

P. 99
N° 9—10

NOVEMBRE—DÉCEMBRE

1930

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

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

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1930



rcin.org.pl

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

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

O stosunku ciątek Hassalla do sąsiednich naczyń krwionośnych w grasicy płodów ludzkich. — Über die Beziehung der Hassall'schen Körperchen zu den benachbarten Blutgefäßen in der Thymus menschlicher Phœten ¹⁾.

Mémoire

de **M. M. KOSTOWIECKI**,

présenté dans la séance du 10 Novembre 1930, par M. E. Godlewski m. t.

(Planches 40—41)

Einleitung.

Die zahlreichen Untersuchungen, die über die Hassall'schen Körperchen der Thymus seit ihrer Entdeckung durch Hassall (1846) durchgeführt worden sind, hatten eine Reihe von Ansichten über deren Entstehung, Reifung und Involution zur Folge. So gibt es heute einige Theorien, von denen eine jede ein anderes Element als die ursprüngliche Anlage des Hassall'schen Körperchens annimmt. Es sollen hier nicht alle Theorien aufgezählt werden, da sie nur historisches Interesse besitzen. Dagegen wollen wir die zwei diametral entgegengesetzten Theorien etwas näher betrachten, da sie sich noch immer gegenseitig bekämpfen, was seinen Ausdruck in den Arbeiten der letzten Jahre findet.

Eine von diesen Theorien (die sogen. Theorie von der vaskulären Herkunft der Hassall'schen Körperchen) nimmt an, daß diese entsprechend veränderte Blutgefäße darstellen, wobei sie aus neuentstehenden und schon ausgebildeten Kapillaren, Praekapillaren und kleinen venösen Gefäßen der inneren Thymussubstanz entstehen können.

¹⁾ Referiert in einer Sitzung der Polnischen Anatomisch-Zoologischen Gesellschaft im Juli 1930 und in einer Sitzung der Polnischen Biologischen Gesellschaft im Oktober 1930 zu Lwów.

Ranvier war der erste, der die Entstehung der Hassall'schen Körperchen aus den Blutgefäßen der Marksubstanz der Thymus annahm. Nach Ranvier und Cornil (1869) sollen die Hassall'schen Körperchen aus den Zellen der Gefäßwand auf diese Weise entstehen, daß in den Blutgefäßwänden Bläschen gebildet werden, die sich dann abschnüren, während sich die Zellen konzentrisch anordnen. Die Bläschen unterliegen schließlich einem Kalkifikationsprozeß. Die Autoren wiesen jedoch auf die Ähnlichkeit zwischen den Hassall'schen Körperchen und den früher durch sie selbst beschriebenen »Sarcome angiolithique« hin.

Weitere Untersuchungen in dieser Richtung unternahm Afanassiew (1877). Nach diesem Autor findet die Verwandlung der Kapillaren bzw. kleiner Venen in Hassall'sche Körperchen in den Endothelzellen der Gefäße statt, die proliferierend an manchen Stellen das ganze Gefäßlumen einnehmen. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen, die sich in den Endothelzellen abspielen, kommt es zu einer Abschnürung der Gefäße an einer oder an mehreren Stellen, die schließlich zu einer vollkommenen Trennung der Gefäße führt. Rote und weiße Blutkörperchen sammeln sich zwischen den Fasern der Adventitia an, wodurch diese Schicht bedeutend dicker wird. Auf diese Weise entstehen nach Afanassiew Gefäßabschnitte, die an ihren Enden geschlossen sind und die im Innern alle morphologischen Blutbestandteile beherbergen.

Eine ähnliche Ansicht vertreten auch Nussbaum und Machowski (1902), welche die oben beschriebenen Entwicklungsstadien der Hassall'schen Körperchen in der Amphibienthymus beobachtet hatten, wobei sie ihre Untersuchungen auf einem ganzen Evolutionszyklus der Hassall'schen Körperchen aus den Blutgefäßen stützten. Die Autoren zeigten, daß sich im Innern der Hassall'schen Körperchen Blutkörperchen befinden, die zunächst keine Veränderungen aufweisen, später aber degenerieren und zerfallen. Die Zerfallsprodukte der Blutkörperchen bilden den Großteil des Detritus, der sich infolge des Hämoglobingehaltes sehr stark mit Eosin färbt. Die Reihe von Autoren, die die vaskuläre Theorie annehmen, wird von H. Jordan und G. Horsley (1927) geschlossen, welche ebenfalls eine Proliferation der Kapillar- und Praekapillarendothelien als die erste Phase der Verwandlung dieser Gefäße in die Hassall'schen Körperchen ansehen.

Die zweite Theorie (der sog. retikulären Herkunft der Hassall'schen Körperchen) nimmt im allgemeinen an, daß die ursprüngliche Anlage des Hassall'schen Körperchens durch eine Zelle des retikulären Gewebes gebildet wird, die aus unbekannter Ursache zu wachsen beginnt, wobei sich der Kern und das Plasma vergrößern. Diese Volumszunahme hat zur Folge, daß sich die benachbarten Retikulumzellen an die Peripherie der hypertrophischen Zelle anlegen und allmählich vergrößern. A. Hammar spricht sich über das Entstehen der Hassall'schen Körperchen folgendermaßen aus:

»Die Bildung scheint damit anzufangen, daß eine Zelle, seltener ein paar nebeneinanderliegende Zellen des Retikulum bedeutend an Größe gewinnen und eine mehr sphärische Gestalt annehmen. Indem sie bei dieser Vergrößerung die Nachbarzellen erreichen, werden diese durch den Wachstumsdruck seitwärts verschoben und lagern sich der centralen Zelle schalenförmig an. Auch die peripheren Zellen werden bald hypertrophisch, wodurch das Gebilde weiterwächst und neue Zellen an seine Peripherie angefügt werden«. »Bei dem so fortschreitenden Wachstum können zwei oder mehrere Körperchen einander erreichen, sich aneinander fügen und nunmehr als eine einheitliche Bildung weiter wachsen. Es entstehen also zusammengesetzte Hassall'sche Körperchen«.

