten passiren, um den für die Lebensenergie dieser Thiere passenden Grad des Stoffwechsels unterhalten zu können«. Ferner untersuchte er die Histologie der äusseren Körperhaut, wo er zwei Schichten, und der Tracheenwandung, wo er drei Schichten constatirt. Hierauf werde ich bei der Ausführung wieder zurückkommen.

Zu derselben Zeit erschien auch die Schrift Meinert's, eine Kritik von Schröder van der Kolk's Arbeit, die in respiratorischer Hinsicht die Vorstellung der Kiemenathmung

bestreitet (S. 112—115). Begründet wird es durch die chitinöse Beschaffenheit der Platte, durch das Auffinden von Längsschlitten in den Arcaden, die eine Communication des inneren Luftraumes nach aussen bewerkstelligen und durch die That-sache, dass ein centrales Loch in der Platte nicht vorhanden ist. Er hält dieses scheinbare Loch für eine verdünnte Hautstelle, an der bei jungen Larven die Mündung einer später schwindenden Drüse gelegen ist. Allerdings ist die Arbeit doch nicht eingehend genug, um einen Zweifel vollständig zu beseitigen und Klarheit über diese Dinge zu schaffen.

In derselben Richtung ist auch die Untersuchung Brauer's (Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Function der Stigmenplatten der *Gastrus*-Larven), der experimentell und durch makroskopische Beobachtungen sich der Meinung Meinert's anschliesst, dass die *Gastrus*-Larven reine Luftathmer sind.

Einen weiteren Beweis hiefür bringt Brauer durch morphologische Untersuchungen gelegentlich der Bearbeitung der Larven von *Cobboldia elephantis*;¹ bei diesen, wie bei den übrigen Formen weist er ebenfalls wie Meinert die Längsschlitzte der äusseren Arcadenmembran im Gegensatz zu Schröder van der Kolk und Schreiber nach.

Von jener Zeit ab liegt keine weitere Bearbeitung der Anatomie von *Gastrus* vor. Erwähnen will ich nur die Arbeit von Krancher über den Bau der Stigmen bei den Insecten, in der auch die Stigmen der *Gastrus*-Larven einige Berücksichtigung finden. Von weiteren Arbeiten allgemeineren Inhaltes, in denen auch *Gastrus*-Larven behandelt werden, sind besonders die Untersuchungen von Portschinsky und De Meijere (Über zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven, 1895) hervorzuheben. De Meijere weist nach, dass das erste Stadium nur eine Stigmenöffnung hat, was Brauer bestätigt (Beiträge zur Kenntniss der aussereuropäischen Östriden etc., 1896), das zweite je zwei² von diesem Loch nach aussen liegende Schlitzte

¹ Fried. Brauer, Nachtrag zur Monographie der Östriden. IV. Über *Cobboldia elephantis*, in Wiener Entomologische Zeitung, VI, Heft 8 (30. Oct. 1887).

² Diese Formenverschiedenheiten der Stigmen bei den drei Stadien weist Leuckart schon 1858 an Pupiparen und 1861 bei Muscidenlarven nach.

(Arcaden), und dass das neue Stigma bei der Häutung einfach dadurch entsteht, dass sich die neuen Spalten ausserhalb der ersten bilden und das alte durch Zusammendrängen nach innen geschlossen und überhäutet als runde Narbe zurückbleibt. Die so bis zur Stigmenplatte des dritten Stadiums sich erhaltenden Reste des primitiven Stigmenloches vom jüngsten Stadium sind die Veranlassung zur Annahme des centralen Stigmenloches, welche Anschauung ja Scheiber und noch eingehender Schröder van der Kolk vertreten hat.

Diese Zusammenstellung der bisherigen Literatur über unseren Gegenstand gestattet einen genügenden Überblick über die bedeutenden Meinungsverschiedenheiten, die sich betreffs der Athmung von *Gastrus* und der Function der einzelnen Theile geltend gemacht haben, und es erschien als wünschenswerth, der Deutung dieser Verhältnisse mit Hilfe der modernen Technik eine bestimmtere Form zu geben.

Methoden der Untersuchung.

Die ausserordentlichen Schwierigkeiten, welche das Material in technischer Hinsicht, besonders in Betreff des Färbens und Schneidens der Objecte darbot, geben die Veranlassung, einen Überblick über die Methoden dieser mehr praktischen Seite der Behandlung, die sich im Laufe der Untersuchung herausgebildet haben und hauptsächlich angewendet wurden, dieser Arbeit beizufügen.

Was zunächst die Fixation anbetrifft, so wurden die Larven in einer Sublimatlösung conservirt. Weitaus die besten Resultate lieferte eine Behandlung in folgender Weise: Die Thiere wurden frisch in eine Mischung von einem Theil concentrirter Sublimatlösung und zwei Theilen 96procentigem Alkohol bei einer Temperatur von 55—60° C. gebracht. Diese Temperatur wurde einige Zeit erhalten und dann langsam auf einem Sandbad vermindert. Bei einer geringen Menge der Conservirungsflüssigkeit konnte auch eine höhere Temperatur angewendet werden, da das Object die Flüssigkeit selbst

Leuckart, Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen, nach Beobachtungen an *Melophagus ovinus*. Halle, 1858; Die Jugendzustände der Muscidenlarven, im Archiv für Naturgeschichte, 1861, Theil I, S. 60.

abkühlte, besonders ehe sie durch die dicken Chitinpanzer durchdringen konnte. Behufs Auswaschung des überschüssigen HgCl_2 wurden sie nach Verlauf von 1—2 Stunden in 96procentigen Alkohol gebracht, dem einige Tropfen Jodlösung zugesetzt wurden, und zwar so lange, bis keine Entfärbung der jodhaltigen Flüssigkeit mehr eintrat. Für eine Untersuchung auf Fett wurden einzelne Theile, z. B. die Tracheenzellen, lebend in eine viertelprocentige Lösung von Überosmiumsäure gebracht, bis sich daranhängende Fettzellen lebhaft schwarz gefärbt hatten. Theile dieser Tracheenorgane wurden auch lebend den Dämpfen einer einprocentigen Lösung von Überosmiumsäure ausgesetzt. Diese gaben besonders schöne Bilder.

Um diejenigen Exemplare des dritten Stadiums, welche ganz geschnitten werden sollten, um die einzelnen Organe in den natürlichen Lagerungsverhältnissen nebeneinander histologisch untersuchen zu können, zum Färben und Schneiden vorzubereiten, wurden sie von ihrer Chitinhülle befreit, da dieselbe sowohl dem Mikrotom, als auch den färbenden Ingredienzien einen bedeutenden Widerstand entgegenstellte. Zu diesem Zwecke wurde, vom zweiten Ringe angefangen, erst dorsal längs mittelst einer geraden Scheere dicht unter der Haut geschnitten, und dann wurde die Haut rings um den Körper vorsichtig abgezogen, und zwar in dünnen Streifen bis ungefähr in die Mitte des Körpers. Dann wurde vom Hinterende aus begonnen, indem man die feinere Haut rings um die Stigmenplatte abschnitt und nach vorn zu wieder allmählig Streifchen abhob und abzog. Die cuticulare Bedeckung des Kopfes und des ersten Ringes, ebenso die Stigmenplatte bieten dem Mikrotom keine Schwierigkeiten und können daher darangelassen werden. Am besten eigneten sich zu diesem Enthäuten Larven, die lebend schnell sehr heiss conservirt wurden, weil sich jedenfalls die Hypodermis von den darunterliegenden Organen bei dieser Behandlung losreißt. Die so ihrer Hypodermis und Cuticula beraubten Individuen gestatteten nun ein leichtes Eindringen der färbenden Lösungen und ein sicheres und gleichmässiges Mikrotomiren, selbst bei sehr dünnen Schnitten.

Vorzügliche Färbungen wurden durch Hämatoxylin, ebenso durch Säurecarmin und Boraxcarmin erreicht. Doch genügten diese Färbungsmittel nicht für Chitin. Für dieses mussten die intensivsten Farbstoffe benützt werden. Mit Erfolg wurde Gentianaviolett und Alkoholfuchsin verwendet, nebenbei auch Methylenblau. Zu einer Differenzirung der einzelnen Chitinschichten gab eine Färbung von Bleu de Lyon mit einer Nachfärbung durch Paracarmin vorzügliche Bilder. Diese letzteren Farben, ebenso wie die Anilinfarben, wurden fast nur auf Schnitten selbst angewendet. Bleu de Lyon wurde mit 70procentigem Alkohol abgespült, worauf mit 90procentigem Alkohol schnell nachgespült wurde.

Beim Einbetten kam eine härtere Sorte Paraffin mit der Schmelztemperatur von 58° zur Verwendung, da dies dem Chitin mehr Widerstand entgegenbot. Für Gebilde, die fast gänzlich aus Chitin bestehen, wie die Stigmenplatte und die Vorderstigmen, genügte schon eine Viertelstunde, um das Object ganz mit Paraffin zu durchtränken.

Zur Herstellung der dünnsten Schnitte und Schnittserien kam ein Mikrotom von Jung in Anwendung. Es gelang mit demselben, Schnitte durch die ganz chitinöse Stigmenplatte bis zu $2\frac{1}{2} \mu$ Dicke, bei den Vorderstigmen im Querschnitt in einzelnen Fällen bis 2μ Dicke herzustellen. Wenn auch der Paraffinschnitt bei dieser ganz beträchtlichen Dünne sich stark zusammenfaltete, das spongiöse Chitin erhielt dem Schnitt seine natürliche Form. Zur Untersuchung der Lagerungsverhältnisse, besonders der einzelnen Elemente in der Stigmenplatte, durften die Schnitte nicht dünner als 20μ angefertigt werden. Gewöhnlich reichte eine Dicke von $25-30 \mu$ vollkommen aus und gab die klarsten und übersichtlichsten Bilder.

Das Aufkleben der Schnitte erfolgte durch Collodiumnelkenöl, mehr aber noch durch Albuminglycerin. Zum Einschluss kam Canadabalsam, auch Glyceringelatine zur Verwendung. Als Einschlussmittel für frisches Material eignet sich besonders Glycerin, für Dauerpräparate wieder Glyceringelatine.

Die frischen Larven selbst wurden in physiologischer Kochsalzlösung präparirt, aus der dann die einzelnen Theile leicht unverändert entnommen werden konnten.

Allgemeine Topographie der Respirationsorgane.

Trotz der durch die ungewöhnliche Lebensweise bedingten Modification ist die Zugehörigkeit der Gastriden zu den Muscarien nicht zu verkennen; es handelt sich eben nur um eine entsprechende Anpassung an eine neue Lebensbedingung. Ebenso sind die einzelnen organischen Elemente, trotz ihrer grossen Variationsfähigkeit, doch bei den einzelnen Vertretern dieser Gruppe nicht so verändert, dass man sie nicht aufeinander zurückführen könnte.

Alle Vertreter besitzen elf Körpersegmente, wie sie von *Gastrus* bekannt sind, von denen das erste (vom Kopf aus gezählt) durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Segmente entstanden ist. Der Vorderrand der Segmente ist theilweise mit einer oder mehr Reihen Dornen besetzt. Die Art und Weise der Bedornung wird theilweise zur Charakterisirung der Arten benützt. Die einzelnen Segmente sind lateral zum Theil wulstig gefaltet, zwischen ihnen finden sich zuweilen Zwischenwülste, wie bei *Cobboldia* vom fünften bis achten, bei *Gyrostigma* vom vierten bis achten Segment.

Das elfte Segment, welches das Körperende bildet, stülpt sich nach innen zu einer ringförmigen wulstigen Falte ein, der äusseren Stigmenfalte (Fig. 1, *asf*), die im Inneren nochmals eine kleinere und schmalere Falte, die innere Stigmenfalte (Fig. 1, *isf*) abgibt und schliesslich in den Rand der Stigmenplatte (Fig. 1, *p*) übergeht, nachdem sie noch dicht vor der Platte eine sehr kleine Falte nach dem Körper zu gebildet hat, die in Form einer Rinne sich um das ganze hintere Stigma zieht, die Ringfurche (Fig. 1, *rf* und Fig. 13, *rf*).

Die beiden Stigmenfalten können sich durch einen später noch ausführlich zu besprechenden Mechanismus ganz über der Stigmenplatte lippenähnlich schliessen, was Schröder van der Kolk veranlasste, sie Lippen zu nennen. Die innere Stigmenfalte besteht bei der Gattung *Gastrus* hauptsächlich aus zwei Lappen, von denen der eine dorsal, der andere ventral steht, und die sich von da aus aufeinander zu über die Stigmenplatte ziehen. Bei *Gyrostigma* ist im Wesentlichen nur der ventrale Lappen ausgebildet. Ebenso bei *Cobboldia*, wo der

dorsale gänzlich verschwindet, der ventrale dagegen zieht sich flächenartig nach hinten zu aus, endigt schliesslich in zwei spitze, kegelige, geringelte, zapfenähnliche Warzen (Brauer), die rechts und links von der Medianlinie stehen, und bildet durch seine langgestreckte flächenartige Ausbildung für die sehr schräg nach der ventralen Seite geneigte Stigmenplatte eine vorzügliche Deckung. In ähnlicher Weise läuft die dorsale Lippe der äusseren Stigmenfalte in je zwei ebenfalls lateral stehende solche Warzen aus.

Zwischen jenen Stigmenfalten steht nun die bei den einzelnen Formen mehr oder minder geneigte chitinöse Stigmenplatte (Fig. 1, *p*). Schon bei oberflächlicher Betrachtung erinnert sie recht an den Typus der Muscarien. Die drei Spalten, die von der Medianlinie aus rechts und links beim dritten Stadium stehen, haben sich mehr oder weniger der Medianlinie genähert und so eine zusammenhängende Platte, eben die Stigmenplatte, gebildet. Durch das Bestreben, den Spalt nach Möglichkeit zu vergrössern, bildete sich bei den meisten Formen eine concentrische Krümmung der Stigmenpalten, und zwar so, dass die Bogen nach innen zu offen sind, wie z. B. bei *Gastrus equi* (Fig. 3). Dies veranlasste Schröder van der Kolk, sie mit Arcaden zu bezeichnen. Diese Arcaden bilden bei *Gyrostigma sumatrense* durch eine weitgehende Verlängerung der Spalten eine S-förmige Biegung (Fig. 4), um schliesslich bei der extremsten Form, bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* in eine wunderliche, mäandrische, vielfach gewundene Figur überzugehen (Fig. 5). Während die Länge einer Arcade bei *Cobboldia* etwa 1.3 mm beträgt, erlangt sie durch die Krümmung bei *Gastrus haemorrhoidalis* eine Länge von 1.6 mm, bei *Gastrus equi* von 1.75 mm, bei *Gyrostigma sumatrense* von 5.6 mm, um schliesslich bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* die ausserordentliche Länge von etwa 13 mm zu erreichen.

Sehr wenig vom Typus der Muscarien abweichend ist die Lage der Arcaden bei *Cobboldia*, die fast parallel auf jeder Seite der Mittellinie liegen (Fig. 2). Eine grössere Krümmung zeigt schon *Gastrus haemorrhoidalis*, und diese einfache Krümmung erreicht ihren Höhepunkt bei der Gattung *Gastrus* in *Gastrus equi*, wo die inneren Arcaden fast spitzwinklig in der Mitte

geknickt sind, während die beiden übrigen in starker Krümmung auf jeder Seite diese umgeben (Fig. 3).

Das zweite Stadium der Muscarien hat bekanntlich nur zwei Arcaden auf jeder Seite, so auch *Gastrus*. Fig. 6 zeigt die ganze Stigmenplatte eines zweiten Stadiums von *Gastrus haemorrhoidalis*. Alle Abbildungen der Stigmenplatten sind in gleichem Verhältniss vergrössert, und zwar in zehnfacher Vergrösserung. Ausser dieser zuletzt erwähnten ist in allen Fällen nur die rechte Hälfte der Stigmenplatte abgebildet.

Die Stigmenplatte, die im Wesentlichen ein complicirtes System von Stützvorrichtungen und Verschlusseinrichtungen bedeutet, wird im Larvenkörper nach vorn zu von einem grösseren Hohlraum, der Luftkammer (Fig. 1, *lk*) begrenzt. Die Hinterwand derselben ist also die dem Kopf zu gerichtete untere Fläche der Stigmenplatte, die Vorderwand ist concav und ihre Hohlfläche der Luftkammer zugewendet.

In dieser Kammer steht hinten dicht hinter der Stigmenplatte ein streifenartiger Ring (Fig. 1 und 13, *r*) aus spongiösem Chitin, der, gleich einem Diaphragma parallel zur Stigmenplatte gestellt, diese verdeckt. Mit der breiteren Basis inserirt er auf der Wand der Luftkammer. Auf der dorsalen und ventralen Seite bildet der Ring in der Mitte je einen grösseren Zapfen. In der Medianlinie nähern sich die Enden dieser beiden Zapfen (Fig. 3—5, *z*) so, dass sie nur einen kleinen Zwischenraum zwischen sich lassen. In ihrer ganzen Länge setzen sich die Zapfen an die Stigmenplatte an, auf ihnen ruht gewissermassen die Stigmenplatte und stützt sich in ihrer Mitte auf sie.

Die Vorderwand der Luftkammer ist der Ausgangspunkt sämtlicher nach dem Körper zu gerichteter Tracheenstämme (Fig. 1). Fig. 7 zeigt schematisch die rechte Hälfte dieser Wand mit den Ausgangslöchern für die Tracheen.

In der Mitte der Wand entspringen zunächst die beiden normalen Seitentracheen (Fig. 1 und 7, *st*). Dicht unter denselben (nicht ventral, wie Schröder van der Kolk und Scheiber angeben) inseriren zwei Darmtracheenstämme (Fig. 1 und 7, *dt*), und rings um diese vier Öffnungen finden sich noch auf jeder Seite vier sehr weite Löcher. Die acht Tracheenstämme, die sich aus diesen erheben, verzweigen sich

gleich von ihren Ausgängen aus äusserst vielfach, indem sie nach allen Seiten Äste abgeben, zuweilen schon dicht an ihrer Basis; die Ausgangslöcher der grösseren dieser Äste sind in der schematischen Zeichnung (Fig. 7) mit berücksichtigt. Durch diese reichliche Abgabe von Seitenästen verzweigen sich diese mächtigen Stämme schnell und reichen mit ihrer conischen Gestalt (conische Tracheenstämme) nicht sehr weit in dem Körper nach vorn, sondern erreichen nur etwa $\frac{1}{3}$ der Gesamtlänge desselben. Diese grosse Anzahl von Tracheenästen geben nun wieder viele ganz kleine Zweige ab, die in regelmässigen Abständen dem Ast entspringen (Fig. 21). An diesen Zweigen hängt dann schliesslich je ein kleines, rundliches Körperchen, die Schröder van der Kolk und spätere Beobachter Lungenbläschen nannten und sich bei genauerem Betrachten als Zellen von ziemlich bedeutender Grösse ergeben (Fig. 21, *tz*). Da sich die Tracheen als Capillaren in sie hinein verzweigen, mögen sie hier Tracheenzellen genannt werden. Eine eingehendere Behandlung werden sie im speciellen Theile erfahren. Alle diese Verhältnisse zeigen sich bei allen Gastriden in sehr ähnlicher Gestaltung, die Differenzen werden später erörtert.