Die so entstandenen Hassall'schen Körperchen besitzen an ihrer Peripherie mehr oder weniger veränderte Retikulumzellen: »Fast immer findet man, dass die peripheren Zellen nach außen Fortsätze besitzen, wodurch sie sich mit den umgebenden Retikulumzellen verbinden«. (A. Hammar 1909). Tatsächlich sind in gut fixierten und gefärbten Präparaten die protoplasmatischen Ausläufer, welche die äußere Teilschicht der Hassall'schen Körperchen mit den Retikulumzellen verbinden, fast immer sichtbar.

Neben Hassall'schen Körperchen, welche aus einigen oder mehreren konzentrisch gelagerten Zellen zusammengesetzt sind, gibt es noch andere, die prinzipiell nur aus einer einzigen Zelle aufgebaut sind. Nach A. Hammar entstehen diese ebenfalls aus Retikulumzellen, denn es finden sich zahlreiche Übergangsformen zwischen diesem Typus der Hassall'schen Körperchen und den Zellen des retikulären Gewebes: »Hiermit sind auch Gründe angeführt, die meines Erachtens die Abstammung der Hassall'schen

Körperchen aus den Retikulumzellen außer Zweifel stellen«. (A. Hammar l. c.).

Den Anschauungen Hammar's ähnlich sind diejenigen von Alex. Maximow: »Es ist natürlich selbstverständlich, daß sie (die Hassall'schen Körperchen) mit Blutgefäßen und bindegewebigen Elementen überhaupt, wie es manche früher annahmen, nichts zu tun haben. Es sind lediglich Ansammlungen von in besonderer Weise veränderten, zum Teil degenerierten, zum Teil hypertrophischen, konzentrisch geschichteten Epithelzellen«. (A. Maximow 1909).

Aus dem Obigen folgt es, daß alle drei Typen der Hassall'schen Körperchen denselben Ursprung besitzen und zwar die Retikulumzelle. Sobald diese gewuchert ist und im Durchschnitt eine kreisförmige oder ovale Gestalt annimmt, wobei das Plasma eventuell einen konzentrischen Bau aufweist, so haben wir ein sogen. einzelliges Hassall'sches Körperchen vor uns. Wenn zu den Veränderungen einer solchen Zelle noch weitere Veränderungen benachbarter Retikulumzellen hinzutreten, d. h. wenn sich diese der Peripherie der ersten Zelle anlegen und später proliferieren, so kommt es zur Bildung eines einfachen mehrzelligen Hassall'schen Körperchens. Wachsen zwei oder mehrere solcher Körperchen zusammen, so entsteht ein zusammengesetztes mehrzelliges Hassall'sches Körperchen.

Ich hatte die Absicht in meiner Arbeit die Formen verschiedener Hassall'schen Körperchen plastisch darzustellen und mich zu überzeugen, ob ein Zusammenhang zwischen den Hassall'schen Körperchen und den Blutgefäßen besteht.

Dem Direktor des Histologisch-Embryologischen Instituts der Universität Lwów Herrn Prof. Dr. W. Szymonowicz will ich an dieser Stelle für seine Ratschläge während der Arbeit meinen herzlichsten Dank ausdrücken.

Material und Methode.

Zur Rekonstruktion der Hassall'schen Körperchen verwendete ich ausschließlich menschliches Material, das mir in der ginekologischen Klinik des Herrn Prof. Dr. K. Bocheński gef. überlassen wurde. Das Alter der untersuchten Phoeten schwankte zwischen dem dritten Phoetalmonat und der Phoetalreife.

Das Material wurde in verschiedenen Flüssigkeiten fixiert, am häufigsten bediente ich mich jedoch des Heidenhain'schen Gemisches »Susa«, sowie der Flüssigkeiten nach Carnoy, Zenker, Bouin, Lang sowie von Überosmiumsäure. Es wurde in Paraffin eingebettet. Die Dicke der Schnittserien betrug 10 μ , in einem einzigen Falle 15 μ . Eine größere Schwierigkeit bereitete das Anlegen von Richtlinien aus dem Grunde, weil eine Stückfärbung mit Karmin bzw. Parakarmin oder Hämatoxylin Gagé und Eosin keine zufriedenstellenden Resultate gab. Da man eigentlich nur bei der Stückfärbung mit Hilfe eines entsprechenden Lacks (ich gebrauchte »Nubian Waterproof Blacking« Lack von Grübler) Richtlinien erreichen kann, weil sich sonst bei der Schnitffärbung der Lack in Alkohol auflöst, so mußte ich eine andere Methode anstreben, die mir einerseits eine Doppelfärbung gestatten, andererseits Richtlinien geben würde.