In gleicher Weise verhält es sich auch mit den Darmtracheenstämmen. Bei allen Formen zeigen sich gleiche Verhältnisse. Zum besseren Verständniss gebe ich hier einen kurzen Überblick über den Darmtractus. Scheiber theilt ihn in folgende Stücke ein: Der Oesophagus bildet nach seinem Durchdringen durch die Hauptganglionmasse einen kugelförmigen Vormagen. Der enge Ausgang desselben erweitert sich sofort und bildet den langen Chylusmagen, der sich bis zur Einmündungsstelle der vier malpighischen Gefässe erstreckt (von denen sich zwei vor der Mündung vereinigen). Von hier aus beginnt der Dünndarm, der in den kurzen Dickdarm übergeht. Dieser endigt schliesslich in den sehr engen Mastdarm, der ventral dicht unter der Luftkammer hingehet und innerhalb der inneren Stigmenfalte direct unter der Stigmenplatte in der Medianlinie mündet. Die beiden Darmtracheenstämme geben nun zunächst eine Anzahl schwacher Gefässe an den Dickdarm ab. Da der Dünndarm in der Mitte

einen Knick bildet, so läuft der linke Darmtracheenstamm von den Malpighischen Gefässen aus längs des Dünndarmes bis zur Mitte desselben, wobei er zahlreiche Gefässe nach denselben entsendet. Der rechte Stamm dagegen läuft längs der hinteren Dünndarmhälfte, und zwar von hinten angefangen bis zur Mitte.

Anders verhält es sich mit den Seitentracheenstämmen, bei ihnen zeigen sich grössere Differenzen. Bei *Gastrus* und *Gyrostigma* liegen die Verhältnisse folgendermassen: Nicht weit hinter dem Ausgangspunkte gibt der Seitentracheenstamm einen starken Ast nach dem Herz und den dorsal gelegenen Muskeln ab. In jedem Segmente werden nun, und zwar hauptsächlich nach der ventralen Seite, Äste abgegeben, die allerdings wieder einen Zweig nach der dorsalen, drei dagegen nach der ventralen Seite entsenden. Der erste derselben schickt ein feines Luftgefäss nach dem Hauptganglion. Alle Tracheen verzweigen sich schliesslich dendritenförmig in feinste Röhrchen. Vorn mündet der inzwischen sehr eng gewordene Stamm, nachdem er jedoch noch einen dünnen Ast nach dem Kauapparate abgezweigt hatte, in einen chitinösen Luftsack, dessen vorderes Ende die Stigmenöffnungen tragen. Dieser Luftsack ist bei *Gastrus* 1 mm (Fig. 26), bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* 1.5 mm und bei *Gyrostigma sumatrense* 3 mm (Fig. 29) lang.

Über den Stigmenlöchern findet sich eine trichterförmige Einstülpung der Körperhaut, der Trichter (Fig. 26 und 29, *tri*). Er ist bei den verschiedenen Formen verschieden lang, bei *Gastrus* besitzt er eine Länge von etwa 0.2 mm, bei *Gyrostigma*-Arten ist er länger, und zwar erreicht er bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* die Länge von fast 1 mm. Die Mündung dieses Trichters befindet sich am Vorderrande des zweiten Segmentes, an der Grenze zwischen erstem und zweiten Segment.

Eine wesentliche Modification bietet *Cobboldia* dar, bei der übrigens auch der Ring fast gänzlich fehlt. Hier rücken nach vorn zu die Seitentracheenstämmen dorsal näher zusammen, und die Äste erweitern sich zu langen wurstförmigen Tracheenblasen (Fig. 8), die ausserhalb des Fettkörpers, allerdings in denselben hineingedrückt, unter der Körperwand von der dorsalen nach der ventralen Seite sich erstrecken. In jedem

Segmente ist es je eine auf jeder Seite. Am Ende ziehen sie sich durch allmälige Verengung in eine Spitze aus und vertheilen sich schliesslich in die ganz normal verlaufenden dendritenförmigen Capillarbüschel. Die Verdickung findet gleich nach dem Austritt aus dem Tracheenstamme plötzlich statt. Wir haben es hier augenscheinlich mit luftaufbewahrenden Behältern zu thun, mit Luftreservoirs, die, wie wir später sehen werden, den Mangel anderer luftaufbewahrender Vorrichtungen im Gegensatze zu den *Gastrus*- und *Gyrostigma*-Arten in dieser Richtung ergänzen.

Die vorderste dieser Tracheenblasen ist von geringerer Dicke und geht schliesslich, wie bei den anderen Formen, aber ohne Zertheilung in Nebenäste, in den Luftsack des Vorderstigmas über. Dieses hat bei *Cobboldia* die geringe Länge von $\frac{3}{4}$ mm. Der Trichter ist äusserst kurz und weit.

Bevor nun zur Behandlung der einzelnen Elemente im Speciellen übergegangen werden soll, muss eine Untersuchung sowohl des Baues der äusseren Körperhaut, als auch der Tracheenwandung unserer Gastriden vorausgeschickt werden, da die Kenntniss dieser Dinge zu einem Verständniss der histologischen und genetischen Verhältnisse sich unumgänglich nothwendig macht.

Bau der äusseren Körperhaut.

Die äussere Körperhaut zerfällt im Wesentlichen in zwei Schichten (Fig. 9), und zwar sind es:

1. Eine epitheliale Schicht, die Hypodermis,
2. eine von dieser gebildete Schicht, die Cuticula.

Die Hypodermis.

Sie wird von einer einzigen Zellschicht gebildet, in der bei unseren Thieren meist verhältnissmässig spärlich Kerne zerstreut liegen (Fig. 9, *hy* und *khy*). Die Kerngrösse variirt mässig, sie enthalten meist mehrere Kernkörper. Das Hyaloplasma der Zellsubstanz ist reichlich von Spongionoplasma durchsetzt. Mit ziemlicher Gleichmässigkeit zieht sich diese Schicht

über den gesamten Körper weg und zeigt nur an denjenigen Stellen, wo sich eine dickere Cuticula gebildet hat, eine reichlichere Kernansammlung und grössere Dicke. Zuweilen ist sie auf weite Strecken sehr dünn ausgezogen und zeigt äusserst wenig Kerne. In einigen wenigen Fällen verdickt sich auch die Innenmembran der Hypodermiszellen chitinartig, und es bildet sich eine meist sehr dünne innere Cuticula, die Basalmembran (Fig. 9, *bm*).

Die Cuticula.

So ähnlich und gleichartig die verschiedenen Stellen der Hypodermis sind, so verschieden und mannigfaltig zeigt sich die Cuticula. Nicht nur, dass sie in ihrer Dicke an den verschiedenen Körperstellen ganz bedeutend variiert, sondern sie bietet auch in ihrer Erscheinung grosse Mannigfaltigkeit dar. Im Wesentlichen lässt sie sich in zwei Schichten zergliedern:

a) Die Faserschicht. Sie liegt der Hypodermis direct auf und bildet eine zuweilen sehr dicke Lage von feinen faserigen Chitinlamellen (Fig. 9, *a*), deren Färbbarkeit und Dichte der Lagerung der Fasern von innen nach aussen zunimmt. Die meist parallelen Fasern können entweder ganz glatt sein, oder sie sind wellig, was meist der Fall ist, zuweilen sogar sehr stark und eng gewellt (Fig. 27, *wf*). Hin und wieder sind körnige Elemente eingelagert. Stets ist sie farblos.

b) Die äussere Cuticularschicht. Sie ist homogen und structurlos (Fig. 9, *b*). Farbstoffe nimmt sie äusserst schwer an und auch nur die intensivsten, hauptsächlich an ihrem basalen Theile. Bleu de Lyon färbt sie schwach, und zwar entsteht bei einer Doppelfärbung von Bleu de Lyon und Paracarmin eine schöne Contrastfärbung: die Faserschicht färbt sich roth, die äussere Cuticula, besonders in ihren basalen Theilen, dagegen blau. Ihre natürliche Farbe variiert sehr. Meist ist sie schwach gelblich, es finden sich jedoch alle Übergänge bis zum tiefen Braun, im Gegensatze zur Faserschicht, die stets farblos ist. Die Neigung der äusseren Cuticularschicht, sich zu verdicken, ist gering; es ist der Fall hauptsächlich an den Dornen, die aber auch mehr durch eine mächtige Verdickung der Faserschicht und durch eine höckerähnliche Ausstülpung der Hypodermis entstehen. In vielen Fällen wird sie nach innen zu stark

körnig (Fig. 9, *k*) und sie ist dann in dieser Zone, besonders auf ihrer der Faserschicht aufsitzenden Basis, stärker färbbar. Eine Färbung der äussersten Zone dürfte kaum gelingen. Eine besondere Eigenthümlichkeit ihrerseits ist es noch, dass sich an einigen Stellen auf ihr Höcker befinden, die sich zu kleinen, zuweilen auch verzweigten Chitinstäbchen und -Härchen vergrössern können. Dies ist an den Wandungen der Ringfurche der Fall (Fig. 13, *h*).

Durch beide Schichten hindurch erstrecken sich hier und da von der Hypodermis aus feine Röhrchen, die Porencanälchen, die plasmatische Fortsätze der Hypodermiszellen enthalten.

Bau der Tracheenwandungen.

Die Tracheenwandungen, genetisch ja auch ectodermale Bildung, stimmen in ihrem Bau trotz mannigfacher Verschiedenheiten im Wesentlichen mit dem der äusseren Körperhaut überein. Wieder sind es zwei Hauptschichten:

1. die epitheliale Schicht oder Matrix;
2. die Cuticularschicht.

Die Matrix.

(Fig. 10, *mx*).

Ihre Übereinstimmung mit der Hypodermis ist ziemlich bedeutend, doch macht sich eine grössere Variabilität bemerkbar. Auch hier drängen sich manchmal die Kerne dichter zusammen und bilden eine sehr dicke Matrixschicht. Meist ist sie reich an Spongionplasma, das sich bei einigen Arten, besonders bei *Gyrostigma sumatrense*, zu besonderer Mächtigkeit entwickelt hat. Bei dieser Form zeigt sich auch an einigen Stellen sehr stark entwickelt die auch bei der Matrix zu beobachtende Basalmembran oder Stützmembran (Fig. 10, *bm*), die sich auf dem Schnitt in Form eines ziemlich breiten, hyalinen, structurlosen, ungefärbten, stark lichtbrechenden Bandes dem Beobachter darbietet.

Die Cuticularschicht.

Auch an den Tracheen ist deutlich eine Trennung in zwei Schichten zu beobachten.

α . Die Faserschicht. Ihre Erscheinung hat grosse Ähnlichkeit mit der Faserschicht der äusseren Körperhaut, nur ist ihre Mächtigkeit meist viel geringer (Fig. 10, α). An Stellen, wo sie sich der darüberliegenden Schicht dichter anschmiegt, ist ihre Existenz immer noch unzweifelhaft zu erkennen, besonders da, wo sich zufälligerweise beim Conserviren die obere Schicht mechanisch abgespaltet hat. Die einzelnen Fasern sind vielfach dichter gelagert, wie bei der Faserschicht der Körpercicula.

β . Die den Spiralfaden führende Chitinschicht. Diese der äusseren Cuticularschicht der Körperhaut entsprechende Schicht (Fig. 10, β) gibt durch bedeutende Modificationsmöglichkeit der Variationsfähigkeit und somit der Zuchtwahl ein ganz hervorragendes Mittel in die Hand, sich durch Auswahl und Vervollkommnung des Zweckmässigsten den Lebensbedingungen möglichst anzupassen. Es hat denn auch diese Schicht, wie wir später sehen werden, zur Entwicklung der absonderlichsten Gebilde Anlass gegeben, und so ist denn auch eine eingehendere Betrachtung derselben völlig begründet.

Die Grundsubstanz dieser Schicht besteht zunächst aus einem färbbaren, hyalinen und farblosen Chitin, das die meist viel dichteren und stärker lichtbrechenden Spiralleisten in sich führt (Fig. 10, *sf*). Sie umgibt diese allseitig in schwachen Schichten und wird von einer meist sehr dünnen Membran, der Grenzmembran (Fig. 10, *gm*), nach dem Lumen der Trachea zu, begrenzt. Diese Membran ist stark färbbar, auch mit den gewöhnlichen Farbstoffen und umhüllt diese Chitinschicht in allen ihren Unregelmässigkeiten, Auszackungen, tiefen Einsenkungen etc., die ja durch die mannigfaltige Stärke und Form der Spiralfäden bedingt ist.

Der Spiralfaden selbst ist in sich völlig gleichartig. Sein Lichtbrechungsvermögen ist ziemlich stark. Was die Farbe anbetrifft, so ist er meist glashell, geht aber auch in gelbe, bei grösserer Verdickung sogar in bräunliche Färbung über. Im Querschnitte lässt er eine reichhaltige Formverschiedenheit erkennen. Meist ist es eine Eiform, deren Spitze dem Lumen der Trachee zugekehrt ist, oft aber auch eine Ellipse, eine Spindel, die sich schliesslich, an Grenzbezirken vielfach

zerklüftet, eng zusammengedrängt und so eine blätterartige Ansammlung von dünnen Chitinlamellen repräsentirt (Fig. 10, *sf*; Fig. 13, *spf*). Es kommt dann zuweilen noch eine Zerspaltung der Lamelle hinzu, und es entsteht so eine dichte Anhäufung von Chitinblättchen und Chitinstäbchen, die ihren genetischen Zusammenhang mit dem Spiralfaden ohne Betrachtung der Übergänge schwer erkennen lassen. Aber in allen Fällen ist der Chitinfaden und seine Derivate unfärbbar, oder er zeigt wenigstens nur einen äusserst schwachen Anflug von Färbung.

Alle drei Schichten der Tracheenwandungen werden dünner und dünner, je mehr sich die Trachee selbst verengt und verästelt. Kurz vor ihrer Auflösung in Capillaren verlieren sie auch die Spiralfäden, und schliesslich vereinigen sie sich zu einer einzigen, nach dem Ende zu immer dünner werdenden Schicht. Die Intima der Capillare ist also durch eine äusserst geringe Chitinisierung charakterisirt, ein Umstand, der als eine wesentliche Begünstigung der functionellen Bedeutung dieser Organe zu betrachten ist.

Die Stigmenplatte.

Wie schon früher erwähnt wurde, ist die Stigmenplatte chitinöser Natur. Es finden sich jedoch auch in geringem Maassstabe zellige Elemente, aus denen in letzter Linie die ganze Stigmenplatte hervorgegangen ist. Schon bei oberflächlicher Betrachtung sieht man eine Zergliederung in ein helles Mittelfeld (Fig. 3—5, *m*), an das sich auf jeder Seite nierenförmig die drei Arkaden anschliessen, die eine braune Chitinfärbung besitzen.

Die Aussenmembran. Die Aussenfläche der Platte ist eine dünne Membran, die von der äusseren Cuticularschicht *b* der Körperbedeckung (Fig. 12 und 13, *b*) gebildet wird und entsprechend den sechs Arkaden sechs Längsspalten, Arkadenspalten oder Schlitze (Fig. 11, *l*; Fig. 12 und 13, *l*) aufweist, welche in derselben Lage alle ihre Biegungen und Verschlingungen, in der Mitte jeder Arkade verlaufend, verfolgen. Die Weite des Spaltes ist meist etwa 0.005 mm , die Länge derjenigen der Arkade selbst gleich. Die Spaltenränder sind bei allen Formen dicht mit äusserst feinen Chitinhärchen

(Fig. 11, *h*) besetzt, die durchschnittlich eine Länge von 0.0025 mm besitzen. Bei *Cobboldia* sind sie jedoch bei weitem kürzer und weniger dicht angeordnet. Auf der dünnen Aussenmembran setzen sich die Chitinhärchen als feine, erhabene Linien fort (Fig. 11, *li*), die sich theilweise in gewissen Abständen vereinigen, und zwar gerade über je einer jener braunen Querlinien, die schon beim äusseren Betrachten der Stigmenplatte mit einer Lupe in den Arkaden auffallen, und die wir später als mechanische Apparate, als die Klammern, weiter kennen lernen werden. Die von Schröder van der Kolk beschriebene undurchbrochene Haut ausserhalb dieser Aussenmembran ist jedenfalls eine Ansammlung von Schleim gewesen, der beim Conserviren der Larve nicht entfernt worden ist.

Gerade in der Mitte zwischen den einzelnen Arkadenspalten bildet die Aussenmembran enge und nicht sehr tiefe Rinnen, die Längsrinnen (Fig. 11—13, *lr*), die also in ihrer ganzen Länge parallel zu den Arkaden laufen. Es sind somit auf jeder Seite zwei solcher Längsrinnen vorhanden. Die Entfernung von einer dieser Längsrinnen bis zu einem Arkadenspalt beträgt bei *Gastrus equi* etwa 0.1 mm , variirt jedoch bei den einzelnen Formen; bei *Gyrostigma* ist die Entfernung geringer, bei *Cobboldia* grösser. Bei *Gastrus equi* beträgt also die Entfernung von Längsrinne zu Längsrinne oder, was dieselbe Entfernung ist, von Arkadenspalt zu Arkadenspalt etwa 0.2 mm .

Die Stützbalken. Direct unter den Längsrinnen liegen feste, dick chitinöse Balken, die Stützbalken, welche der ganzen Platte einen festen Halt geben. Sie haben auf dem Querschnitt Ähnlichkeit mit einem gleichseitigen Dreieck, dessen eine Seite auf der Aussenmembran basirt. Die dieser Seite gegenüberliegende Spitze ist körperlich gedacht natürlich eine Kante, die somit parallel zur Längsrinne verläuft (Fig. 12 und 13, *sb*). Bei *Cobboldia* weicht diese Gestalt insofern ab, dass die nach innen zu liegende Kante sich mehr abrundet und verbreitert (Fig. 14, *sb*). Bei *Gyrostigma sumatrense* schliesslich verdickt sich der Chitinbalken seitlich und bildet so quer geschnitten ein Rechteck, dessen längere Seite der Aussenmembran anliegt und dieser zur Stütze dient.