So gebrauchte ich also in einem Falle Froschnerven aus dem Lumbosakralplexus, die in entsprechenden Korkrahmen möglichst parallel aufgezogen, fixiert und in Paraffin eingebettet waren. In die Einbettungsrahmen schüttete ich Paraffin, legte nachher in sie die Korkrahmen mit den Nerven hinein und darauf erst das zu untersuchende Material. Diese schon bekannte Methode ist nur dann zweckentsprechend, wenn beim Zeichnen der Präparate die Vergrößerung nicht zu stark gewählt wird (bis 100-fach). Da ich jedoch meistens stärkere Vergrößerungen benötigte (etwa 480-fach), so konnte ich diese Methode nicht brauchen, weil die Entfernung zwischen den Nervquerschnitten als Richtlinien und der Marksubstanz der Thymus zu groß ausfiel. Deshalb wendete ich folgendes Verfahren an: nach Aufkleben des Paraffinblockes mit dem Material auf einer beweglichen Metallgrundlage, legte ich diese in das Mikrotom ein und schnitt zuerst das Paraffin, dann das Material selbst rechtwinkling zu der Fläche, in welcher ich später das Material schneiden sollte. Ich gelangte fast bis zur Marksubstanz der Thymus. Auf diese Weise schnitt ich das Paraffin und einen Teil von dem Material von zwei, drei oder sogar vier Seiten weg. Die Folge davon war, daß ich zwischen den Schnittflächen Kanten erhielt (in den mikroskopischen Präparaten die Scheitel der Winkel), die in Verbindung mit jenen Flächen mir als Richtlinien gedient hatten. Darauf tauchte ich den so beschnittenen Block einige Male auf einige Sekunden in hartes,

bis 65—70° C erwärmtes Paraffin. Nach Anfertigung und Färbung einer Serie erhielt ich also ein mikroskopisches Präparat mit mindestens zwei Winkeln, die durch die Beschneidung des Materials entstanden sind. Die Schenkel und Scheitel der Winkel dienten mir als Richtlinien. Die Methode erwies sich als leicht und praktisch.

Zur Färbung der Serien gebrauchte ich in zwei Fällen Hämatoxylin Gagé und Eosin, in anderen die Methode von Pasini. Außer diesen Methoden verwendete ich zur Färbung von Präparaten, nach denen keine Modelle angefertigt worden sind, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain mit nachfolgender Eosinfärbung, Thiazinrot oder Anilinblau mit Orange *G* nach Mallory, die »Azan« Methode, die Biondi-Ehrlichsche Färbung und andere.

Die Zeichnungen sind mit dem Abbé-Zeiss'schen Zeichenapparat hergestellt worden, wobei einzellige, einfache mehrzellige und zusammengesetzte mehrzellige Hassall'sche Körperchen, die Blutgefäße der Thymusmarksubstanz, in manchen Fällen auch die Gefäße der Rinde berücksichtigt worden sind.

Die Rekonstruktionen führte ich nach der Born'schen Methode aus. Beim Walzen der Wachsplatten zu den 480-fachen Vergrößerung (die Dicke der Metallstäbchen betrug 4·8 mm) hatte ich diese Unbequemlichkeit, daß das Wachs durch die, mit den Metallstäbchen unbedeckten Ränder herausfloß. Dem suchte ich dadurch abzuhelpen, daß ich zwischen die Metallstäbchen etwas Wachs auftrug, das gleichzeitig die freien Papierränder auf der lithographischen Steinplatte festhielt.

Nach Fertigstellung des Modells überstrich ich die Blutgefäße und die Hassall'schen Körperchen mit entsprechenden Glasfarben von le Franc.

Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus einem 5 monatigen Phoetus.

Die Abb. 1 und 2 stellen ein Hassall'sches Körperchen (die Rekonstruktion wurde bei 480-facher Vergrößerung angefertigt) von seinen beiden entgegengesetzten Seiten dar. Es besitzt eine eiförmige Gestalt und ist mit seiner langen Achse, die ungefähr 100 μ beträgt, schräg zum daneben verlaufenden Kapillargefäß *d* gestellt. Aus dem engeren Pol des Körperchens treten zwei trichterförmige Ausläufer *a* und *b* heraus, die mit ihrer Basis mit

dem Stamm des Körperchens in Verbindung treten, mit ihren engeren Enden dagegen sich auf der entgegengesetzten Seite mit der Kapillare *d* vereinigen, die hier etwas breiter ist als in ihren übrigen Teilen. Auf dem Stamm des Hassall'schen Körperchens

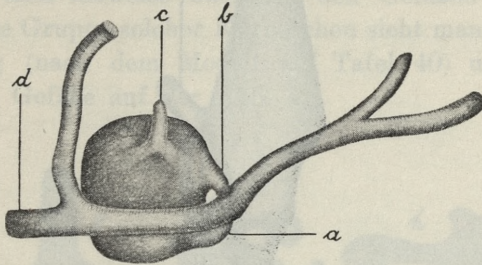


Abb. 1. Plastische Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens mit daneben verlaufendem Kapillargefäß aus der Thymus eines 5 monatigen menschlichen Phoetus. Vergrößerung 240-fach. Erklärung im Text.

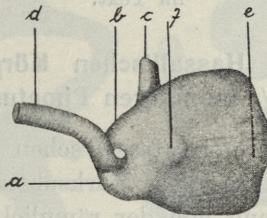


Abb. 2. Dasselbe Körperchen wie in Abb. 1 von der entgegengesetzten Seite gesehen. Erklärung im Text.

ist noch ein dritter Ausläufer *c* sichtbar, der das Körperchen an der Stelle verläßt, wo sich mit ihm der Ausläufer *b* vereinigt, sowie zwei kleine Höcker *e*, *f*.

Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus einem 6 monatigen Phoetus.

Die Abb. 3 stellt ein in die Länge gezogenes Hassall'sches Körperchen (die Rekonstruktion wurde bei 480-facher Vergrößerung angefertigt) dar. Sein größtes Ausmaß beträgt etwa 190 μ . Der Stamm des Körperchens ist im mittleren Teil am stärksten, auf beiden Polen verengt. Ein Pol ist dichotomisch geteilt. Mehrweniger in der Mitte des Körperchens geht vom Praekapillar-

gefäß *b* ein kurzer Ausläufer *a* aus, der sich mit dem Hassall'schen Körperchen verbindet.

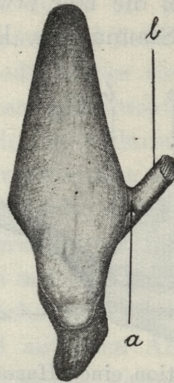


Abb. 3. Plastische Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus der Thymus eines 6 monatigen menschlichen Phoetus, das mit einer daneben verlaufenden Praekapillare verbunden ist. Vergrößerung 240-fach. Erklärung im Text.

Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus einem 6 $\frac{1}{2}$ monatigen Phoetus.

Die Rekonstruktion von Hassall'schen Körperchen mit den benachbarten Blutgefäßen der Marksubstanz sowie der Rinde gibt uns eine Vorstellung von der räumlichen Ausbreitung dieser Körperchen in gegenseitiger Beziehung sowie in der Beziehung zu den Blutgefäßen, besonders dann, wenn sich die Rekonstruktion auf ein ganzes Läppchen oder wenigstens auf eine Hälfte desselben erstreckt.

Dies hat jedoch die Unbequemlichkeit zur Folge, daß die Vergrößerung verhältnismäßig schwach sein muß (etwa 100-fach), da bei stärkeren Vergrößerungen die Rekonstruktion zu große Ausmaße annehmen würde. Deshalb wendete ich diese Methode bloß in einem Falle an, in allen anderen rekonstruierte ich nur kleine Ausschnitte der Läppchen.

Auf Tafel 40 ist das Modell der Blutgefäße und der Hassall'schen Körperchen bei 80-facher Vergrößerung dargestellt. Man sieht dort einige große venöse Gefäße, die im Septum zwischen den Läppchen liegen. In diese Gefäße mündeten größere, in der Marksubstanz der Läppchen verlaufende Venen, sowie kleine

Venen und Kapillargefäße, die das Blut aus der Rinde abführen. In der Marksubstanz liegen im Netz der Blutgefäße die Hassall'schen Körperchen charakteristisch verteilt. Den mittleren Teil nehmen große Hassall'sche Körperchen von verschiedenster Gestalt ein (sie sind teilweise zwischen den Gefäßen blau gefärbt sichtbar). Eine Gruppe solcher Körperchen sieht man in zweifacher Vergrößerung (nach dem Modell auf Tafel 40) und nach Entfernung aller Gefäße auf der Abb. 4.

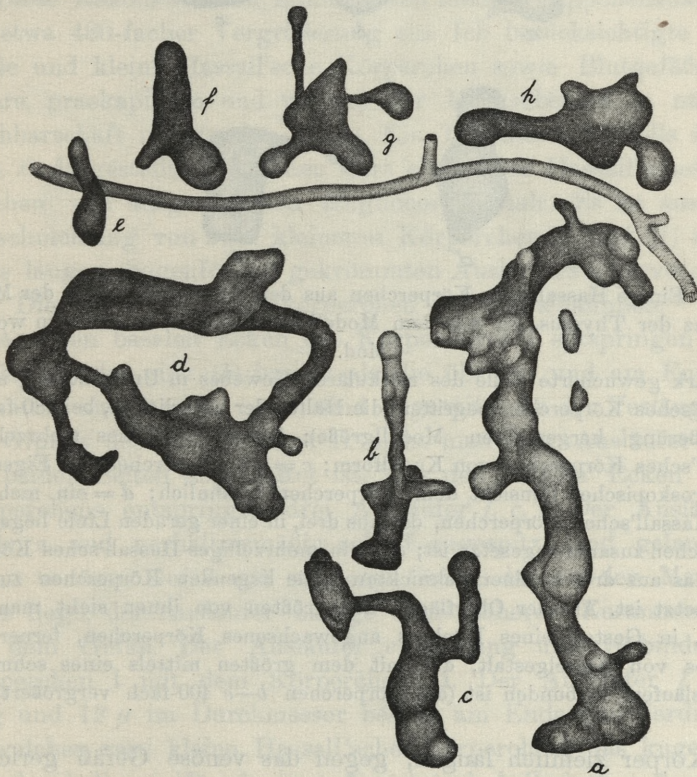


Abb. 4. Eine Gruppe von großen Hassall'schen Körperchen aus dem mittleren Teil der Marksubstanz eines Thymusläppchens des 6 $\frac{1}{2}$ monatigen Phœtus, die aus dem Modell auf Tafel 40 entnommen und in ihrer natürlichen Lage aufgestellt worden sind. Vergrößerung 160-fach. Erklärung im Text.

Das Körperchen *a* hat eine längliche Gestalt; sein längstes Ausmaß beträgt etwa 650 μ . Seine Oberfläche ist mit Erhebungen, Höckern und Ausläufern bedeckt. Die Körperchen *b* und *c* sind

zweifach gegabelt, das Körperchen *d* erinnert mit seinem Aussehen an einen deformierten Ring. Die restlichen vier Hassall'schen Körperchen *e, f, g, h*, liegen in einer Reihe mehrweniger auf demselben Niveau neben einem kleinen venösen Gefäß. Das Körperchen *e* ist aus einer Verschmelzung von zwei kleineren Körperchen entstanden. Das Körperchen *f* besitzt einen im Verhältnis

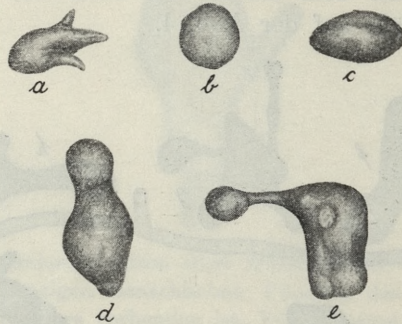


Abb. 5. Einige Hassall'sche Körperchen aus den peripheren Teilen der Marksubstanz der Thymus, die aus dem Modell auf Tafel 40 entnommen worden sind.