Diese vier Stützbalken gehen am Rande der Stigmenplatte in eine feste chitinöse Stützleiste (Fig. 13, *stl*) über, welche die Platte rings umgibt und ihr Festigkeit gewährt. Auch die inneren beiden Arkaden besitzen an ihrer Innenseite eine wenn auch schwächere Stütze in dem etwas verdickten Rande des schon erwähnten Mittelfeldes. Die Höhe der Stützbalken von der Aussenmembran nach innen zu ist bei *Gastrus equi* 0·09 mm, bei *Gyrostigma sumatrense* 0·12 mm, bei *Gyrostigma rhinocerotis bicornis* 0·08 mm, bei *Cobboldia* 0·1 mm im Durchschnitt.

Die Klammern. Um nun auf den weiteren Bau der Stigmenplatte einzugehen, greife ich aus den Arkaden irgend eine beliebige heraus, z. B. eine mittlere Arkade. Schon bei einer äusserlichen Betrachtung bemerkt man unter der Aussenmembran in bestimmten Abständen kleine, braune Querlinien (Fig. 2—6), die zu mannigfacher Deutung Anlass gegeben haben. Vielfach werden sie als Querleisten, dann auch als Chitinstäbchen (Krancher) erklärt. Brauer schreibt ihnen die Function zu, das Lumen der Arkade zu erhalten und nennt sie Chitinstege (Brauer, Nachträge zur Monographie der Oestriden, 1887). Betrachten wir zunächst auf diese Elemente eine Arkade des abdominalen Stigmas bei *Musca*. Hier haben die Chitinstege augenscheinlich die Form von Chitinstäbchen, die sicher als stützende Elemente functioniren, denn sie erstrecken sich quer durch das langgestreckte Stigmenloch und erhalten so das Lumen desselben.

Anders bei *Gastrus*. Hier ist absolut keine Ähnlichkeit mit Chitinstäbchen zu bemerken. Es sind vielmehr halbkreisähnlich gebogene solide Klammern (Fig. 12 und 16) aus einem äusserst festen, spröden und elastischen Chitin von brauner bis dunkelbrauner Färbung. Wie sollte aber eine gebogene Klammer als Stütze gegen seitliche, nach innen gerichtete Kräfte wirken können? Das wäre eine sehr unzweckmässige Verwendung mechanischer Principien. Während die Krafterleistung der Stäbchen, indem sie eben von aussen nach innen gerichteten Kräften entgegenwirken, nach aussen gerichtet ist, ist es bei den Klammern gerade umgekehrt. Hier soll nach aussen wirkenden Kräften entgegengearbeitet werden, die Richtung ihrer Kraft-

leistung ist also nach innen. Eine genaue Betrachtung der Arkaden, besonders auf dem Querschnitte, zeigt nun, dass bei *Gastrus equi* die Verhältnisse sich folgendermassen gestalten: Unterhalb des Stigmenspaltes in der ganzen Länge einer jeden Arkade liegt in einem Abstände von etwa $0.05-0.06\text{ mm}$ eine Anzahl von etwa 30 Stück Klammern, die quer zu dem Spalt gelagert sind, und deren Arme auf beiden Seiten des Stigmenspaltes auf der Aussenmembran inseriren, und zwar breit und fest mit dieser vereinigt und in der Richtung der Kraftwirkung stark verbreitert sind (Fig. 13 und 16).

Jetzt sieht man denn auch ihre Function klar und deutlich. Sie halten durch ihren mehr oder minder federnden Bogen oder Bügel die Ränder des Stigmenspaltes fest zusammen, so dass dieselben nicht über ein gewisses Maass von einander entfernt werden können. Die Zweckmässigkeit dieser Verhältnisse liegt vor Augen. Es würde, wenn es an einer verschliessenden mechanischen Einrichtung mangelte, schon bei einer geringen Biegung der Platte, was ja bei ihrem grossen Umfange leicht eintreten kann, sich ein bedeutendes Klaffen des Stigmenspaltes geltend machen, und sofort würden Flüssigkeitsmengen von dem die Platte umgebenden Mageninhalt in das Innere der Platte eindringen und so in die Luftwege gelangen. Dies würde aber die Platte selbst unbrauchbar machen und ihre Zweckmässigkeit sehr fraglich erscheinen lassen. Ihrer Form und Anzahl nach bieten die Klammern mannigfaltige Verschiedenheiten dar.

Gastrus equi. Bei dieser Species finden sich in jeder Arkade, die eine Länge von 1.75 mm besitzt, etwa 30 Stück. Die Breite dieser Klammern beträgt durchschnittlich 0.11 mm , ihre Höhe 0.05 mm . Die Enden der beiden Arme (Fig. 12 und Fig. 13) inseriren mit ihrer Innenseite dicht am Stigmenspalt, mit ihrer Aussenseite neigen sie sich etwas nach unten und basiren auf den Ausläufern der Stützbalken (Fig. 12). Dies ist ihre breiteste Stelle; nach unten zu verengen sie sich allmähig, sich gegen einander zuwendend, und vereinigen sich schliesslich senkrecht unter dem Stigmenspalte zu einem rhombischen Täfelchen (Fig. 16, *rh*; Fig. 12, *fb*), das von der Seite betrachtet, wie in Fig. 12, als Verschmälerung der Arme erscheint. Da man in dieser Ansicht durch die Fläche des

Täfelchens blickt, so sieht man dasselbe in dunklerer Färbung. In dieser Lage erkennt man auch mehr seine Function als federnder Bügel. Von oben betrachtet, entweder direct auf die Stigmenplatte, indem man es durch richtiges Einstellen mit der Mikrometerschraube deutlich durch die Aussenmembran hindurch erkennen kann, oder an Flächenschnitten durch die ganze Platte sieht man es in seiner wahren Gestalt. Auf diese Weise sieht man auch die Form der Arme selbst im Querschnitt, es ist eine nicht zu dünne Spindelform. Kurz vor der Vereinigung zu den Täfelchen bilden die Arme einen geschwungenen Vorsprung nach innen. Dieser Vorsprung ist meist glatt, zuweilen aber in eine feine Spitze ausgezogen. Die Klammer umschliesst so mit ihren Armen eine herzförmige Öffnung. Fig. 16 zeigt eine solche Klammer schräg von oben gesehen.

Gastrus haemorrhoidalis. Diese Form besitzt in jeder etwa 1·6 mm langen Arkade ungefähr 20 Klammern, die in einem Abstände von 0·07—0·08 mm voneinander aufgestellt sind. Sie bilden einen etwas engeren Bogen, als bei *Gastrus equi*, und zwar besitzen sie eine Breite von etwa 0·09 mm und ersetzen so dadurch und durch eine etwas grössere Stärke die geringe Anzahl.

Gyrostigma sumatrense. Die sich hier geltend machende Verlängerung der Arkaden (Fig. 4) bis auf 5·6 mm macht schon eine grössere Anzahl (140) von Klammern in jeder, in Abständen von 0·04 mm voneinander, nöthig (Fig. 17). Sie sind denen der Gattung *Gastrus* sehr ähnlich, besitzen eine Breite von 0·1 mm und eine Höhe von 0·04 mm und weichen von ihnen morphologisch nur insofern ab, als die rhombischen Täfelchen des Bügels an ihren beiden Spitzen sich seitlich in feine Chitinfäden ausziehen, die in die Spitzen der nächsten Klammern übergehen (Fig. 17, *chf*). So hängen also sämmtliche Klammern durch diese Chitinfäden an den rhombischen Täfelchen zusammen. Das Chitin, aus dem sie bestehen, ist spröder, fester und dunkler als bei denen der *Gastrus*-Arten.

Gyrostigma rhinocerontis bicornis. Die ausserordentliche Verlängerung der Arkaden bis auf 13 mm (Fig. 5), die ja schon die merkwürdige, mäandrisch zusammengeschlungene Figur

veranlasste, erhöht die Anzahl der Klammern zu der stattlichen Menge von durchschnittlich 370 Stück, die sich auf die ganze Länge einer Arkade ziemlich gleichmässig in Abständen von 0.035 mm vertheilen. Ihre Breite beträgt 0.075 mm , ihre Höhe 0.03 mm . Eine wesentliche Modification macht sich im Bau des Bügels (Fig. 18 und 19, *bg*) bemerkbar, indem sich nämlich keine Verbreiterung in ein rhombisches Täfelchen vorfindet; die beiden Arme gehen vielmehr gleichmässig im Bogen ineinander über, wie es sich von der Seite in Fig. 19 zeigt. Diese Vorrichtung beschränkt die Möglichkeit einer schwachen federnden Biegung der Klammern bis auf ein äusserst geringes Maass und veranlasst, in Verbindung mit einer noch grösseren Härte, Sprödigkeit und Verdunklung des Chitins, eine ganz bedeutend erhöhte Starrheit, die sich gerade bei dieser umfangreichen Platte als besonders zweckmässig erweisen dürfte.

Cobboldia elephantis. Scheinbar wesentlich anders bieten sich diese Verhältnisse bei der Form aus dem indischen Elephanten dar, doch ist eine genetische Übereinstimmung bei genauerem Betrachten nicht zu verkennen und eine Deutung als Modification des Typus ist ohne Schwierigkeit möglich. Das Auffallendste ist zunächst, dass immer nur ein halber Bogen vorhanden ist. Diese Halbbögen oder Halbkammern (Fig. 14, *hb*) stehen auf jeder Seite eines Arkadenspalt in einer Anzahl von etwa 30 Stück, die einen Zwischenraum von ungefähr 0.04 mm zwischen sich lassen. Ihre Höhe ist ziemlich bedeutend, und zwar 0.12 mm . Alternirend zu diesen finden sich gegenüber eine gleiche Anzahl, jeder Halbbogen steht gerade in der Mitte vom Zwischenraum zwischen zweien der anderen Seite. Diese Halbbögen verjüngen sich nach unten zu gleichmässig und endigen in einem Chitinstrang (Fig. 14, *cs*), der alle Enden miteinander verbindet, indem er, in Zickzacklinie senkrecht unter dem Arkadenspalt von einem Halbbogen zum anderen gehend, die ganze Länge der Arkade durchläuft. Im Querschnitte zeigt dieser Strang eine ovale Form (Fig. 14). Es fragt sich nun, wo die anderen Hälften der Klammern geblieben sind. Sind die anderen Hälften etwa verschoben oder sind sie verkümmert? Beobachtet man nun die einem Halbbogen gegenüberliegende Stelle genau, an der die andere

Hälfte vorhanden sein müsste, so findet man denn in der That kleine, braune, chitinöse Vorsprünge, die zuweilen auch grössere Zacken bilden, mit Fortsätzen nach unten. Dies sind die Rudimente der anderen Klammerhälften (Fig. 15, *rhb*). Dass sie es wirklich sind, kann man daraus zur Genüge ersehen, dass sie sich ausnahmsweise zu vollkommenen Halbbögen entwickeln können, die sich dann unten beide zu ganzen Klammern vereinigen, ja es bildet sich sogar an dieser Stelle im Chitinstrang jene Verbreiterung zu einem rhombischen Täfelchen. Eine solche Stelle ist schematisch in einem Aufblicke schräg von oben in Fig. 15, *k* abgebildet. Unter den normalen Halbbögen findet sich eine solche Ausnahme, die nun wieder den Typus der übrigen Formen repräsentirt. Im entgegengesetzten Sinne findet es sich auch, und zwar nicht selten, dass die Rudimente gänzlich verschwinden. Diese Halbbögen, gewöhnlich aus einem helleren Chitin bestehend, das höchstens am oberen Ende dunkler wird, besitzen eine Höhe von 0.12 mm . Der Zwischenraum von dem äussersten Punkte der Insertionsstelle bis zu einem Rudiment oder, was dasselbe ist, die Breite einer der ausnahmsweise sich findenden Klammern beträgt 0.15 mm .

Bei dem zweiten Stadium werden durchgängig ganz ähnliche Verhältnisse sein. Dieses Stadium hat bekanntlich nur zwei Arkaden auf jeder Seite. Allem Anscheine nach dürfte die Anzahl der Klammern in einer jeden Arkade derjenigen bei der erwachsenen Larve gleich sein, wenigstens ist dies bei den beiden im zweiten Stadium untersuchten Formen bei *Gastrus equi* und *haemorrhoidalis* der Fall. Die Breite der Klammern beträgt hier 0.04 mm , ihr Abstand von einander 0.03 mm (Fig. 6).

Nachdem die Gleichartigkeit dieser Organe festgestellt worden ist, soll nun zunächst die innerste Wand der Stigmenplatte unter den Arkaden einer eingehenden Untersuchung unterworfen werden.

Das spongiöse Chitingerüst (Stützwerk). Die nach unten gerichtete Kante der Stützbalken sowohl, wie die Ränder der die Platte umringenden Stützleiste, als auch die stützenden Ränder der das Mittelfeld bildenden Platte sind dicht mit einem

spongiösen Chitinwerke besetzt, das bei den verschiedenen Arten eine verschiedene Ausbildung und Mächtigkeit hat. Am einfachsten ist es bei *Cobboldia* (Fig. 14, *sp*). Es sind kleine Chitinbäumchen von einer Höhe von 0·04 mm. Sie entspringen alle der am meisten nach innen zu gelegenen Chitinschicht der Platte. Es ist eine sehr dünne, unfärbbare Schicht. Von ihr aus erheben sich lange Pfeiler, die eine grosse Anzahl von Ästen abgeben. Dieselben vereinigen sich theilweise mit den Ästen der benachbarten Chitinbäumchen, theilweise endigen sie in kleine Verdickungen (diese Verdickungen sind jedoch nicht zu verwechseln mit den bei abgeschnittenen Ästen erscheinenden Verdickungen; dies sind nur optische Erscheinungen). Ihre Farbe ist durchwegs die bräunlichgelbe Chitinfärbung.

Die übrigen Arten haben in dieser Beziehung eine ziemliche Ähnlichkeit; aus diesem Grunde sollen die Verhältnisse dieses spongiösen Chitingerüsts bei *Gastrus* klargelegt werden, wo sich die schönste und deutlichste Ausbildung vorfindet. Von der Kante eines Stützbalkens erheben sich starke Chitinpfeiler, Stützpfeiler (Fig. 12, *chp*), in grösserer Anzahl. Im Ausgangspunkte stehen sie zunächst senkrecht auf ihrer Basis, biegen sich aber bald nach der Innenseite der Platte, um kurz darauf sich wieder der Aussenseite in ihrer Biegung zuzuwenden. Im Ganzen entfernen sich jedoch die Pfeiler immer mehr von der Aussenseite der Platte und endigen schliesslich dicht in der Nähe der Endigung des gegenüberliegenden Pfeilers, der auf dem benachbarten Stützbalken basirt. In ähnlicher Weise stehen so im Ganzen meist vier solcher Pfeiler sich auf dem Querschnitte gegenüber. Die übrigen Pfeiler endigen an der Innenfläche der Platte, ohne sich in ihren Endpunkten nahezutreten, doch correspondirt ihre gegenseitige Lage so, dass sie im Sinne ihres Bogens auf einander zustreben und man leicht das fehlende Stück des Bogens zu ergänzen in der Lage ist. Die Endigungen der sich treffenden Pfeiler sind kleine Bälkchen, die sich gegenseitig stützen. Ebenso sind die Pfeiler unter sich durch Querbälkchen (Fig. 12, *qb*) gestützt, die meist senkrecht zu diesen stehen. Ist dies nicht der Fall, so gabeln sich diese Querbälkchen einfach oder mehrfach, unter-

einander wieder Verbindungen eingehend; in letzter Linie lassen sich jedoch alle mit Hilfe des Parallelogramms der Kräfte zu einfachen Querbalken vereinigen, die dann alle senkrecht zu den Pfeilern stünden. Dicht hinter dieser Lage von Pfeilern befindet sich wieder eine solche Lage, dieser völlig ähnlich, und so fort durch die ganze Arkade hindurch. Alle diese Lagen sind wieder durch kleine Querbälkchen zwischen sich gegeneinander gestützt.

An jenen Stellen, wo sich nun eine Klammer über dem spongiösen Chitingerüste befindet, hängt von der äusseren Kante derselben eine äusserst dünne, fast farblose, unfärbbare oder höchstens nur schwach färbbare Chitinlamelle (Fig. 12, *chl*) herab. Unter dem rhombischen Täfelchen der Klammer verschmälert sie sich zu einem wenig breiten, verbindenden Bande, so dass im Wesentlichen zwei Lappen entstehen. Mit ihren Aussenrändern inseriren diese Lappen auf den Stützbalken, ihre unteren Ränder gehen in ein spongiöses Netz von feinen Chitinfäden (Fig. 12, *n*) über, das von dem Bälkchensystem des spongiösen Chitingerüsts lamellenartig ausgeht. Diese Chitinlamelle ist jedenfalls die Veranlassung zur Annahme von Kiemenbläschen seitens Schröder van der Kolk's gewesen. Nicht vorhanden ist diese Lamelle bei *Cobboldia*, stets jedoch ist sie bei *Gastrus* und *Gyrostigma sumatrense* und in viel stärkerem Maasse bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* entwickelt, wo sie sich in Form eines fast gleichbreiten Bandes zwischen den beiden Stützbalken erstreckt, ohne eine Verschmälerung unterhalb des rhombischen Täfelchens zu erfahren, indem sich der Mitteltheil der Lamelle nicht spongiös wie bei *Gastrus* entwickelt. Zu dieser Entwicklung werden diese Bänder noch die Function des Zusammenhaltens neben den Klammern übernehmen, darauf weisen auch feine Linien und Erhebungen in der Richtung des Bandes hin.

Das System der Chitinpfeiler mit ihren Querbälkchen bietet bei *Gyrostigma* viel Übereinstimmung dar. Die Pfeiler sind bedeutend stärker entwickelt, bei *Gyrostigma sumatrense* ist ihre Anzahl im Querschnitte auch grösser, da ja hier die basale Fläche des Stützbalkens stark verbreitert ist, und zwar bis zu einer Breite von 0.09 mm.

Was hat nun aber dieses complicirte System von Pfeilern und Bälkchen functionell für eine Bedeutung? Vereinigen wir zunächst einmal alle die Querbälkchen, die sich gabeln, zu ihren Resultanten und verschieben sie so, dass die einzelnen Stückchen sich zu Linien verbinden lassen, so erhalten wir ein System von zwei Curvenschaaren, von denen alle Curven in ihren gemeinsamen Punkten sich einander senkrecht schneiden. Bekanntlich nennt man nun Curvenschaaren, die sich unter irgend einem gegebenen Winkel schneiden, Trajectorien und alle Kraftlinien sind ebenfalls Trajectorien, und zwar Trajectorien im engeren Sinne, da sie sich rechtwinklig schneiden. Unser Querschnitt Fig. 12 zeigt nun auch schon ohne jene Vereinigung der gegabelten Querbälkchen eine auffallende Ähnlichkeit mit solchen Trajectorien, und dies bestärkt die Vermuthung und lässt es unzweifelhaft erscheinen, dass hier ein den mechanischen Principien in weitgehendem Maasse angepasster Organisationspunkt vorliegt. Für das Individuum würde das in diesem Falle gleichbedeutend mit einer sehr zweckmässigen und ausserordentlichen Materialersparniss sein.

Die Wirkungsweise dieser Einrichtung wäre demnach folgendermassen zu erklären: Die ganze Chitinplatte der äusseren Plattenschicht, die an ihren Spalten fest durch die Klammern zusammengehalten wird, ist die Basis für die Pfeilerbögen, die man mit Brückenbögen vergleichen kann. An ihr sitzen sie frei, in den hinter der Stigmenplatte gelegenen Luftraum hineinragend. Bei der Brücke steht die von aussen kommende zu überwindende Kraft senkrecht nach den Bogenwölbungen zu; die Richtung der Kraftleistung ist also entgegengesetzt, senkrecht von den Bogenwölbungen weg nach aussen. Ähnlich ist es bei unserer Stigmenplatte. Würde sie so gebogen, dass sie in der Richtung der Körperaxe nach hinten (also nach aussen) sich wölbt, würden also so gerichtete Kräfte parallel zur Körperaxe auf sie einwirken (z. B. würde ein seitlicher Druck auf das Hinterende der Larve solche Krafrichtungen auslösen, ebenfalls eine durch Muskelthätigkeit bewirkte Verengerung des letzten Körpersegmentes), so ständen diese senkrecht auf den Wölbungen unseres Bogensystems der Chitinpfeiler. Diese wirken nun in gleicher Weise, wie es die

Brückenbogen thun, einer ihrer Länge, Stärke, Biegung und Anzahl entsprechenden Kraft entgegen. Die Wirkungsweise ihrer Kraftleistung ist also bei nicht zu starkem Druck aufhebend oder vermindern. Sie wird noch erhöht durch die Beschaffenheit des Chitins, aus dem das Stützwerk besteht. Es ist eine sehr biegsame und zähe Modification des Chitins von bräunlichgelber Farbe. In Folge dieser Elasticität der Substanz kann man auch annehmen, dass das spongiöse Chitingerüst auch einen Druck nach innen zu bis zu einem gewissen Grade überwinden können, doch findet sich noch eine specifisch dieser Function angepasste Einrichtung, auf die ich bei Behandlung des »spongiösen Ringes« zu sprechen komme.

Nun bliebe bloss noch übrig, einen Versuch zu finden, um nachzuweisen, dass aus geraden Linien wirklich jene Curven entstehen können. Ihre einfachste Form repräsentirte sich in *Cobboldia*; hier waren es gerade Pfeiler (Fig. 14), die sich nach allen Richtungen senkrecht zur Basalfläche, der Oberfläche des Stützbalkens, anordnen. Ähnlich wird es in der ursprünglichen Bildungsform bei der Gattung *Gastrus* gewesen sein, denn ihre Arten bilden in dieser Hinsicht einen phyllogenetisch höheren Entwicklungsgrad als die Arten von *Cobboldia*. Zum Zwecke dieses Versuches wurde eine Lamelle von Plastilin (oder auch Thon) zwischen zwei Glastäfelchen gespannt. Von zwei sich gegenüberliegenden Punkten der Glastafeln wurden gerade Linien in die weiche Masse gefurcht, die bis zu den Schnittpunkten mit den gegenüber in entsprechenden Richtungen ausgehenden Geraden verlängert wurden. Nun sollten Kräfte angewendet werden, die senkrecht auf die entstandenen Spitzen einwirkten. Diese Kräfte würden sich, da die Basis der Lamelle fest und unveränderlich gedacht werden muss, in seitlich wirkende Kräfte auflösen. Man dreht also die beiden Platten um die Endpunkte der festen Basis nach aussen in der Weise, dass die plastische Lamelle oben angezogen und gedehnt wird, und in der That, es entstehen ganz ähnliche Curven, wie sie von dem spongiösen Chitingerüste her bekannt sind.

Wie schon aus der morphologischen Erklärung hervorgeht, befindet sich also unter dem Arkadenspalt ein langgestreckter Luftraum, der durch die von den Klammern herab-

hängenden Lamellen in partiell abgeschlossene Fächer geteilt wird. Diese communiciren miteinander durch die in der Mitte der Lamellen befindlichen Chitinnetze, sowie durch die zwischen den Armen der Klammern befindlichen Öffnungen; nach innen stehen sie ferner durch das spongiöse Chitingerüst mit der Luftkammer in Verbindung, durch welches die Luft in das Körperinnere einzudringen vermag.

Das Mittelfeld. Zwischen den Arkaden und von ihnen eingeschlossen, liegt in der Mitte der Stigmenplatte das länglich ovale Mittelfeld (Fig. 3—5, *m*) von farblosem, färbbarem Chitin. Die Pfeiler mit ihren Balken werden auf der Innenseite nach der Mitte zu immer kleiner und verkümmert, bis schliesslich kleine Erhebungen mit merkwürdigen Auswüchsen und knopfartigen Verdickungen übrig bleiben (Fig. 20). Auf der Aussenseite ist die Oberfläche glatt. Im Mittelpunkt der Innenseite erhebt sich ein kegelförmiger Centralhöcker (Fig. 1, *c*); auch auf der Aussenfläche findet sich an dieser Stelle eine kleine Erhebung. Dieser Höcker ist nach De Meijere der zusammengedrückte und überwucherte Rest des primitiven Stigmenloches vom ersten Stadium, dessen Deutung durch Schröder van der Kolk und Andere schon im geschichtlichen Überblick berücksichtigt wurde. Auf der Mitte des Höckers findet sich auch noch im dritten Stadium eine kraterartige Vertiefung.

Der Ring.

In der Luftkammer nun, dicht hinter der Stigmenplatte selbst, befindet sich der schon mehrfach erwähnte Ring (Fig. 1 und Fig. 13, *r*), ähnlich wie das spongiöse Chitingerüst der Platte gänzlich aus ebensolchen Chitinpfeilern und Bälkchen zusammengesetzt. Er läuft in zwei Hälften rings um die Stigmenplatte herum und bildet in der Medianlinie ventral und dorsal bei der Berührung der Enden der beiden Hälften je einen langen, spitzen Zapfen (Fig. 3—6). Diese Zapfen sitzen in ihrer ganzen Länge dem Mittelfelde auf und stützen dieses. Der ventrale erreicht eine grössere Länge als der dorsale, beide nähern sich bis auf einen geringen Zwischenraum, in welchem der Centralhöcker des Mittelfeldes gelegen ist. Die Form und Lage des Ringes macht man sich am besten auf einem Quer-

schnitte durch den Ring, also z. B. auf einem Frontalschnitte durch das Thier klar (Fig. 13, *r*). Der Querschnitt ist am geeignetsten mit einem rechtwinkligen, ungleichschenkeligen Dreiecke zu vergleichen. Die kurze Kathete basirt auf der Wand der Luftkammer, die mehr als noch einmal so lange zweite Kathete liegt, parallel zur Innenseite der Stigmenplatte, dieser dicht an, die Hypothenuse endlich wendet sich der nach dem vorderen Körpertheile zu liegenden Luftkammer zu. Die Chitinpfeiler stehen wieder senkrecht auf der Basis und wenden sich mit geringeren Biegungen der Hypothenuse zu, wo sie gabelig enden. Der nach der Stigmenplatte zu gelegene erste Chitinpfeiler erstreckt sich in der ganzen Länge der langen Kathete bis zur Spitze, also körperlich gedacht bis zum Innenrande des Ringes. Er ist zugleich der stärkste von allen. Die nachfolgenden nehmen sowohl an Länge, als auch an Stärke immer mehr ab und wenden sich immer mehr der Luftkammer zu. Bei *Cobboldia* fehlt der Ring fast ganz. Die Zapfen zeigen im Querschnitte wunderschöne Bogencurven, ähnlich wie zwischen den Stützbalken der Stigmenplatte, doch sind die Bogen gerade umgekehrt. Auf ihren Wölbungen ruht die Platte, wird also durch sie verhindert, nach innen eingebogen zu werden, ihre Kraftleistung wirkt somit in entgegengesetzter Richtung, und zwar nach aussen. In gleicher Weise ist denn auch die mechanische Function des Ringes selbst zu denken. Er bietet der Platte eine breite, stützende Fläche dar, die selbst spongiös ist, also einen Gasaustausch nicht verhindern kann. Die Richtung der entgegenwirkenden Kräfte beider Mechanismen ist somit nach aussen zu, sie verhindern eine Biegung der Patte nach innen mit einer bedeutenden Materialersparniss. Es bietet sich hier eine Zweckmässigkeit der Organisation der Beobachtung dar, wie sie bei ihrer Einfachheit schöner und zweckentsprechender kaum gefunden werden kann. Über eine weitere Function aller dieser spongiösen Gebilde soll bei der Behandlung der Vorderstigmen gesprochen werden.

Die Luftkammer.

Die Wandungen der schon aus einem früheren Abschnitte bekannten Luftkammer sind sehr einfach gebaut. Sie werden

durchzogen von dünnen, parallelen Chitinleisten, die aus einer Verdickung der Chitinspiralen der Tracheen hervorgegangen sind, die Luftkammer ist gewissermassen eine sehr erweiterte Trachee. Die meist gelben bis bräunlichgelben Chitinfäden gehen allmählig in die farblosen Chitinspiralen über und besitzen dieselbe Lagerung und Form.

Die Ringfurche.

Es soll nun auf den Bau der dicht um die Stigmenplatte gelegenen Ringfurche (Fig. 1 und 13, *rf*) eingegangen werden. Sie faltet sich ziemlich eng zusammen und besitzt an ihrer Aussenfläche zahlreiche Härchen und stäbchenförmige Erhebungen, die an einigen Stellen mit feinen Härchen besetzt sind (Fig. 13, *h*). Es zeigt sich hier eine mit dem spongiösen Chitingerüste der Platte und des Ringes genetisch parallele Erscheinung, auf die später noch eingegangen werden soll.

An der äusseren Kante der Ringfurche inseriren nun auch die Plattenmuskeln (Fig. 1 und 13, *pm*) in der bekannten Weise, dass sich die Faserschicht zu einer langen Sehne auszieht, die Hypodermiszellen indessen sich weit in den Muskel hineinziehen und mit diesem verschmelzen. Umgeben wird jeder Muskel von einem oft sehr weiten Sarcolemmasack, innerhalb dessen die Muskelkerne verstreut liegen. Die Plattenmuskeln stehen im Kreise um die Stigmenplatte auf dem Rande dieser Furche ziemlich gleichmässig vertheilt in einer Anzahl von etwa 45—50 Stück und endigen am Einschnitte zwischen diesem Endsegment und dem vorhergehenden zehnten Leibessegment. Sie wirken in der Weise, dass sie in Verbindung mit den Längsmuskeln der nächsten Leibesringe die Stigmenplatte in den Körper hineinziehen können. In Folge dieser Manipulation bildet die innere und die äussere Stigmenfalte, also die letzten Körpersegmente, eine starke Wulst, die sich durch den Druck der in ihr enthaltenen Blutflüssigkeit und einiger der später behandelten Tracheenzellen über der Stigmenplatte schliesst. Ein Nachlassen der Muskelfunction öffnet sofort die Falten wieder.

Genese des gesamten hinteren Stigmenapparates.

Wie aus den Abschnitten über den Bau der äusseren Körperhaut und der Tracheenwandungen hervorgeht, haben beide sehr viel Ähnlichkeit, und die einzelnen Schichten lassen sich auf einander zurückführen. So entsprechen sich Hypodermis und Matrix, die Faserschicht α über der Hypodermis der Faserschicht α der Trachea. So lässt auch die äussere Cuticularschicht b mit der den Spiralfaden führenden Chitinschicht β einen Vergleich zu, obgleich die grosse Variabilität dieser Schicht einen weitgehenden Polymorphismus verursacht hat.

Die Chitinschicht β .

Verfolgt man von den Tracheenmündungen in die Luftkammer diese den Spiralfaden enthaltende Schicht, so sieht man diesen, wie schon angeführt, sich stark verdicken; ebenso verdickt sich die Grenzmembran etwas, welche die Wand nach dem Lumen der Luftkammer abschliesst und als derselben Schicht angehörig betrachtet wird. Nach der Übergangsstelle zum spongiösen Ring zu verändern sich die Spiralfäden eigenthümlich. Sie werden immer dünner und höher, theilen sich an ihrer Spitze, zerreißen und zerspalten, so dass schliesslich kleine Chitinstäbchen entstehen, die, je weiter man sich dem Ringe nähert, immer höher werden und sich selbst wieder theilen, indem sie Äste abgeben (Fig. 13, *ii*). So sind es endlich unsere Pfeiler und ihre Querbälkchen geworden, und man sieht eben, dass dieselben genetisch dem Spiralfaden entsprechen. Diesen Übergang findet man an verschiedenen Stellen und bei verschiedenen Formen in mannigfacher Weise modificirt. Reste der jedenfalls zerreisenden Grenzmembran finden sich dem Augenschein nach hier und da über das spongiöse Chitingerüst weg verstreut. Die Pfeiler basiren auf einer dünnen Schicht von derselben gelblichen Farbe, welche ebenfalls der Schicht β angehört. In gleicher Weise geht nun diese Schicht in die Stigmenplatte über, bildet hier das spongiöse Chitingerüst, ebenfalls mit einer dünnen Basis versehen. Diese Basis überkleidet sodann die ganze Innenwand der Platte, auch an den Stellen, wo sich kein spongiöses Chitin befindet, überzieht also die

Stützbalken nach den Stigmenspalten zu, an deren Rändern sie endigt und bildet die Klammern und die von diesen herabhängenden Querlamellen. Alle diese Verhältnisse sind bei entsprechenden Färbungen, z. B. mit Bleu de Lyon und Paracarminnachfärbung, aber auch schon mit Färbung durch Säurecarmin u. s. w. deutlich erkennbar. Ferner überzieht die Schicht β die Innenmembran des Mittelfeldes, wo auch die verkümmerten Chitinbäumchen (Fig. 20), die schon behandelt wurden, ihr zuzuschreiben sind. An Fig. 12 und 13 sieht man die Lagerungsverhältnisse dieser Schicht bei *Gastrus equi* am deutlichsten.

Die Chitinschicht *b*.

Die von der Aussenseite des Körpers herkommende äussere Cuticularschicht zieht sich über die Aussenfalte und Innenfalte immer dünner werdend weg, um sich vor dem Stigma einzustülpen und die Ringfurche (Fig. 1 und 13, *rf*) zu bilden. Hier haben wir eine parallele Erscheinung zu dem spongiösen Chitingerüst der Innenfläche der Platte und des Ringes, indem sich hier die schon beschriebenen Härchen, Stäbchen und Stäbchen mit Härchen besetzt finden (Fig. 13, *h*). Was sie für eine Bedeutung haben, ist nicht ersichtlich, vielleicht dass sie das Lumen der Falte einigermaßen erhalten helfen, doch sind sie um so interessanter und wichtiger für den Beweis der Übereinstimmung der Schichten *b* und β . Von dieser Furche aus zieht sich nun diese Schicht weiter über die Stigmenplatte und bildet die Aussenmembran. Die Stigmenspalten mit den Härchen sind also Bildungen dieser Schicht.

Die beiden Faserschichten α und *a*.

Die in den Tracheenwänden verhältnissmässig dünne Faserschicht α verdickt sich immer mehr, je mehr sie sich der Platte nähert. Schon unter dem Ring ist sie meist ziemlich mächtig. Sie vereinigt sich am Rande der Stigmenplatte mit der von aussen kommenden Schicht *a*. Beide Schichten dringen in den Stützbalken vor, zwischen sich im Innern jedes Balkens einen Raum lassend (der mit Epithelien ausgekleidet ist; vergl. nächsten Abschnitt). Eine dünne Lamelle dringt bis nahe an den Stigmenspalt vor, parallel zu diesem sich abgrenzend.

Schliesslich enthalten noch die Chitinpfeiler des spongiösen Stützwerkes feine Züge einer färbbaren Chitinart in sich. Bekanntlich ist nun die Faserschicht färbbar und es ist sehr wahrscheinlich, dass diese färbbaren Züge im Innern der Stützpfeiler der Faserschicht angehören. Diese Erklärung gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass bei den complicirteren Verhältnissen am Vorderstigma, die später speciell behandelt werden, thatsächlich die Faserschicht deutlich nachweisbar ist. Das ganze Innere des Mittelfeldes wird schliesslich ebenfalls von diesen zwei Schichten gebildet.

Die Epithelien (Matrix, Hypodermis).

Die von den Tracheen kommende Matrix verdickt sich unter dem Ring mächtig, besonders bei *Gyrostigma sumatrense*, wo sich auch eine bedeutende Ansammlung von Spongio-plasma zeigt. Bei dieser Art findet sich auch unter dem Ring die Basalmembran am meisten entwickelt. Sie ist hier verhältnissmässig dick, ohne Structur und stark lichtbrechend und gibt so ganz das Bild einer chitinösen Cuticula. An der Platte nähert sich die Matrix der Hypodermis, einen engen, mit Blutflüssigkeit angefüllten Raum zwischen sich lassend. So dringen beide Schichten auch in die Stützbalken ein, wo sie sich an ihren Rändern vereinigen und so eine einzige Schicht bilden (Fig. 12—14). Der im Innern dieser Schicht mit Blutflüssigkeit angefüllte Raum (Fig. 12—14) wird immer enger und enger, je weiter man vom Rand des Stigmas ins Innere der Stützbalken vorschreitet, bis schliesslich die beiden Innenflächen der Zellschichten sich berühren. Ganz im Innern verschwinden auch diese Zellen, und es scheinen sich bis hierher nur plasmatische Fortsätze derselben zu erstrecken, also gewissermassen modificirte Porencanälchen. Ob ähnliche Porencanälchen mit Zellfortsätzen auch in die Stützpfeiler hineinführen, ist am Hinterstigma nicht möglich gewesen, mit Sicherheit zu constatiren. Dies gelang jedoch völlig bei ähnlichen Gebilden am Vorderstigma. Auch in das Mittelfeld setzt sich ein Stück weit eine Lamelle von Zellen fort. Bei *Cobboldia* ist der von der Blutflüssigkeit durchspülte Canal, der sich in jeden Stützbalken hinein erstreckt, sehr weit; im Übrigen variirt er wenig.