a = stark gewucherte Zelle des retikulären Gewebes in Umwandlung in ein Hassall'sches Körperchen begriffen (die Hälfte der natürlichen, bei 480-facher Vergrößerung hergestellten Modellgröße); *b* = ein einfaches mehrzelliges Hassall'sches Körperchen von Kugelform; *c* = ein Körperchen von Eigestalt, in mikroskopischer Hinsicht dem Körperchen *b* ähnlich; *d* = ein mehrzelliges Hassall'sches Körperchen, das aus drei, in einer geraden Linie liegenden Körperchen zusammengesetzt ist; *e* = ein mehrzelliges Hassall'sches Körperchen, das aus drei in einer geknickten Linie liegenden Körperchen zusammengesetzt ist. Auf der Oberfläche des größten von ihnen sieht man ein kleines, in Gestalt eines Höckers angewachsenes Körperchen, ferner ein größeres von Kugelgestalt, das mit dem größten mittels eines schmalen Ausläufers verbunden ist (die Körperchen *b*—*e* 400-fach vergrößert).

zum Körper ziemlich langen, gegen das venöse Gefäß gerichteten Ausläufer. Mit dem Stamm der Körperchen *g, h*, verbinden sich kleine, im allgemeinen kugelige Körperchen mit Hilfe dünner Ausläufer. Neben großen Hassall'schen Körperchen befinden sich kleine Körperchen, die sehr oft mit dem Stamm der ersteren zusammenwachsen. So zusammengefügte Körperchen stellen sich in den Modellen als kleinere oder größere Höcker dar.

Die peripheren Teile der Marksubstanz nehmen kleine Hassall'sche Körperchen ein. Mit ihrem Aussehen erinnern sie an Ku-

geln *b*, Ellipsoide *c* u. s. w. Man findet auch ähnliche, miteinander verwachsene Körperchen, dann hängt das Aussehen eines solchen Körperchens von der Gestalt der zusammenwachsenden Körperchen (*d*, *e*) ab, wie aus Abb. 5 ersichtlich ist.

Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus einem 7 monatigen Phoetus.

Diese Rekonstruktion nimmt einen kleinen Lappchenausschnitt bei etwa 480-facher Vergrößerung ein. Ich berücksichtigte in ihr große und kleine Hassall'sche Körperchen sowie Blutgefäße (kapillare, praekapillare und venöse) der Marksubstanz in nächster Nachbarschaft und in der Rinde. Ein Teil dieses Modells ist auf Abb. 6 dargestellt. Wir sehen dort ein großes Hassall'sches Körperchen von ausgesprochen länglicher Gestalt. Es ist aus einer Verschmelzung von zwei kleineren Körperchen (I und II) mittels eines langen, bogenförmig gekrümmten Ausläufers *c* hervorgegangen. Die Form der Einzelkörperchen ist prismenähnlich.

Aus den basalen Ecken des Körperchens I entspringen kurze Ausläufer: der eine (*b*) breiter als die übrigen und am Ende abgerundet, zwei andere (*a*, *d*) sind zugespitzt. In der Verlängerung des Gipfels des Körperchens II sieht man den Ausläufer *i*, der auf beiden Seiten abgeplattet ist. Aus den basalen Ecken dieses Körperchens entspringen drei Ausläufer *j*, *c*, *l*. Der Ausläufer *j* ist kurz und verhältnismäßig scharf zugespitzt und gelangt zu einem venösen Gefäß von mittlerer Größe, das in der Marksubstanz liegt; der Ausläufer endigt ohne näheren Zusammenhang mit dem Gefäß. Der Ausläufer *c* ist lang und verbindet das Körperchen I mit dem Körperchen II. Der Ausläufer *l* 142 μ lang und 12 μ im Durchmesser besitzt am Ende eine Verdickung *m*, welcher zwei kleine Hassall'sche Körperchen, das kugelige *n* und das halbmondförmige *o* aufgesetzt sind. Zwischen den Ausläufern *j*, *l*, sieht man den Ausläufer *k*, der mit einem Hassall'schen Körperchen von Eigestalt endigt. Auf der Wand des Körperchens II, zwischen den Ausläufern *c*, *j*, befindet sich eine Verdickung, auf deren Peripherie in verschiedenen Höhen vier kugelige oder eiförmige Hassall'sche Körperchen (*e*, *f*, *g*, *h*) aufgesetzt sind.

Außerdem sieht man auf der beigelegten Abb. 6 ein längliches Hassall'sches Körperchen III, welches im ganzen das Aus-

sehen eines Kipfels besitzt. Aus dem einen Pol geht ein Ausläufer *r* aus, der am Ende etwas verbreitert ist und in die Nähe des Ausläufers *l* gelangt.