Wie wäre nun die Bildung dieser so complicirten Verhältnisse zu verstehen? Durch eine sehr verschiedene und ungleiche Ausbildung der Mächtigkeit der einzelnen Schichten werden unregelmässige Zug- und Druckwirkungen ausgelöst. Es entstehen so Wellen und Faltungen. Unsere Stigmenplatte besteht der vorangehenden Untersuchung zufolge im Wesentlichen aus sechs Schichten. Es sind betheiligt:

- I. Die äussere Cuticularschicht,
- II. die äussere Faserschicht,
- III. die Hypodermis,
- IV. die Matrix,
- V. die innere Faserschicht,
- VI. die den Spiralfaden führende, stark metamorphosirte Schicht.

Die beiden Faserschichten entwickeln sich zunächst in grösserer Ausdehnung, eine Folge ist: die Zellschichten reissen. Ein Überwiegen der Flächengrösse der Schicht V veranlasst eine Faltung nach innen (Fig. 12) und die bedeutende Ausdehnung der Schicht VI eine starke Faltung nach aussen. Alle Schichten reissen schliesslich am Spalt ausser Schicht VI, die noch an einigen Stellen ihren Zusammenhang bewahrt. Dieser Zusammenhang wird durch die Bügel der Klammern gebildet. Nun erklärt sich auch die morphologische Verschiedenheit der Klammern bei den einzelnen Formen. *Gyrostigma sumatrense* erhielt sich noch den verbindenden Chitinfaden zwischen den Bügeln (rhombischen Täfelchen, Fig. 17, *chf*), bei *Cobboldia* bildeten die Reissungen einen noch mehr an eine Fläche erinnernden Bügelcomplex (Fig. 14 und 15). Im Innern formte die Schicht VI durch die entstandenen Zugverhältnisse eine spongiöse Zerreissung und Ausziehung in Fäden (Pfeiler und Bälkchen), deren Bildung ebenfalls durch den Versuch mit der Plastilinlamelle versinnlicht werden kann. So sind auch die Längsrinnen in der Aussenmembran, also in der Cuticularschicht I Producte dieser Faltungen.

Da beim zweiten Stadium die Organisation ganz ähnlich ist, soll an dieser Stelle nicht weiter auf dasselbe eingegangen werden.

Der vordere Stigmenapparat.

Viel complicirter gebaut und der Untersuchung ganz bedeutende Schwierigkeiten entgegensetzend ist das Vorderstigma. Bei der ausserordentlichen Kleinheit (der gesammte Apparat mit Luftsack hat z. B. bei *Gastrus equi* eine Länge von 1 *mm*) und der dichten Verhüllung in dicke Chitinhäute ist es äusserst schwierig, sich eine klare Vorstellung von seinem Bau anzueignen, und dies ist auch der Grund, dass hierüber so gut wie nichts bekannt ist. Da eine Orientirung auf Schnitten nach vielen missglückten Versuchen nicht möglich war, so blieb nichts übrig, als den Apparat von seinen dicken Chitinhüllen zu befreien, was bei der Kleinheit des Organes sehr schwierig zu bewerkstelligen war, aber doch endlich mit Hilfe von Präparirnadeln gelang. Nun konnte das Stigma in Glycerin oder in Canadabalsam von allen Seiten hinlänglich unter dem Mikroskop betrachtet und gewendet werden. Der feinste Bau musste natürlich auf Längs- und Querschnitten untersucht werden. Es machten sich dabei sowohl Schnitte von einer Dicke von 20—25 μ , als auch solche von 2 μ nothwendig, wovon die dünnsten für Untersuchung gewisser Verhältnisse gerade ausreichten. Der Versuch, Schnitte von 1 μ Dicke darzustellen, gelang nicht.

Da die Gattung *Gastrus* nahezu eine Mittelform in der Entwicklung des vorderen Stigmenapparates bildet, will ich zunächst ein Vorderstigma von *Gastrus equi* (Fig. 26) vornehmen. Der Stigmenapparat zerfällt schon bei oberflächlicher Betrachtung in zwei Theile, in einen länglichen braunen Körper, der bei dieser Form die Länge von 1 *mm* hat und den darüber nach aussen führenden Trichter (Fig. 26, *tri*). Der braune Körper stellt einen festen chitinösen Luftsack dar, den man in drei Theile zerlegen kann. Dem Tracheenende sitzt zunächst der Stiel (Fig. 26, *sl*) auf, von einer Länge von 0·3 *mm*. Hieran schliesst sich eine kurze Verengerung, der Hals (Fig. 26, *hs*), diesem folgt der Kopf (Fig. 26, *k*). Der Durchmesser des Halses beträgt 0·13 *mm*, der übrigen beiden Stücke 0·22 *mm*. Auf dem Kopf befinden sich nach vorn zu gerichtet vier hufeisenförmige Wülste, die Stigmenwülste, von denen zwei auf

einer seitlichen Ansicht eines Vorderstigmas in Fig. 26 zu sehen sind. Wie hier zu bemerken ist, sind die Bogen der Wülste nach vorn nach dem Larvenkopf zu gerichtet, die Hörner der Bogen nach hinten. Die beiden oberen Wülste sind länger als die unteren, und ihr unteres, nach hinten gerichtetes Horn theilt sich kurz vor dem Ende durch eine schwache Spaltung. Auf jedem dieser Wülste ist eine gewisse Anzahl von Stigmenlöchern (Fig. 26 und 27, *stl*) nicht ganz regelmässig vertheilt, auf einer oberen etwa 20 Stück, auf einer unteren etwas weniger. Es mögen so etwa 70 bis 80 solcher Löcher auf ein Vorderstigma vertheilt sein. Ihr Durchmesser ist äusserst gering, er beträgt etwa 0.005 mm . Sie führen durch einen complicirten Stützapparat direct in das Lumen des Luftsackes, es communicirt somit die Trachea durch dieselben mit der Aussenwelt.

Der Trichter.

Seine Länge und Weite ist sehr verschieden. Er ist stets eine Einstülpung der äusseren Körperhaut und wird daher aus ihren drei Schichten gebildet. Die Hypodermis bleibt unverändert, enthält jedoch spärlich Kerne. Die Faserschicht dagegen zeigt in dem Luftgange eine starke Wellung der Fasern zu kurzen und ziemlich hohen, parallelen Wellen (Fig. 27, *nf*). Dies erweckt den Anschein einer leichten Querstreifung. Die äussere Cuticularschicht endlich ist nicht verändert, bis auf einige sehr enge und kleine Fältchen in der innersten Region des Trichters (Fig. 27, *ft*).

Sehr kurz und weit ist der Trichter bei *Cobboldia*, viel länger bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* (fast 1 mm). *Gastrus* hat ihn ziemlich eng und von einer Länge von 1 mm . Bei *Gyrostigma sumatrense* erreicht er endlich die Länge von 1.4 mm , bei einer Weite des Lumens von 0.13 mm . Der Durchmesser des Trichters mit den Wandungen beträgt hier 0.25 mm .

Die Stigmenlöcher.

Fig. 27 zeigt die rechte Hälfte eines Längsschnittes durch den Kopf des Luftsackes quer durch die hufeisenförmigen

Wülste, so dass jeder der Wülste zweimal getroffen ist. Das untere Horn des unteren Wulstes zeigt eines der Stigmenlöcher geschnitten, die übrigen drei weisen je zwei längsgeschnittene Löcher auf.

Zwischen den einzelnen Wülsten finden sich ähnliche Stützbalken (Fig. 27, 30 und 31, *sb*), wie in der Stigmenplatte, der Unterschied ist nur, dass sich hier niemals Zellen finden.

Ein jedes der etwa 0.005 mm grossen Stigmenlöcher liegt in einer flach trichterförmigen Einsenkung auf der Spitze einer hügelartigen Erhebung, deren Höhe bei den einzelnen Arten variiert, und führt in eine Hohlkugel mit festen chitinösen Wandungen, die eine Stützkapsel darstellt (Fig. 30 und 31). Der untere Theil der Hohlkugel ist ebenfalls durchlöchert, jedoch weiter. Die Entfernung beider Löcher von einander, also gewissermassen der Durchmesser der Hohlkugel beträgt 0.03 bis 0.035 mm . Diese Hohlkugeln heben sich bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* (Fig. 30) hoch über die Wand des Körpers hinaus. Etwa gerade in der Mitte stehen sie bei *Gastrus* (Fig. 27), flacher dagegen sind sie bei *Cobboldia* (Fig. 31), wo sie in Form von halben Hohlkugeln auftreten. Die Anzahl der Löcher scheint bei den übrigen Formen im Vergleich zu *Gastrus* zu variieren, es scheinen weniger Löcher zu sein. Doch war es in Folge des knappen Materials nicht möglich, dies mit voller Sicherheit festzustellen.

Unter den Stützkapseln findet sich wieder ein spongiöses Chitingerüst aus gelbem Chitin, in dem in ähnlicher Weise wie bei der Stigmenplatte die Pfeiler gegenüberstehen (Fig. 30, *sp*). Eine Ausnahme macht *Cobboldia* (Fig. 31). Hier treffen sich die Bogen nicht, sondern die Pfeiler streben, senkrecht auf ihrer Basis stehend, gerade in die Höhe, einen Luftgang zwischen sich lassend. Das Stützwerk erreicht allerdings hier eine bedeutende Höhe, verrichtet somit denselben Zweck, wie bei den übrigen Formen. Die Genese verhält sich auch ähnlich wie bei der Stigmenplatte, nur findet sich in dem ganzen Stigmenapparat absolut keine Zelle. Die äussere Schicht ist die äussere Cuticularschicht, die innerste die metamorphosirte innere Schicht der Tracheenwand. Aus diesen beiden Schichten

werden auch die Stützkapseln geformt, allerdings nehmen auch die Faserschichten daran theil. Beide Faserschichten vereinigen sich innig und bilden die Stützbalken. Die untere, also die genetisch der Trachea zugehörige Faserschicht enthält eine Anzahl von äusserst dünnen chitinösen Canälchen mit dünnem fadenförmigen Plasmahalt, die langen flaschenförmigen Zellen, Bildungszellen, mit langgestreckten Kernkörperchen der Matrix des Luftsackes entstammen. Es ziehen sich also durch die ganze Dicke der mächtig entwickelten Faserschicht feine plasmatische Fortsätze bis in die entlegendsten Theile des vorderen Stigmenapparates und stehen in enger Beziehung zum Aufbau desselben. Viele dringen in die Stützpfeiler ein, wo sich jedenfalls auch ein Theil von färbbarem Chitin der Faserschicht mit hineinerstreckt.

Der Luftsack.

Seine Wände sind trachealen Ursprungs und werden daher von den drei Schichten der Trachea gebildet. Die Faserschicht hat meist eine beträchtliche Dicke. Die innere Cuticularschicht ist dicht bewachsen von wunderlichen, sehr polymorphen Chitingebilden, welche die Innenfläche des gesammten Luftsackes bei allen Arten erfüllen. Beginnend mit dem phyllogenetisch einfachsten Typus der Entwicklungsform dieser Chitingebilde, wie er sich bei *Cobboldia* findet, will ich dieselben, geordnet nach ihrer Complication, die bei *Gyrostigma sumatrense* den Höhepunkt erreicht, vorführen.

Cobboldia. Der Luftsack ist wenig abweichend von *Gastrus*. In ihm findet sich eine Form von Chitingebilden, die, ihrer Gestalt nach wenigstens, nichts Absonderliches bietet. Es sind Chitinbäumchen von einer Höhe von etwa 0.035 mm , die mit denen der Stigmenplatte grosse Übereinstimmung zeigen (Fig. 14, *sp*). Die Pfeiler senden eine Anzahl von Zweigen ab, die Querbälkchen. Diese Querbälkchen sind hier sehr weit, bilden auch weite Maschen, theilweise berühren sie sich nicht. In diesem Falle endigen sie in einer kleinen Verdickung. Die Pfeiler vereinigen sich, indem mehrere zusammengedrängt stehen, öfters büschelförmig. In die Pfeiler hinein dringen feine plasmatische Fortsätze, Bildungscanälchen, der in der

Matrix liegenden vergrösserten flaschenförmigen Bildungszellen.

Gastrus. Der in Fig. 26 abgebildete Luftsack wird dicht von einer ziemlich gleichmässig dicken Schicht schwammigen Chitins ausgekleidet, aus dem sich dicht gedrängt zahlreiche Chitinsäulen (Fig. 27, *chs*) erheben, die von einem äusserst feinschwammigen Bälkchensystem umgeben sind. Diese Säulen (Fig. 32) weisen beide Chitinschichten auf; in der Mitte findet sich ein äusserst feiner Canal, das Bildungscanälchen (Fig. 32, *bc*), jedenfalls ein modificirtes Porencanälchen. Es ist theilweise hohl, zeigt aber dann an vielen Stellen plasmatische Reste, ein Beweis, dass es bei der Bildung mit lebendem Plasma angefüllt war. Durch die sehr dicke Faserschicht (Fig. 32 und 33, *α*) zieht es sich hindurch und endigt schliesslich in eine flaschenförmig ausgezogene, sehr grosse Zelle der Matrix. Solche Zellen liegen an einigen Stellen der Matrix des Luftsackes sehr dicht gedrängt, es sind die Bildungszellen der Chitinsäulen. Ihre Kerne sind gross und enthalten eine Anzahl fadenförmiger Kernkörperchen (Fig. 32 und 33, *bz*). Auf Querschnitten durch diese Bildungscanälchen sieht man, dass die Hauptfaser-schicht sich in secundären concentrischen Schichten (Fig. 33, *rf*) um das Plasmafädchen anordnet, die Wände des Bildungscanälchens sind also chitinöser Natur. Von den flaschenförmig modificirten, vergrösserten Matrixzellen des Luftsackes, den Bildungszellen, aus erstreckt sich daher ein plasmatischer Fortsatz bis in die Spitze der Säulen. Zuweilen sieht man auch zwei und mehr solcher Fortsätze in einer Hülle der Faser-schicht vereinigt (Fig. 33). Sie dringen dann gemeinsam in die soliden Innenkolben ein. Die Säulen haben eine sehr verschiedene Höhe (0.03—0.06 *mm*). Das Maschenwerk der nach dem Stiel zu stehenden wird immer dichter und dichter, schliesslich scheinen sich die Querbälkchen flächenhaft zu verbreitern, wenigstens sieht man auf Querschnitten von etwa 0.002 *mm* Dicke noch ein Bild, das man analysiren kann (Fig. 34). Es zeigen sich da flächenhafte Verbreiterungen der Chitinbälkchen (*fc*), die Anschnitte von ausgedehnten Flächen sein können. Es spräche für diese Annahme die Thatsache, dass man schon auf ein wenig dickeren Schnitten kein analysirbares Bild mehr

bekommt. Es sind gewissermassen nur einzelne Schnitte, die einen Einblick in diese kleinsten und feinsten Bildungen gestatten.

Gyrostigma rhinocerontis bicornis. Der Luftsack dieser Art hat eine etwas grössere Ausdehnung (Fig. 29). Seine Länge ist 1·5 mm. Der Stiel allein hat die Länge von 0·6 mm, einen Durchmesser von 0·3—0·4 mm. Der Durchmesser des Kopfes beträgt 0·6 mm. Die Faserschicht seiner Wand ist weniger dick ausgebildet. Die auf der Innenwand des Luftsackes dicht gedrängt stehenden Chitinsäulen haben eine sehr lange, keulen- oder ährenförmige Gestalt (Fig. 35). Auf einem sehr langgezogenen Stiele sitzt eine keulenartige Verdickung, die zuweilen nach dem Ende zu in eine Spitze ausgezogen ist. Die Länge der Gebilde schwankt zwischen 0·05—0·3 mm. Die grössten stehen im Kopfe des Luftsackes, die kleinsten im Stiel. Der Durchmesser des langen Stieles dieser Chitinsäulen beträgt 0·01 mm. Der Bau der ganzen Säule ist folgendermassen. Im Inneren findet sich ein solider Chitinkolben (Fig. 37 und 38, *chk*), möglicherweise auch aus den zwei Schichten bestehend, mit einem äusserst feinen Bildungscanälchen (Fig. 37, *bc*). Ein Endstück einer solchen Chitinsäule ist in Fig. 38 im Längsschnitt abgebildet. Ob dieser Bildungscanal auch ein plasmatischer Fortsatz von Matrixzellen ist, konnte nicht constatirt werden, doch ist es nach Analogie sehr wahrscheinlich. Die ganze Oberfläche der Säule, von der Basis bis zur Spitze, ist mit kleinen dünnen Chitinschüppchen dicht besetzt (Fig. 36), die alle etwas schräg nach oben gerichtet sind. Fig. 37 zeigt einen Querschnitt so, dass gerade eine Lage von parallelstehenden Schuppen getroffen ist. Da sie etwas schräg nach oben stehen, sind sie hier in die Ebene heruntergeklappt gedacht.

Die Chitinschüppchen, welche die Länge von 0·005 bis 0·0055 mm erreichen, haben eine auffallende Ähnlichkeit mit Flügelschuppen von Schmetterlingen. Sie sitzen mit einem dünnen Stiel auf und verbreitern sich allmähig flächenartig, sind allerdings ganz bedeutend kleiner als diese. In der Mittellinie scheinen sie eine Rinne zu besitzen. Die nächste Lage von Schüppchen steht alternierend zur vorhergehenden, so dass die

ganze Säule dachziegelartig gänzlich von Schuppen bedeckt ist. Ein Stückchen aus der Länge des Säulenstieles, körperlich gedacht, bietet Fig. 36. Übrigens stehen solche Schüppchen auch auf der Wand des Luftsackes zwischen den Anheftungspunkten der Chitinsäulen.

Gyrostigma sumatrense. Die Complication dieser merkwürdigen Gebilde erreicht ihren Höhepunkt bei dieser Species. Zunächst hat sich hier der Luftsack (Fig. 29) beträchtlich vergrößert. Er erreicht eine Länge von 3 *mm* bei einer Breite von 1.4 *mm*, an der breitesten Seite gemessen, und ist im Querschnitte nicht rund, wie die anderen Formen, sondern etwas seitlich zusammengedrückt. Der Stiel ist kurz und stark umgeknickt. Fig. 29 zeigt dieses Organ in vierfacher Vergrößerung. Die ganze Innenfläche dieses verhältnissmässig grossen Luftsackes ist besetzt mit zierlichen Gebilden (Fig. 39) von solch merkwürdiger und dem Zoologen so ungewohnter Gestalt, dass man ihre thierische Natur kaum erkennen würde, wenn man sie isolirt betrachtete. Man würde sie viel eher für Gebilde pflanzlichen Ursprunges halten.

Zunächst ist die Innenwand ausgekleidet mit einer dünnen Lage spongiöser Chitinmaschen, die in ihrem Aufbau mit der Auskleidung des Luftsackes von *Cobboldia* am meisten Ähnlichkeit zeigt. Es stehen in gewissen Abständen chitinöse Pfeiler, deren Äste mit einander verbunden sind. Allerdings sind dieselben nicht büschelweise vereinigt. Sie werden wieder von der innersten Cuticularschicht der Trachea gebildet. Darunter liegt eine dünne Faserschicht, die sich nach dem langen Trichter zu verdickt, unter ihr die Matrix mit den Bildungszellen (Fig. 39, *bz*). Dicht gedrängt erheben sich nun aus dieser Basis feste Chitinsäulen, die von demselben spongiösen Chitin überzogen sind, und zwar in derselben Mächtigkeit. Der Körper dieser Säule wird äusserlich von demselben homogenen Chitinhäutchen, wie bei allen anderen Formen gebildet, darunter liegt die Faserschicht; im Inneren findet sich der Bildungscanal (Fig. 39, *bc*). Er ist verhältnissmässig weit, und es kommt vor, dass die Kerne der Bildungszellen ein wenig in denselben eindringen, wie es in Fig. 39 angedeutet ist. Der obere Theil der Säule ist in eine feine Spitze ausgezogen, auf welcher ein

Chitinballon in Form eines Ellipsoides festsetzt. Seine Länge beträgt $0.03-0.07\text{ mm}$, der Durchmesser $0.03-0.04\text{ mm}$. Im Inneren desselben findet sich ein hohler Kolben, dessen Hohlraum (Fig. 39, *ebc*) vielfach mit Resten von Plasma durchsetzt ist, die entweder spongiöse Fäden ziehen oder sich in den Winkeln und an den Wänden angesetzt haben. Dieser Hohlraum zieht sich nach unten in ein äusserst feines Röhrchen aus, das mit dem Bildungscanale der Säule communicirt; er ist also eine Erweiterung des Bildungscanales. Die chitinöse Verbindung zwischen dem Kolben und dem Ende der Säule ist sehr schwach. Aus diesem Grunde brechen die Ballons leicht ab, wenn man ein Stück Wand des Luftsackes ablöst, und finden sich dann in der Präparirflüssigkeit verstreut. Der Wand des Kolbens sitzen nach allen Richtungen des Raumes eine Anzahl stützender Äste auf, die sich nach der Wandung in feinere Ästchen auflösen. Diese stützen die eiförmige dünne Wandung des Ballons, den Hohlraum (*h*) zwischen ihr erhaltend. Die Wandung endlich, dicht mit feinen Härchen von der Länge von etwa 0.0015 mm besetzt, erscheint zunächst als solides Häutchen. Betrachtet man sie jedoch auf Flächenschnitten mit homogener Ölimmersion, so zeigt sich folgendes Bild (Fig. 40): Die feinen Härchen, auf die man senkrecht blickt, erscheinen optisch als dunkle Punkte (*h*). Sie sitzen einem kleinen Chitin-feldchen auf, das zu den nächstliegenden Feldchen Chitin-stäbchen sendet. So wird ein äusserst feinmaschiges Chitin-netz gebildet, das in einer einzigen Lage den ganzen Ballon darstellt. Wie fein diese Maschen und die Stäbchen sind, ergibt die Thatsache, dass die Entfernung der Härchen von einander, also auf der Abbildung der Zwischenraum zwischen den dunklen Punkten, etwa 0.001 mm beträgt. Die farblosen Wände und Äste des Kolbens, die sich mit intensiven Farblösungen stark färben, aber auch andere Farbstoffe aufnehmen, bestehen aus der Faserschicht. Eine darüberliegende Schicht war nicht zu constatiren. Die verzweigten Enden und das äussere Chitinnetz bestehen aus gelbem unfärbbaren Chitin, gehören also der innersten Tracheenschicht an. Auf nicht zu dünnen Schnitten von etwa $20\text{ }\mu$ Stärke geben alle diese Organe mit Alkohol-fuchsin, Gentianaviolett, Bleu de Lyon etc. reizende Bilder.

Zuweilen stehen diese Ballons direct auf der untersten spongiösen Schicht, ohne eine basale Säule zu besitzen. Dann finden sich solche mit sehr kleinen Säulchen, die in allen Übergängen bis zu einer Länge von 0·09 *mm* vorhanden sind.

Im Stiele des Luftsackes, nach der Tracheenmündung zu, werden diese Organe immer schmaler und gehen schliesslich in solche baumartige Säulen über, wie wir sie bei *Gastrus* kennen gelernt haben.

Höchstwahrscheinlich wird die Genese dieser Organe viel Ähnlichkeit haben mit der Entwicklung der Schmetterlingschuppen. Nach Semper¹ sind es auch hier flaschenförmige Zellen, die lange plasmatische Fortsätze bilden. Diese Fortsätze bilden grosse kugelförmige Blasen, die dann durch Rückbildung ihres flüssigen Inhaltes zusammenfallen und so die endgiltigen Schuppen mit ihren mannigfaltigen Zacken und Fortsätzen formiren. Ähnlich dürfte es hier sein. Von den Bildungszellen aus geht ein ähnlicher Canal, der Bildungscanal. Die daran hängende Flüssigkeit und vielleicht auch festere Bestandtheile (Spongioplasma) enthaltende Blase, deren Wandungen aus doppelter Chitinschicht besteht, vermindert ihr Volumen durch Verringerung der Flüssigkeitsmenge. Hierdurch entstehen unvermeidlich Druckverhältnisse. Am complicirtesten sind diese bei *Gyrostigma sumatrense*. Hier hält die feste und elastische äussere Wandung (die spätere Ballonwandung) der Blase aus dem unfärbbaren Chitin den Druck aus, was noch durch die maschige Bildung begünstigt wird (vielleicht entsteht sie auch dadurch erst), die weichere und nachgiebigere Faserschicht löst sich somit los von ihr und fällt zusammen, lange Fäden ihrer Substanz an den Wänden des Ballons anhaften lassend. Alle Bilder machen den Eindruck einer solchen Entstehung. Ein Einblick in die realen Verhältnisse der Entwicklung wäre jedoch nur an in Häutung befindlichen Exemplaren möglich, doch dürften solche Stadien dieses ohnehin seltenen Materials

¹ Karl Semper, Beobachtungen über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren, in Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1857, Bd. 8.

sehr schwierig zu erlangen sein. Doch würden auch schon solche Stadien von *Gastrus* manchen Aufschluss geben. Betrachtungen über die Function dieser eigenthümlichen Gebilde folgen an späterer Stelle.

Das vordere Stigma des zweiten Larvenstadiums.

Die mannigfachen Formenverschiedenheiten der Haare und haarähnlichen Bildungen, wie sie aus der Insectenwelt zur Genüge bekannt sind — ich erinnere nur an die Complication der Haare bei *Anthrenus*-Larven¹ und an die Schuppen der Lepidopteren und einiger anderen Gruppen, die ja analoge Gebilde sind, geben Veranlassung zur Vermuthung, dass man es auch hier genetisch mit ähnlichen Verhältnissen zu thun hat. Und in der That, betrachtet man ein jüngeres Stadium, so findet sich diese Vermuthung bestätigt. Es standen zwar nur zweite Stadien von *Gastrus* zur Verfügung, doch sind die Differenzen schon so gross, dass sie hinlänglich zum Vergleiche genügen. Fig. 28 stellt einen Längsschnitt durch ein solches vorderes Stigma dar. Man sieht eine einfache, doppelt geknickte Röhre, deren Wandung im Inneren nach der Tracheenmündung zu mit kurzen Härchen (*h*) besetzt sind. Das ganze Organ ist bei diesem Stadium schon so ausserordentlich klein, dass es schwer hält, es überhaupt aufzufinden. Die Länge von der Tracheenmündung bis zu der Umknickung beträgt etwa 0·05 mm, von da bis zum Austritt aus dem Körper etwa 0·1 mm. Der Durchmesser des Lumens der Röhre ist 0·015—0·02 mm. Beide Chitinschichten und die Matrix sind zu erkennen, die Faserschicht ist verhältnissmässig sehr stark. So wäre auch hierüber ein einigermaßen befriedigender Aufschluss gegeben.

Übrigens finden sich auch bei *Lampyris*² in den grösseren Tracheen frei in das Lumen hineinragende Chitinborsten, und

¹ C. H. Vogler, Über die Haare der *Anthrenus*-Larven, in Illustr. Wochenschr. für Entom., Neudamm, 1896, S. 533, 549, 565; 1897, S. 683. — Die Schuppen der Anthrenen, 1897, S. 707.

² A. Gerstaecker, Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. 5. Bd., 1866—1879. Athmungsorgane, S. 119—131.

Leydig fand auch bei *Procrustes* Chitinvorsprünge. Es dürften dies genetisch ebenfalls analoge Bildungen sein.

Die Tracheenzellen.

Ausser den beiden Seiten- und Darmtracheenstämmen entspringen aus der Luftkammer vor der Stigmenplatte auch die acht conischen Tracheenstämmen (Fig. 1, *ct*), die viele Äste nach allen Seiten abgeben. Diese Äste tragen wieder kurze Zweige, an denen sich, wie schon hervorgehoben wurde, eigenthümliche grosse Zellen, Tracheenzellen, finden (Fig. 21, *tz*). Die nun folgende Beschreibung gilt für *Gastrus* und *Gyrostigma*. Fig. 22 stellt eine solche Tracheenzelle stärker vergrössert dar. Ihre Länge ist durchschnittlich 0.2—0.3 *mm*, ihr Durchmesser etwa 0.1 *mm*. Der an sie herantretende Tracheenzweig (*z*) gabelt sich vor dem Eintritt in die Zelle öfters zwei- oder mehrfach. Bis zum Eindringen in die Zelle ist deutlich der Spiralfaden nachzuweisen. In der Zelle zertheilen sich diese Luftgänge in eine sehr grosse Anzahl feiner Capillaren, die sich selbst wieder verzweigen, nach ihrem Ende zu immer dünner werden und endlich wirr verschlungen und aufgeknäult endigen. Die ganze Zelle ist so dicht mit diesen feinen und feinsten Capillaren angefüllt, dass der Querschnitt durch eine solche Zelle von einer unzählbaren Menge dichtgedrängt stehender, äusserst kleiner Ringe angefüllt ist. In dem oberen Theile der Zelle liegt der grosse Kern von einer Zone körnigen Plasmas umgeben. Die Zelle zieht sich in ihrem oberen Polpunkte, aber auch seitlich in einen feinen Faden aus, einem Zellfortsatze, der eine Capillare enthält und in eine der Nachbarzellen eindringt. Zuweilen besitzt eine einzige Zelle zwei und mehr solcher Fortsätze, die auch manchmal nicht in andere Zellen münden (Fig. 21, *cz*; Fig. 22, *c*).

Der Zellkern. Er ist ungewöhnlich gross, von ellipsoider Gestalt und besitzt eine deutliche und feste Membran, die ihn von dem ihn umlagernden Zellplasma abtrennt. Diese Kernmembran (*km*) ist meist so dicht mit Kernplasma vollgestopft, dass sie sehr straff gespannt ist und in Folge dessen stark glänzt. Im Innern der Membran finden sich, im gleichartigen

Plasma verstreut, zahlreiche Kernkörperchen. An gut fixirtem Gewebe kann man diese bei Differenzirung mit Alkoholfuchsin-färbung weiter analysiren. Es zeigt sich dann, dass es zwei Formen von Kernkörperchen sind. Die einen sind gross, unregelmässig begrenzt und färben sich mit Fuchsin schwach, die anderen sind viel kleiner und kugelig. Sie nehmen stark Fuchsin auf und machen sich dann durch ein intensives Lichtbrechungsvermögen bemerkbar. Eigenthümlicherweise zeigt sich bei einer Behandlung der lebenden Zelle mit $\frac{1}{4}$ procentiger Überosmiumsäure wenig oder nichts von diesen Kernkörperchen. Die ganze Kernsubstanz gerinnt dann vielmehr zu einer gleichartigen Masse, in welcher eine äusserst feine Schaumstructur zu bemerken ist.

Schröder van der Kolk und nach ihm Scheiber deutete diese Zellen als dem Adiposum zugehörig, also als metamorphosirte Fettzellen. Mit Osmiumsäure-Conservirung gelang jedoch völlig der Nachweis, dass sie kein Fett enthalten. Nach vorn zu zeigen sie jedoch wieder unstreitig einen vollkommenen und gleichmässigen Übergang zum Fettkörper, indem die Zellen, je mehr man sich diesem nähert, den Charakter von Fettzellen mehr und mehr annehmen. Erst finden sich einige wenige kleine Fetttröpfchen an der Aussenwand der Zellen, und in dem Maasse wie die Anzahl und Grösse derselben zunimmt, verringert sich die Anzahl der Capillaren immer mehr, bis zuletzt die typische Fettzelle mit ihren wenigen Capillaren übrigbleibt. Auch hier finden sich bekanntlich ähnliche Zellfortsätze wie bei den Tracheenzellen; ebenso stimmen die Kerne sehr überein, doch sind sie etwas kleiner und zeigen in Folge dessen die Kernkörperchen dicht gedrängt. Nun findet sich zwar vielfach bei passiven, d. h. also bei nicht activ am Körperbau betheiligten Zellen besonders eine starke Vermehrung der Kernkörperzahl, doch bleibt die grosse Ähnlichkeit beider Zellen, sowie der zwischen ihnen vorhandene Übergang immerhin auffallend.

Eine viel nähere Beziehung scheinen sie genetisch zu Elementen, die zwischen ihnen liegen, zu haben. Fig. 21, *te*, zeigt sie im Zusammenhang mit den übrigen Zellen. Sie finden sich sowohl zwischen ihnen, als auch am Ende eines Tracheen-

ästchens, auf dünnen Tracheenzweigen aufsitzend. Fig. 23 gibt eine stärkere Vergrößerung zweier solcher Elemente. Es sind kleine Zellen, in die eine enge Trachea eindringt und sich in zwei, drei oder mehr Capillaren auflöst. Diese Capillaren treten dann einzeln aus der Zelle aus und dringen noch ziemlich weit vor. Es sind diese Zellen also Tracheenendzellen, wie sie schon vielfach aus verschiedenen Gebieten der Insectenhistologie bekannt sind. Ich erwähne nur die Arbeit von Wielowiejski¹ über die Leuchtorgane der Lampyriden und die Arbeiten von Leydig.² Die Frage, ob diese feinsten Capillaren an ihrem Ende geschlossen oder offen sind, war auch hier nicht möglich zu constatiren. Nun finden sich neben diesen Formen der Tracheenendzellen auch solche mit mehr Capillaren, die schliesslich Übergangsstadien zu den Tracheenzellen bilden. Es ergibt sich hieraus, dass diese Tracheenzellen genetisch viel wahrscheinlicher als metamorphosirte Tracheenendzellen zu deuten sind.

Für diese Deutung spricht noch folgender Umstand sehr. Wären es Fettzellen, so müssten doch die Tracheencapillaren von aussen in die Fettzellen eindringen, es müsste somit, da bei der Bildung des Chitins nur ein Dickenwachsthum von der Oberfläche der Epithelzellen aus, nie ein Längenwachsthum stattfinden kann, Matrixzellen in die Fettzellen eindringen. Die Möglichkeit einer solchen Erklärung durch das Eindringen von Zellen in andere Zellen ist aber völlig von der Hand zu weisen. Es müssen also die Capillaren wie bei den typischen Tracheenendzellen von der Zelle selbst gebildet werden, und dies spricht wieder für die Deutung als Endzellen selbst.

Ganz ähnlich verhält es sich in dieser Beziehung bei *Cobboldia*. Nur verlängern sich hier die Tracheenzellen zu der ganz ungewöhnlichen Länge von ungefähr 1 mm (Fig. 24). Die Trachea verzweigt sich nach dem Eintritt in die Zelle in eine Anzahl dicker Capillaren, wie es der Querschnitt durch diese

¹ Heinrich Ritter von Wielowiejski, Studien über die Lampyriden. Dissertation, Leipzig 1882.

² Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, 1884. Leydig, Zelle und Gewebe.

Stelle, Fig. 25, demonstriert. Diese Capillaren verzweigen sich selbst immer mehr und mehr. Der Zellkern, der keine wesentlichen Differenzen darbietet, liegt an dem der Tracheeneintrittsstelle entgegengesetzt gerichteten Pole der Zelle. Diese langen, wurstförmigen Zellen sind in ihrer Lage der Länge nach der Aussenwand des Larvenkörpers zu gerichtet und machen auf Querschnitten durch das ganze Thier einen merkwürdigen Eindruck. Neben diesen extremen Formen finden sich auch kleinere bis zur Grösse der von den anderen Arten bekannten Tracheenzellen.

Die Deutung der Function dieser Organe ist sehr einfach. Sie schwimmen in der umgebenden Blutflüssigkeit und bieten der Luft eine grosse Berührungsfläche mit derselben dar und damit dem Thiere die Möglichkeit, den Sauerstoff der Luft in ausgiebigster Art und Weise aufzunehmen und zu verwerthen. So werden auch sehr geringe Spuren von Sauerstoff der im Magen enthaltenen Gasmenge dem Organismus zugänglich gemacht. Der Austausch findet natürlich durch die feinen Wandungen der Tracheenzellen hindurch statt. Die mit Sauerstoff durchsetzte Blutflüssigkeit wird von der hinteren Öffnung des Herzens aufgenommen und so hauptsächlich den Organen des vorderen Larvenkörpers zugeführt, die, wie in der topographischen Übersicht schon hervorgehoben wurde, spärlicher mit Tracheen versorgt werden. Diesem Mangel wird so auf diese Weise gesteuert.

Vergleichende Übersicht über die Function der gesamten Respirationsorgane.

Es bleibt nun noch übrig, ein Gesamtbild der Function dieser complicirten Apparate zu entwerfen.

Da die Larven sich von Magenflüssigkeit an den Magenwandungen, zuweilen auch an den Wandungen der Därme festsitzend umgeben finden, so wird auch die Stigmenplatte oft, wahrscheinlich sogar meist von Magenflüssigkeit umspült sein. Ist dies der Fall, so sind die Athmungswege vor einem Eindringen von Flüssigkeit durch die engen Stigmenpalten, die noch durch die Chitinhärchen der Ränder überdeckt werden,

völlig geschützt. Ein Eindringen durch diese Härchen ist kaum denkbar, denn Chitin weist eine ausserordentlich geringe Adhäsionskraft Flüssigkeiten gegenüber auf. Dies wird noch verstärkt durch die bekannte Thatsache, dass dem Chitin, wie allen festen Körpern, aber in erhöhtem Maassstabe die Eigenschaft zukommt, Gase auf seiner Oberfläche zu verdichten. Es wird sich so jedenfalls immer über den Härchen parallel zum Spalt eine Luftschicht nach aussen zu befinden, die, wenn sie einmal zurückgedrängt würde, immer wieder von innen aus erneuert werden kann.