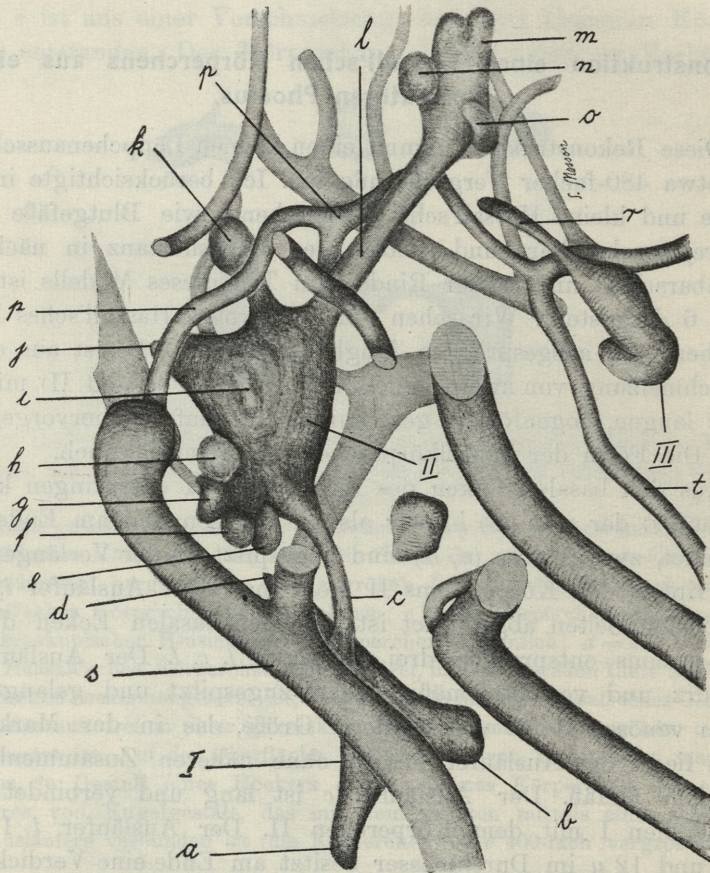


Abb. 6. Plastische Rekonstruktion von Hassall'schen Körperchen und venösen Gefäßen (*s*), Praekapillaren (*p*) und Kapillaren (*t*) aus der Thymus eines 7 monatigen Phoetus. Vergrößerung 240-fach. Erklärung im Text.

Das Hassall'sche Körperchen *a* (Abb. 7) ist demselben Modell entnommen, dessen Teil in der Abb. 6 dargestellt ist. Es besitzt eine längliche Gestalt und ist an den beiden Endabschnitten unter einem rechten Winkel nach entgegengesetzten Seiten umgebogen. Mit dem einen Ende umgreift das Körperchen das kleine venöse Ge-

fäß *b* so dicht, daß man den Eindruck erhält, als ob das Körperchen *a* eine Abzweigung dieses Gefäßes wäre. Das zweite Ende des Körperchens ist gegen das praekapillare Gefäß *c* gewendet, welches sich mit dem venösen Gefäß *b* verbindet.

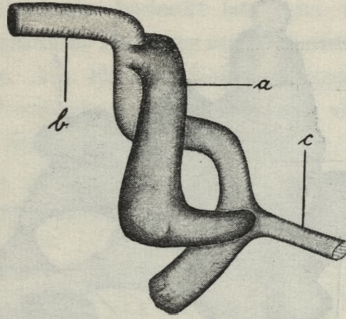


Abb. 7. Plastische Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens mit einer anliegenden kleinen Vene aus der Thymus eines menschlichen 7 monatigen Phoetus. Vergrößerung 240-fach. Erklärung im Text.

Aus demselben Modell, wie das auf Abb. 7 dargestellte Hassall'sche Körperchen, rührt auch das Körperchen auf Abb. 8. Es besteht aus zwei Körperchen I und II, die mittels des Aufläufers *f* miteinander verbunden sind. Im ganzen erinnert es mit seiner Gestalt an ein ungleichschenkliges Hufeisen. Auf der Oberfläche des Stammes von Körperchen I sieht man eine Reihe von Erhebungen und Höckern sowie einige Ausläufer (*a, b, c, d, e, f*). Der Ausläufer *a*, der in der Verlängerung des Aufläufers *i* liegt (er ist sichtbar auf Abb. 6, die sich auf dieselbe Rekonstruktion bezieht), ist breit und ähnlich wie jene am Ende auf beiden Seiten abgeplattet. Der Ausläufer *b* ist bogenförmig gekrümmt, am Ende kugelig und besitzt auf seiner Oberfläche einen Höcker. Der Ausläufer *c*, der fast zweimal so dick ist als die übrigen, geht im Endabschnitt in den dünnen Ausläufer *d* über, der mit einem kugeligen Körperchen endigt. Der letzt erwähnte Ausläufer *d* tritt an ein kleines (auf der Abb. nicht dargestelltes) venöses Gefäß heran, indem es dem letzteren fast anliegt, mit ihm jedoch in keiner engeren Beziehung steht. Die beiden Ausläufer *e, f* liegen eng beieinander, der Ausläufer *f* verbindet, wie schon gesagt, das Körperchen I mit dem Körperchen II. Das Hassall'sche Körperchen II ist länglich

und näher dem Verbindungsende mit dem Körperchen I bedeutend dicker als im weiter gelegenen Teile, welcher dazu von beiden Seiten abgeplattet ist. Aus dem dickeren Ende des Körperchens II geht ein knieförmig gebogener Fortsatz *g* aus, der mit

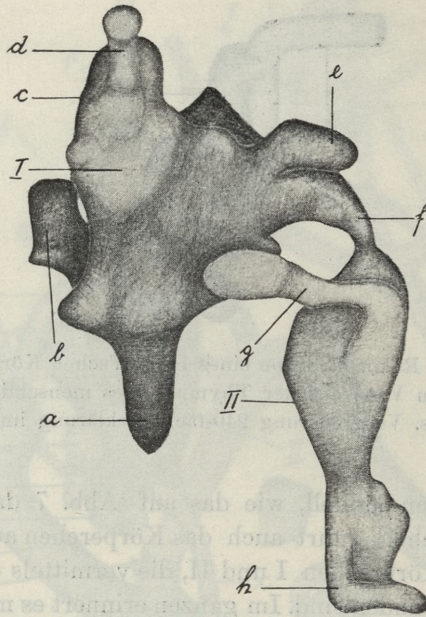


Abb. 8. Plastische Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus der Thymus eines 7 monatigen menschlichen Phoetus. Vergrößerung 240-fach. Erklärung im Text.

einem Körperchen von Eiform endigt. Auf der Oberfläche des engeren Teiles des Körperchens II sieht man zwei nebeneinandergelegene Höcker und den unter einem rechten Winkel gebogenen Fortsatz *h*.