Kommt nun eine Blase von der mit dem pflanzlichen Material der Nahrung des Wirthes jedenfalls reichlich verschluckten Luft oder der sonst im Magen vorhandenen sauerstoffhaltigen Gasmenge an das Stigma, so wird die Magenflüssigkeit schnell in Folge ihrer geringen Adhäsion verdrängt. Es kann jetzt ungehindert ein Gasaustausch stattfinden. Ob in diesem Falle durch Anspannung der Stigmenmuskeln unter Biegung der Bügel der Klammern und des elastischen Chitingerüsts die Stigmenspalten ein wenig weiter geöffnet werden, bleibt dahingestellt. Jedenfalls ist dies völlig unwesentlich, denn der Gasaustausch kann ebensogut durch die feinen Härchen hindurch stattfinden, die eher ein Beschleunigungsmittel als ein Hinderniss bilden. Unwahrscheinlich ist diese Erweiterungsfähigkeit bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis*, wo ja die Klammern äusserst fester Art und ohne federnden Bügel sind. Möglich ist sie dagegen bei den anderen Arten, wo sich ein federnder Bügel an den Klammern vorfindet. Das Wesentliche der Function der Klammern ist auf alle Fälle jedoch das Zusammenhalten der Ränder der Stigmenspalten. Ein Durchdringen der Luft durch das spongiöse Stützwerk der Platte, wie des Ringes kann leicht stattfinden, und so gelangt die Luft in die inneren Respirationswege der Tracheen.

In ähnlicher Weise wirken die vorderen beiden Stigmen. Die ausserordentlich kleinen Öffnungen der stützenden Hohlkugeln wirken in derselben Weise, wie die Härchen an den Stigmenspalten. Ein Eindringen von Flüssigkeit ist nicht denkbar. Höchstwahrscheinlich kommen diese beiden Vorderstigmen zur Aufnahme von Luft für das Larvenleben unserer

Thiere wenig oder gar nicht in Betracht. Die Öffnung des mehr oder weniger langen Trichters, meist versteckt zwischen der Segmenteinschnürung, wird in den meisten Fällen sich in der Magenschleimhaut des Wirthes befinden und von dieser überdeckt werden, da sich ja die Larve mit einem ziemlichen Theil ihres Vorderendes in dieselbe eingräbt. Zum Ausstossen der unbrauchbar gewordenen Gasmengen wird sie aber jedenfalls neben der Stigmenplatte mit verwendet. Ihre eigentliche Bedeutung erlangen die Vorderstigmen erst im Puppenstadium, wo sie sich in Form der runden, braunen Knöpfchen hervorstülpen; die Innenwand des Trichters gelangt dann nach aussen, ähnlich wie man den Finger eines Handschuhes herausstülpen kann.

Die Stigmenplatte wird im Puppenstadium tief in den Körper eingezogen, indem die beiden Stigmenfalten sich über sie zusammenwölben und so, nur eine kleine spaltartige Öffnung zwischen sich lassend, erhärten (Fig. 41).

Sollte doch der Fall eintreten, dass an irgend einer Stelle der Stigmenplatte oder der beiden Vorderstigmen etwas Flüssigkeit des Mageninhaltes eindringe, so könnte diese sofort wieder entfernt werden, indem die Stigmenplatte durch Contraction der Längsmusculatur der letzten Segmente in den Körper eingezogen würde. Durch die entstehende Verkürzung der Körperlänge wird ein Theil der in den Luftwegen enthaltenen Luft mit Heftigkeit sowohl zur Stigmenplatte, als auch zu den Vorderstigmen hinausgetrieben, der dann diese Flüssigkeitspartikelchen mit sich fort nach aussen reisst. Auf ähnliche Weise wird auch das Entfernen unbrauchbar gewordener Gasmengen vor sich gehen, die Aufnahme dagegen durch entgegengesetzte Bewegung. Man könnte diese Function mit der eines Blasebalges vergleichen.

Zu vergleichenden Betrachtungen der Stigmenplatten der einzelnen Species füge ich folgende Übersichtstabelle der Grössenverhältnisse bei. Die Zahlen sind in Millimetern ausgedrückt und sind selbstverständlich abgerundet und Durchschnittszahlen.

	<i>Cobboldia</i> <i>eleph.</i>	<i>Gastrus</i> <i>equi</i>	<i>Gastr.</i> <i>haemor-</i> <i>rhoidalis</i>	<i>Gastrus</i> <i>haem.</i> II. St.	<i>Gyrostigma</i> <i>sumatrense</i>	<i>Gyrostigma</i> <i>rhinoceronis</i> <i>bicornis</i>
Länge der Platte	1·5	1·5	1·7	0·6	2·8	3·0
Breite der Platte	1·6	2·0	2·3	0·55	4·75	5·4
Länge einer Arkade	{ 1·1 bis 1·3	1·75	1·6	0·6	5·6	13·0
Breite der 3 Arkaden zusammen, (beim 2. Sta- dium der 2 Arkaden)	{ dorsal..... Mitte ventral	0·61 0·53 0·4	0·55 0·6 0·4	0·1 0·13 0·09	0·8 0·6 0·5	0·75 0·4 0·4
Breite des Mittelfeldes	0·2	0·6	0·5	0·18	1·2	1·4
Anzahl der Klammern in einer Arkade ¹	30	30	20	20	140	370
Abstand der Klammern von- einander.....	0·04	{ 0·05 bis 0·06	0·07 bis 0·08	0·03	0·04	0·035
Höhe der Klammern	0·12	0·05	0·05	—	0·04	0·03
Breite der Spannung der Klammern	0·15	0·11	0·09	0·04	0·1	0·07
Dicke der Stützbalken	0·1	0·065	0·07	—	0·12	0·08
Höhe des Chitingerüstes über dem Stützbalken....	0·04	0·07	0·08	—	0·08	{ 0·05 bis 0·06

Addirt man die Höhe des Chitingerüstes zu der Dicke der Stützbalken, also nimmt man die Summe der beiden letzten Reihen, so erhält man die Dicke der Platte überhaupt.

Wie aus dieser Tabelle zu ersehen ist, wächst mit der Länge der Arkaden auch die Anzahl der Klammern. Als Ausnahme sind die etwas veränderten Verhältnisse bei *Cobboldia* zu betrachten. Ist dies nicht in gleichem Verhältnisse geschehen wie bei *Gastrus haemorrhoidalis*, so wird durch Verschmälerung und Verstärkung der Klammern dieser Mangel ausgeglichen und der Effect wird wieder derselbe. Ebenso wird die

¹ Bei *Cobboldia* ist die Anzahl der Halbbögen auf einer Seite des Stigmenpaltes angeführt.

trotz ihrer Grösse sehr dünne Platte von *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* durch die ausserordentlich dichte Anordnung der Klammern, sowie durch das Fehlen ihrer federnden Bügel wieder gefestigt. Auch die Pfeiler des stützenden Chitin-gerüstes sind hier viel dichter angeordnet. Die stärkste Platte besitzt *Gyrostigma sumatrense*, was durch die starke Verbreiterung der Stützbalken erklärt werden kann, wodurch die Wirkung der gebogenen Stützpfeiler bedeutend abgeschwächt wird, da in der Mitte über einem Balken alle Pfeiler parallel laufen.

Die Anzahl der Klammern in jeder Arkade, die ja annähernd parallel zur Ausdehnung des Arkadenspaltes geht, dürfte immerhin ein Maassstab für die Vollkommenheit der Anpassung und somit auch für die Höhe der phylogenetischen Entwicklung sein.

Eine der wesentlichsten Fragen, zugleich aber auch die schwierigste, betrifft die Function der gesammten spongiösen Chitinmasse des hinteren und des vorderen Stigmenapparates, denn soweit sie stützend wirkt, haben wir es unbedingt mit einer secundären Function zu thun. Wie sollte man sonst die Verhältnisse erklären können, wie sie z. B. bei *Cobboldia* am Hinterstigma liegen, wo die Pfeiler doch durchaus nicht eine stützende Wirkungsweise erkennen lassen. Noch überzeugender sieht man dies bei den im Luftsack des Vorderstigmas sich befindenden Chitingebilden, dem spongiösen Chitin und den Chitinsäulen.

Eine Erklärung der Function dieses Chitinschwammes ist vielfach damit versucht worden, dass er sich als Filter der Luft hinter den Stigmen aufstellt. Doch von was sollte denn die Luft gereinigt werden? Würden Fremdkörper in die feine Gerüst-complication der Stigmen eindringen, so wäre damit auch die Wirkungsfähigkeit des ganzen Apparates vernichtet. Man müsste dann doch auch Reste von Pflanzenzellen oder Schleimhautzellen des Magens zwischen den Maschen des Chitins finden. Es ist aber in keinem Falle möglich gewesen, auch nur die geringsten Spuren solcher Fremdkörper zu constatiren. Damit wäre also die Möglichkeit der Deutung in dieser Richtung von der Hand gewiesen.

Im Folgenden soll nun der Versuch einer anderen Deutung durchgeführt werden. Er stützt sich auf die schon hervorgehobene Thatsache, dass das Chitin in hohem Maasse die Fähigkeit besitzt, Gase auf seiner Oberfläche zu verdichten. Dass dies wirklich der Fall ist, erkennt man sehr leicht daran, dass ein in Wasser untergetauchtes Insect, z. B. eine glatte Raupe, ein Käfer, von einer ziemlich dicken Luftschicht umgeben ist. In grösserem Maassstabe ist dies bei behaarten Thieren der Fall, da sich hier die Oberflächenvergrösserung durch die Haare mit geltend macht. In den engen Maschen des spongiösen Chitinwerkes, des Ringes und vor Allem in denen der mannigfach variirenden Pfeiler, wo sich sogar besondere flächenhafte Organe bemerkbar machen, wie z. B. die Schuppen der Schuppensäulen bei *Gyrostigma rhinocerontis bicornis*, haben wir auch eine kolossale Flächenvergrösserung. Ein wichtiger Punkt zu Gunsten der Deutung ist noch zu berücksichtigen, nämlich die merkwürdige Thatsache, dass bei *Cobboldia*, wo sich eine ausnahmsweise schwache Entwicklung dieser spongiösen Schicht fand und vor Allem keine Ausbildung besonderer flächenhafter Organe, der Chitinsäulen in den Luftsäcken der Vorderstigmen sich bemerkbar machte, besondere Luftreservoirire vorhanden sind, und zwar die zu Tracheenblasen verdickten Äste der Seitenstämme. So gewinnt die Vermuthung ganz bedeutend an Wahrscheinlichkeit, dass es sich um luftaufbewahrende Organe handeln muss, die durch die mächtige Oberflächenentwicklung eine grosse Menge von Gas zu verdichten in der Lage sind. Schon Scheiber weist darauf hin, indem er sagte: »Wir haben im porösen Chitingewebe ein den Respirationprocess erhöhenden Mechanismus« (S. 20). Allerdings kannte er dieses poröse Chitin nur als unregelmässigen Filz und war der Meinung, dass sich hauptsächlich die Kohlensäure verdichtet und hier zum Austausch bereitgehalten wird.

Die Annahme, dass es eine bestimmte Gasart ist, die besonders stark verdichtet wird, wäre jedoch einer zweckmässigen Function eher hinderlich als dienlich. Man würde dies vielmehr so zu erklären haben, dass sich bei einer Aufnahme von frischer Luft die gesamten Luftwege neu füllen.

Die Luft sammelt sich an den Stellen der Chitinmaschen und der Vergrößerungen der Oberfläche stark verdichtet an, an den übrigen Stellen unter annähernd normalem Drucke, aber überall in gleichem Mischungsverhältnisse. Wird nun der Sauerstoff des in den Luftwegen enthaltenen Gasgemenges allmählig verbraucht, so wird sich, im Falle, dass ein neuer Gasaustausch nach aussen durch die Flüssigkeit des Mageninhaltes verhindert wäre, die Gasmenge von den verdichteten Luftschichten aus allmählig ausgleichen, so dass immer, trotzdem der Kohlensäuregehalt stetig wächst und der Sauerstoffgehalt abnimmt, die Mischungsverhältnisse der Gasarten doch in allen Theilen der Athmungsräume die gleichen sind. Der Kohlensäuregehalt wächst also, der Sauerstoff vermindert sich dagegen in allen Theilen gleichmässig. Es wird so in diesem Falle sich an den bedeutenden Flächenausdehnungen aller der spongiösen Chitinorgane eine grosse, immer steigende Menge von Kohlensäure verdichten, die, wenn sich wieder die Gelegenheit bietet, neuen Sauerstoff aufzunehmen, schnell von diesem verdrängt wird, indem sich die Gasmenge nach aussen zu ausgleichen. Wesentlich sprechen für diese Annahme die Versuche von Schwab, bei denen die unter Wasser getauchten Larven erst nach 6—14 Tagen starben. Wenn man auch annimmt, dass die Larven von *Gastrus* bei ihrer geringen Beweglichkeit eine sehr kleine Sauerstoffmenge für den Stoffwechsel bedürfen, wie sollte man bei dem Mangel an ausgedehnten Lufträumen erklären können, dass die unter Wasser gebrachten Larven erst nach Verlauf eines Zeitraumes von 6—14 Tagen, noch dazu ohne Nahrung, verstarben.

Alles dies weist darauf hin, dass sich irgendwo versteckt noch Luftreservoir in einer ungewöhnlichen und unbekannten Form befinden müssen, und da sind es jene sonderbaren Chitingebilde, die Chitinsäulen in den Luftsäcken der Vorderstigmen, die besonders in Betracht kommen und zu Folge ihrer Organisation die günstigsten Bedingungen für eine solche ungewöhnliche Function darbieten. Diese haben daneben keine weitere Function zu erfüllen, während dies bei dem übrigen spongiösen Chitin, bei dem Ring, dem Chitingerüst der Stigmenplatte u. s. w. der Fall ist. Diese secundäre Function ist rein mechanisch, sie

fungiren als Stützapparate. Dass diese Einrichtungen auch die Aufnahme von giftigen Gasen gestatten und ebenso beschleunigen, zeigen die Versuche Numan's. In Schwefelwasserstoff starben die Larven innerhalb $1\frac{1}{2}$ Stunden.

Vielleicht haben auch die an den Eingängen der Athmungswege vieler Insecten sitzenden Haare ebenfalls eine ähnliche Function. Jedenfalls sind sie sehr geeignet, neben ihrer Bedeutung, das Lumen des Einganges zu erhalten und es vor Fremdkörpern zu schützen, die Intensität des Gasaustausches zu erhöhen.

Ein Rückblick über die gesammte Organisation der Respirationsapparate der Gastriden gestattet nun zuletzt eine Zusammenfassung aller derjenigen Verhältnisse, bei denen sich in Folge der entoparasitären Lebensweise eine zweckmässige Metamorphosirung nöthig machte. Es sind dies im Wesentlichen vier Punkte:

1. Eine Complication des die Luftwege verschliessenden Mechanismus.
2. Eine Verlängerung der Stigmenspalten.
3. Eine Anlage von Luftreservoirien, entweder rein räumlicher Art (*Cobboldia*) oder durch ausgedehnte Flächenbildungen des Chitins, an denen eine grosse Luftmenge verdichtet wird.
4. Vervollkommnung der Organisation für den durch das Blutmedium zu recipirenden Sauerstoff.

Die Complication des Mechanismus, die Luftwege zu verschliessen, macht sich zur Verhinderung des Eindringens von Magenflüssigkeit nothwendig. In Folge dessen werden aber die Luftlöcher und Luftspalten so eng, dass sich eine Vergrösserung der Anzahl ersterer und eine Verlängerung letzterer nothwendig macht. Der zeitweilige Abschluss von sauerstoffhaltiger Luft veranlasst nun seinerseits die Bildung von Luftreservoirien. Diese Aufgabe wird in zwei Richtungen gelöst. Es bilden sich einerseits Einrichtungen, die durch einfache Lumenvergrösserung zu Luftreservoirien dienen, wie die Tracheenblasen bei *Cobboldia*, andererseits aber Organe, die augenscheinlich durch Luftverdichtung in Folge Flächenvergrösserung functioniren.

In letzter Linie entwickelt sich noch eine Einrichtung, welche dem zum Stoffwechsel nothwendigen Sauerstoff eine innigere und ausgedehntere Berührung mit dem aufnehmenden Medium gestattet. Es sind dies die acht conischen Tracheenstämme mit ihren metamorphosirten Tracheenendzellen.

Cobboldia ist unbedingt diejenige Form der Magenbremsen, die sich in der Gesamtheit der durch Anpassung metamorphosirten Organisation am wenigsten vom Urtypus der Muscarien entfernt hat. Grössere Differenzen, die scheinbar für eine isolirte Stellung sprachen, wie die Bildung von Tracheenblasen, liessen leicht den etwas modificirten Typus erkennen.

Zum Schlusse habe ich noch meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Chun, unter dessen Leitung ich die Arbeit vollendete, für die freundlichen Anweisungen und Unterstützungen durch literarische Hilfsmittel, sowie für die vielseitigen Anregungen meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Zugleich gedenke ich mit Dankbarkeit des verstorbenen Herrn Geheimen Rathes Prof. Dr. Leuckart, unter dessen Leitung ich die Arbeit begann.

Literaturverzeichniss.

- Clark Bracy, Observations of the genus Oestrus, in Transactions of the Linnean Society, 1797, vol. III, p. 289.
- Numan A., Waarnemingen omtrent de Horzel maskers welke in de maag van het paard huisvesten, in N. Verhandlgn. d. 1. Kl. Nederl. Institut, 1833, Deel 4, p. 139—281.
- Numan A., (Übersetzung der vorigen Abhandlung.) Über die Bremsenlarven im Magen der Pferde. Aus dem Holländischen von L. G. Hertwig. Berlin, 1837, in: Magazin für Thierheilkunde.
- Schröder van der Kolk, Mémoire sur l'Anatomie et la Physiologie du Gastrus equi, in Nieuwe Verhandlingen der eerste Klasse van het Koninklijk-Nederlandsche Institut. 11. Deel. Amsterdam, 1845.
- Joly M., Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur les Oestrides en général et particulièrement

sur les Oestrides qui attaquent l'homme, le cheval, le boeuf et le mouton, in Comptes-rendus de Séances de l'Académie des Sciences, Tome I, XXXI.

Schwab Conrad Ludwig, Die Östraciden, Bremsen der Pferde, Rinder und Schafe. Als Manuscript für Freunde der Naturgeschichte gedruckt. München, 1858.

Scheiber S. H., Vergleichende Anatomie und Physiologie der Östridenlarven. Diese Sitzungsberichte, 1. Theil mit 2 Tafeln im 41. Bd., 1860; 2. Theil mit 3 Tafeln im 45. Bd., I. Abth., 1862.

Brauer Friedr., Monographie der Östriden. Wien, 1863.

Meinert Fr., Bitrag til en Kritik af Schroeder van der Kolks Anatomie of Hestebremmens Larve, in Naturhistorik Tidsskrift. B. Raekke 1. Kopenhagen, 1861—1863.

Brauer Friedr., Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Function der Stigmenplatten der *Gastrus*-Larven, in Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, 1863, S. 133—136.

Krancher Oscar, Der Bau der Stigmen bei den Insecten. Dissert. Leipzig, 1881.

Brauer Friedr., Nachtrag zur Monographie der Östriden. *Cobboldia elephantis*, in Wiener Entomologische Zeitung, VI, Heft 8, 1887.

De Meijere J. C. H., Über zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven, in Tijdschr. v. Entom., 38. D., 1895, p. 65 bis 100.

Brauer Friedr., Beiträge zur Kenntniss aussereuropäischer Östriden. Wien, 1896 in Denkschriften der math.-naturw. Cl. der kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Bd. LXIV (*Cobboldia Gyrostigma rhinoc. bic.*).

Erklärung der Abbildungen.

Durchgehende Bezeichnungen:

Äussere Körperhaut: *hy* = Hypodermis, *a* = Faserschicht, *b* = äussere Cuticularschicht.

Tracheenwand: *mx* = Matrix, *a* = chitinöse Faserschicht, *β* = Chitinschicht mit dem Spiralfaden.

Fig. 1. Die rechte Hälfte des hinteren Körperendes der Larve von *Gastrus equi*. Man blickt von der Schnittfläche aus in den Körper hinein. Der sagittale Längsschnitt ist etwas rechts von der Medianlinie geführt, so dass die Zapfen des Ringes mit weggeschnitten und die drei Arcaden unten angeschnitten worden sind. Der Darm mündet natürlich auch genau in der Medianlinie, ist aber der Übersicht halber mit eingezeichnet worden.

asf = äussere Stigmenfalte, *isf* = innere Stigmenfalte, *p* = Stigmenplatte, *rf* = Ringfurche, *r* = Ring, *c* = Centralhöcker, *d* = Darm, *lk* = Luftkammer mit den sechs Tracheenöffnungen, *v* = Vorderwand der Luftkammer, *st* = Seitentracheenstamm, *dt* = Darmtracheenstamm, *ct* = conische Tracheenstämme, die Seitenäste und Zweige sind weggelassen, *pm* = Plattenmuskel, *lm* = Längsmuskel des zehnten Segmentes.

Fig. 2. Rechte Hälfte der Stigmenplatte von *Cobboldia elephantis* mit den drei Arcaden. Zehnfache Vergrösserung.

d = spitze und verzweigte Bedornung im dorsalen Theile der Ringfurche.

Fig. 3. Rechte Hälfte der Stigmenplatte von *Gastrus equi* mit den drei Arcaden. Die dunklen Querlinien sind die Klammern, von oben gesehen. Zehnfache Vergrösserung.

m = Mittelfeld, *c* = Centralhöcker, *z* = durchscheinende Zapfen des Ringes.

Fig. 4. Rechte Hälfte der Stigmenplatte von *Gyrostigma sumatrense* mit den drei Arcaden. Zehnfache Vergrösserung.

m = Mittelfeld, *c* = Centralhöcker, *dz* = dorsaler Zapfen des Ringes, *vz* = ventraler Zapfen.

Fig. 5. Rechte Hälfte der Stigmenplatte von *Gyrostigma rhinocerontis bicornis* mit den drei mäandrisch verschlungenen Arcaden. Zehnfache Vergrösserung.

m = Mittelfeld, *c* = Centralhöcker, *dz* = dorsaler, *vz* = ventraler Zapfen des Ringes.

Fig. 6. Ganze Stigmenplatte von *Gastrus haemorrhoidalis* im zweiten Larvenstadium mit den beiden Arcaden auf jeder Seite. Zehnfache Vergrößerung.

Fig. 7. Rechte Hälfte der vorderen Wand der Luftkammer. Schematisch.

ct = Öffnungen der conischen Tracheenstämme, *st* = Öffnung des Seitentracheenstammes, *zw* = Öffnungen kleiner Tracheenzweige, *dt* = Öffnung des Darmtracheenstammes, *d* = Darmcanal.

Fig. 8. Die vordere Hälfte des rechten Seitentracheenstammes von *Cobboldia elephantis* mit seinen blasenartigen Verdickungen der Seitenäste, Tracheenblasen.

vst = Vorderstigma, 2—6 = Auflösung der Tracheen, die aus den Tracheenblasen hervorkommen, im zweiten bis sechsten Segmente. *rtr* = rechter Seitentracheenstamm, *ltr* = linker Seitentracheenstamm.

Fig. 9. Schnitt durch die äussere Körperhaut von *Gastrus equi*.

k = körnige Zone der äusseren Cuticularschicht, *khy* = Kerne der Hypodermis, *bm* = Basalmembran, wenig entwickelt.

Fig. 10. Schnitt längs durch eine Tracheenwand von *Gyrostigma sumatrense* (oder auch einer anderen Form).

kmx = Kerne der Matrix, *bm* = Basalmembran, *lf* = zufällige Lösung der Faserschicht von der darüberliegenden Schicht, *sf* = Spiralfaden (quergeschnitten), *gm* = Grenzmembran.

Fig. 11. Aufsicht auf ein Stück der Aussenmembran einer Arcade zwischen den beiden Längsrinnen und über einer Klammer von *Gastrus*.

l = Längsspalt, Arcadenspalt, *h* = feine Chitinhärchen des Spaltlandes, *lr* = Längsrinne, *li* = feine erhabene Linien, Fortsätze der Chitinhärchen auf die Aussenmembran.

Fig. 12. Querschnitt durch eine mittlere Arcade von *Gastrus equi*.

b = Aussenmembran, *sb* = Stützbalken, *l* = Längsspalt, Arcadenspalt, *fb* = federnder Bügel der Klammer (rhombisches Täfelchen), *sp* = spongiöses Chitingerüst, *chp* = Chitinpfeiler (Stützpfeiler), *qb* = Querbälkchen, *chl* = Chitinlamelle, *n* = netzförmig durchbrochene Mitte desselben, *lr* = Längsrinne.

Fig. 13. Querschnitt durch eine äussere Arcade, so dass er gerade zwischen zwei Klammern geführt ist. Die angrenzenden Organe sind mit abgebildet.

l = Längsspalt, *lr* = Längsrinne, *sb* = Stützbalken, *sl* = Stützleiste, *pm* = Plattenmuskel, *sp* = spongiöses Chitingerüst der Platte, *r* = Ring (quergeschnitten), *rf* = Ringfurche, *h* = einfache und verzweigte Härchen ihrer Wand, *bl* = Blutflüssigkeit, *isf* = Stück der Wandung der inneren Stigmenfalte, *lk* = Raum der Luftkammer, *spf* = Spiralfaden, *khy* = Kerne der Hypodermis, *kmx* = Kerne der Matrix, *ü* = Übergangsstelle vom Spiralfaden zum spongiösen Chitin.

Fig. 14. Querschnitt durch eine Arcade von *Cobboldia elephantis*. In den unter dem Längsspalt befindlichen Raum kann man ein Stück hineinsehen.

b = Aussenmembran, l = Längsspalt mit feinen Härchen, sb = Stützbalken, bl = Blutflüssigkeit, sp = spongiöses Chitingerüst, hb = Halbbogen, rhb = Rudiment des gegenüberliegenden Halbbogens, cs = Chitinstrang, der die Halbbögen verbindet.

Fig. 15. Schematische Aufsicht auf ein Stück des Halbbogensystems einer Arcade von *Cobboldia elephantis*, schräg von oben gesehen.

hb = Halbbögen, rhb = Rudimente der gegenüberliegenden Halbbögen, cs = der die Halbbögen verbindende Chitinstrang, k = Klammer, dadurch gebildet, dass sich einer der gewöhnlich rudimentären Halbbögen ausnahmsweise entwickelt hat.

Fig. 16. Aufblick von schräg oben auf eine Klammer von *Gastrus equi* (natürliche Bogenbreite = 0.11 mm).

rh = rhombisches Täfelchen (Bügel), ar = Arme der Klammer.

Fig. 17. Zwei Klammern von *Gyrostigma sumatrense* in ähnlicher Stellung.

rh = rhombisches Täfelchen (Bügel), ar = Arme der Klammer, chf = die Täfelchen verbindender Chitinfaden.

Fig. 18. Eine Klammer von *Gyrostigma rhinocerotis bicornis*, ebenfalls schräg von oben betrachtet.

bg = starrer Bügel, ar = Arme der Klammer.

Fig. 19. Dieselbe von der Seite.

bg = starrer Bügel, ar = Arme der Klammer, b = Aussenmembran der Platte, l = Längsspalt.

Fig. 20. Nicht ausgebildete Chitinpfeiler von der Innenseite des Mittelfeldes.

Fig. 21. Ein Stück aus der Wand eines conischen Tracheenstammes mit zwei Ästen. Von *Gastrus equi*.

tz = Tracheenzellen, te = Tracheenendzellen, cz = capillare Zellverbindungen.

Fig. 22. Eine Tracheenzelle, angefüllt mit Capillaren von *Gastrus equi*.

w = Wand des Tracheenastes, z = Tracheenzweig, k = Kern mit zwei Formen von Kernkörperchen, pl = körnige Plasmaschicht um den Kern, km = Kernmembran, zf = Zellfortsätze mit Capillaren.

Fig. 23. Zwei Tracheenendzellen von *Gastrus equi*, der Fig. 21 entnommen und stärker vergrössert.

tr = Trachea, k = Kern der Zelle, c = capillare Ausläufer.

Fig. 24. Eine langgestreckte Tracheenzelle von *Cobboldia elephantis*. Natürliche Länge = 1 mm. Angefüllt ist sie mit fast parallel laufenden Capillaren.

k = Zellkern, pl = körnige Plasmaschicht um denselben, w = Wand des Tracheenastes.

Fig. 25. Querschnitt durch die Basis derselben Zelle. Es sind wenige, aber starke Capillaren geschnitten, die sich nach oben zu immer mehr verzweigen.

Fig. 26. Ein vorderer Stigmenapparat von *Gastrus equi*. Natürliche Grösse = 1 mm. Apparat und Trachea sind körperlich, die umhüllende Epithel- und Chitinschicht im Schnitt gezeichnet. Der Luftsack ist von der Seite betrachtet, so dass man von den vier hufeisenförmigen Stigmenwülsten

nur zwei zu Gesicht bekommt. Die Wölbungen derselben sind nach dem Kopfe zu gewendet.

tri = Trichter, *k* = Kopf, *hs* = Hals, *sl* = Stiel des Luftsackes; *stl* = eines der Stigmenlöcher, *tr* = Mündung des Seitentracheenstammes, *ü₁* = Übergangsstelle von der Hypodermis zur Matrix, *ü₂* = Übergangsstelle von der Matrix des Luftsackes zur Matrix des Tracheenstammes.

Fig. 27. Rechte Hälfte des Längsschnittes durch den oberen Theil vom Kopfe des Luftsackes, an dem sich die Stigmenwülste mit den Stigmenlöchern befinden. Der Schnitt ist etwa in der Mittellinie senkrecht zu Fig. 26 geführt, so dass jeder Stigmenwulst zweimal getroffen ist.

tri = Trichter, *wf* = wellige Faserschicht seiner Wandung, *ft* = Fältchen der Trichterwand, *sb* = Stützbalken, *sp* = spongiöse Chitinschicht mit den Pfeilern, *chs* = Chitinsäulen besetzen dicht die ganze innere Wand des Luftsackes, *ü* = Übergangsstelle von Hypodermis zur Matrix, *bz* = flaschenförmige Bildungszellen, *bc* = ihre plasmatischen Fortsätze in die Chitinsäulen, die Bildungscanälchen, *stl* = Stigmenloch. Die Stützkapsel ist längs geschnitten. *r* = Raum des Luftsackes.

Fig. 28. Längsschnitt durch ein Vorderstigma im zweiten Larvenstadium von *Gastrus haemorrhoidalis*.

st = Stigmenausgang, *h* = Härchen, auf der inneren Wandung sitzend, erste Entwicklungsstadien der Säulen, *tr* = Seitentracheenstamm.

Fig. 29. Ein vorderer Stigmenapparat von *Gyrostigma sumatrense*. Vierfache Vergrößerung.

tri = Trichter, *k* = Kopf, *stl* = Stiel des Luftsackes, *lö* = Stelle, wo sich die Stigmenlöcher befinden. *tr* = Seitentracheenstamm, *k* = schwacher Tracheenast nach dem Kauapparat, *d* = Dornen der äusseren Körperhaut.

Fig. 30. Die Stützkapsel eines Stigmenloches von *Gyrostigma rhinocerontis bicornis*, längs durchschnitten. Die Hohlkugel ist körperlich gezeichnet.

stl = Stigmenloch, *h* = Hohlraum der Stützkapsel, *u* = untere Öffnung derselben, in den Luftsack führend, *sp* = spongiöses Chitingerüst mit den Pfeilern, *sb* = Stützbalken mit Bildungscanälchen (quergeschnitten).

Fig. 31. Die Stützkapsel eines Stigmenloches von *Cobboldia elephantis*, längs durchschnitten. Die längsgeschnittene Halbkugel ist wieder körperlich gezeichnet.

stl = Stigmenloch, *sp* = spongiöses Chitingerüst mit den Pfeilern, *sb* = Stützbalken mit quergeschnittenen Bildungscanälchen, *lg* = Luftgang zwischen dem spongiösen Chitingerüst.

Fig. 32. Zwei spongiöse Chitinsäulen aus dem Luftsack von *Gastrus equi*, aus einem Längsschnitt durch den Luftsack.

bz = flaschenförmige Bildungszellen, *bc* = Bildungscanälchen, *a+mx* = Wand des Luftsackes.

Fig. 33. Querschnitt durch die Wand des Luftsackes von *Gastrus equi*, so dass die Bildungscanälchen quergeschnitten sind. Die Faserschicht hat sich röhrenförmig um dieselben in vielen Schichten abgelagert.

chs = Angedeutete Chitinsäulen, *bc* = Bildungscanälchen im Querschnitte, *bc₁* = ein etwas in seinem Verlaufe getroffenes Bildungscanälchen, *bz* = flaschenförmige Bildungszellen der Matrix, *rf* = röhrenförmige Schichten der Faserschicht, *a+mx* = Wand des Luftsackes.

Fig. 34. Querschnitt durch eine Chitinsäule aus dem Stiel des Luftsackes von *Gastrus equi*.

bc = Bildungscanal, *fc_b* = flächenartige Verbreiterungen der Chitinstäbchen.

Fig. 35. Längsschnitt durch den Luftsack von *Gyrostigma rhinocerontis bicornis*. Die Wand ist dicht mit langen, dünnen, ährenförmigen Chitinsäulen (Schuppensäulen) besetzt, die sich an ihren Enden keulenartig verdicken.

st = Stelle, wo sich die Stigmenöffnungen befinden, *tr* = Mündung des Seitentracheenstammes.

Fig. 36. Ein Stück aus dem Stiel einer solchen Säule (*Gyrostigma rhinocerontis bicornis*), körperlich gezeichnet. Die Schüppchen liegen dachziegelartig nach oben zu übereinander.

Fig. 37. Querschnitt durch denselben, so dass nur eine Lage von Schüppchen getroffen ist, die in die Ebene heruntergeklappt worden ist.

bc = Bildungscanal, *s* = Schüppchen, *chk* = solider Chitinkolben.

Fig. 38. Längsschnitt durch das Vorderende einer solchen Säule von *Gyrostigma rhinocerontis bicornis*.

bc = Bildungscanal, *s* = langgeschnittene Schüppchen, *chk* = solider Chitinkolben.

Fig. 39. Chitinsäule aus dem Luftsack von *Gyrostigma sumatrense*. Längsschnitt. Auf der Spitze der Säule sitzt ein ellipsoider Chitinballon, dessen Aussenwand dicht mit feinen Härchen besetzt ist.

bz = Bildungszelle, *bc* = Bildungscanal, *sp* = spongiöse Chitinschicht, *ebc* = Erweiterung des Bildungscanales im Kolben des Ballons. *h* = Hohlraum (Luftraum) zwischen den stützenden Ästen, *w* = Wandung des Ballons.

Fig. 40. Ein Stück der Wandung des Chitinballons von oben betrachtet. Die Härchen erscheinen durch Verkürzung als Punkte. Sehr stark vergrößert. Der Abstand der Härchen von einander beträgt etwa 0.001 mm.

h = Härchen, *st* = verbindende Chitinstäbchen, *l* = Löcher des äusserst feinmaschigen Chitinnetzes, das die Wandung des Ballons bildet.

Fig. 41. Die Stigmenöffnung der Puppentonne von *Gastrus equi* (Hinterstigma). Die Stigmenfalten haben sich über die Stigmenplatte zusammengefaltet. Die äussere erhebt sich etwas kegelförmig und lässt in der Mitte die innere durchblicken, welche einen Querspalt nach der Stigmenplatte bildet.

Inhaltsverzeichniss.

	Seite
Einleitung	235
Objecte der Untersuchung	236
Verzeichniss der bekannten Arten	238
Historischer Überblick	240
Methoden der Untersuchung	245
Allgemeine Topographie der Respirationsorgane	248
Bau der äusseren Körperhaut	253
Bau der Tracheenwandung	255
Die Stigmenplatte	257
Die Aussenmembran	257
Die Stützbalken	258
Die Klammern	259
Das spongiöse Chitingerüst	263
Das Mittelfeld	268
Der Ring	268
Die Luftkammer	268
Die Ringfurche	269
Genese des gesammten hinteren Stigmenapparates	270
Der vordere Stigmenapparat	275
Der Trichter	276
Die Stigmenlöcher	276
Der Luftsack	278
Das vordere Stigma im zweiten Larvenstadium	284
Die Tracheenzellen	285
Vergleichende Übersicht über die Function der gesammten Respirations- organe	288
Rückblick und Schluss	295
Literaturverzeichniss	296
Erklärung der Abbildungen	298



Enderlein, Günther. 1899. "Die Respirationsorgane der Gastriden."
Sitzungsberichte 108, 235–303.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/31093>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/232576>

Holding Institution

Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

Sponsored by

Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.