Auf den Abb. 9, 10 und 11 sieht man ein Hassall'sches Körperchen (Rekonstruktion bei 480-facher Vergrößerung) aus einem 7 monatigen Phoetus von drei Seiten dargestellt. Der Stamm des Körperchens ist eine große Masse von halbmondförmiger Gestalt, wie sie am besten auf Abb. 11 zum Vorschein tritt. Auf der konvexen Seite des Körperchens befinden sich einige Unebenheiten und ein Höcker (Abb. 10).

Auf der konkaven Seite des Stammes (Abb. 9 und 11) zwischen den Schenkeln *i*, *l* des Halbmondes, sieht man einen flachen und breiten Ausläufer, der sich einerseits mit dem Stamm des Körperchens verbindet, anderseits mit dem Schenkel *i* und teilweise in das kleine Hassall'sche Körperchen *h* übergeht, dessen Oberfläche mit kleinen Höckern bedeckt ist. Aus dem strangartigen Ausläufer geht ein schmaler Fortsatz aus, der mit dem Hassall'schen Körperchen *k* endigt. Am Rande dieses Fortsatzes befindet sich eine kugelförmige Verdickung *p*. Außerdem sieht man auf der konkaven Seite des Stammes eine Vertiefung (Abb. 9), die durch den dünnen Fortsatz *p'* geteilt ist, der sich ebenfalls mit dem strangförmigen Fortsatz verbindet.

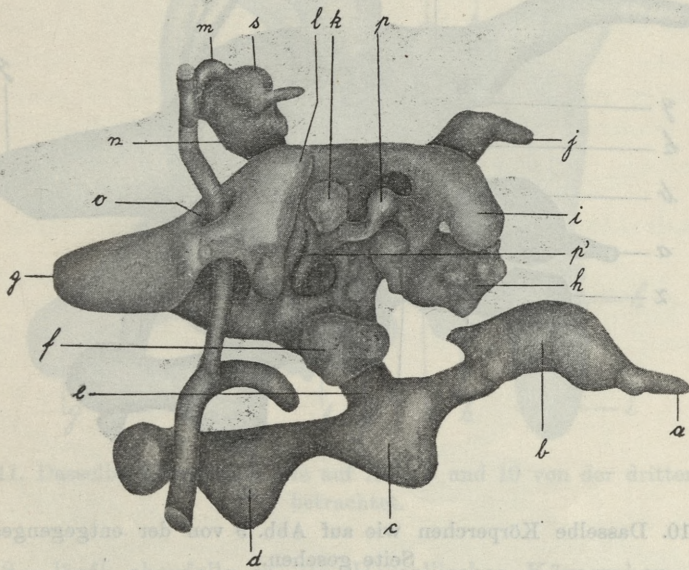


Abb. 9. Plastische Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus der Thymus eines 7 monatigen menschlichen Phoetus. Vergrößerung 240-fach. Erklärung im Text.

Auf der dritten Seite des Stammes des beschriebenen Hassall'schen Körperchens sieht man zwei Fortsätze *j*, *n* (Abb. 9, 10 und 11), die ziemlich lang und divergierend gestellt sind. Der Fortsatz *j* ist knieförmig gebogen und im Endabschnitt verjüngt. Der Ausläufer *n* geht in seinem Endabschnitt in zwei eiförmige Körperchen von ungleicher Größe über, die miteinander verwachsen

sind. Auf dem größeren Körperchen von Eiform ist ein bedeutend kleineres *s* aufgesetzt, aus dem ein dünner Fortsatz entspringt. Auf dem kleineren eiförmigen Körperchen befindet sich ebenfalls ein kleineres Hassall'sches Körperchen *s'*, das kleiner ist als das Körperchen *s*. Mit der Oberfläche des Stammes verbindet sich das kleine herzförmige Hassall'sche Körperchen *u* (Abb. 10, 11), welches sich zwischen den Ausläufer *j*, *n* und dem kegelartigen Fortsatz *y* befindet.

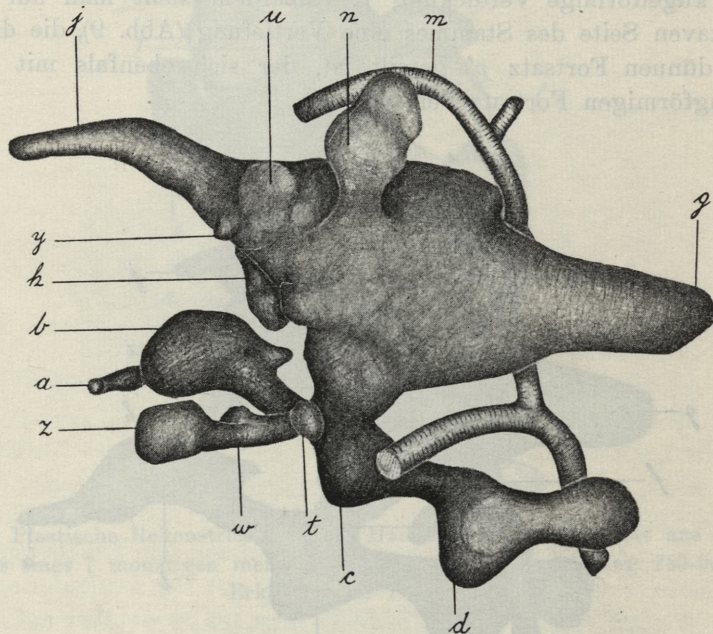


Abb. 10. Dasselbe Körperchen wie auf Abb. 9 von der entgegengesetzten Seite gesehen.

Neben dem Fortsatz *n* entspringt aus dem Stamm des Körperchens der breite Fortsatz *g* (Abb. 9, 10 und 11) von rundem Querschnitt und verdünntem Endabschnitt. Seine dünne Abzweigung wächst mit dem Schenkel *l* des Körperchens zusammen und umgrenzt mit ihm die Apertur *o*, durch welche das präkapillare Gefäß *m* hindurchtritt. Der weitere Abschnitt dieses Gefäßes liegt zwischen den beschriebenen Körperchen *s* und *s'*.

Die vierte Wand des Stammes des Hassall'schen Körperchens verengt sich und geht in den Fortsatz *e* über (Abb. 9), der sich

mit dem eiförmigen Körperchen *c* verbindet. In der Hälfte seiner Ausdehnung entspringen aus ihm auf entgegengesetzten Seiten zwei Fortsätze. Der eine von ihnen, auf der Abbildung nicht dargestellt, ist flach, breit und endet mit dem Körperchen *f*. Der zweite Fortsatz *w* (Abb. 10) von einem Durchmesser von unge-

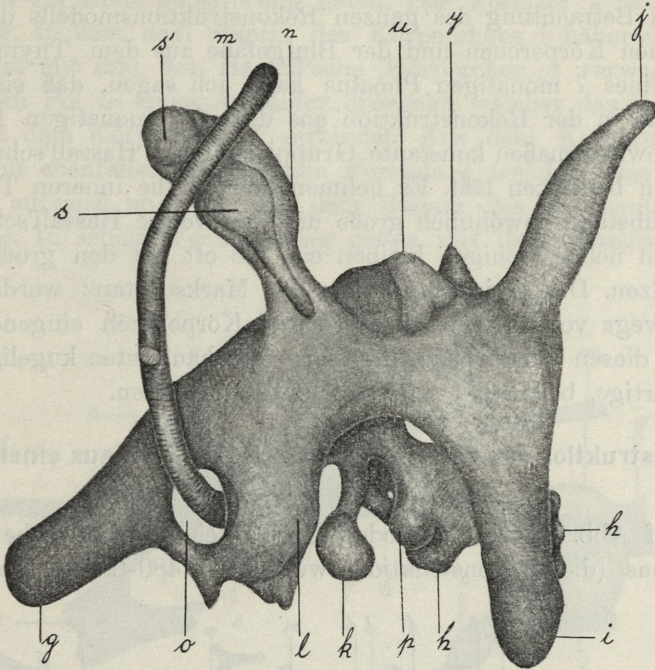


Abb. 11. Dasselbe Körperchen wie auf Abb. 9 und 10 von der dritten Seite betrachtet.

fähr 8μ läuft ebenfalls in ein Hassall'sches Körperchen *z* aus. Mit dem letztgenannten Fortsatz verbinden sich zwei kleine Hassall'sche Körperchen, von denen das eine *t* zur Gänze sichtbar ist, das andere bloß teilweise.

Aus dem Körperchen *c* (Abb. 9) gehen zwei Fortsätze auf entgegengesetzten Seiten aus. Der eine Ausläufer geht in das kipfelförmige Hassall'sche Körperchen *b* über, auf dessen Oberfläche ein kurzer kegelförmiger Fortsatz sowie ein kleiner Höcker und auf einem Pol der hakenartig gekrümmte Ausläufer *a* sichtbar sind (Abb. 9 und 10). Der zweite aus dem Körperchen *c* steigende

Fortsatz besitzt zwei Verdickungen. Zwischen der Verdickung *d* und der Endverdickung ist der Fortsatz bogenförmig gekrümmt. In gewisser, nicht weiter Entfernung von der konkaven Seite des Bogens verläuft ein kleines, venöses Gefäß, von dem das bereits oben erwähnte, praekapillare Gefäß *m* abzweigt.

Bei Betrachtung des ganzen Rekonstruktionsmodells der Hassall'schen Körperchen und der Blutgefäße aus dem Thymusläppchen eines 7 monatigen Phoetus kann ich sagen, daß sich ähnlich wie in der Rekonstruktion aus dem 6½ monatigen Phoetus eine gewissermaßen konstante Gruppierung der Hassall'schen Körperchen bemerken läßt. Es nehmen nämlich die inneren Teile der Marksubstanz gewöhnlich große und verzweigte Hassall'sche Körperchen neben wenigen kleinen ein, die oft mit den großen verschmelzen. Die peripheren Teile der Marksubstanz werden fast durchwegs von kleinen Hassall'schen Körperchen eingenommen. Unter diesen Körperchen findet man am häufigsten kugelige oder kugelartige, bedeutend seltener längliche Formen.

Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus einem 9 monatigen Phoetus.

Auf Abb. 12 ist das Modell eines solchen Hassall'schen Körperchens (die Rekonstruktion wurde bei 480-facher Vergröße-

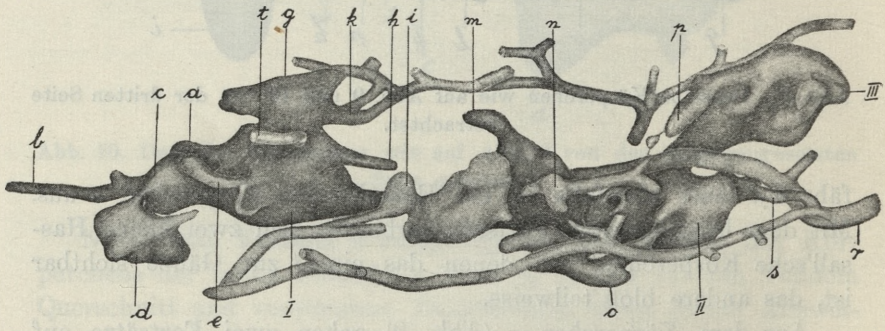


Abb. 12. Plastische Rekonstruktion eines Hassall'schen Körperchens aus der Thymus eines 9 monatigen menschlichen Phoetus mit den nächst gelegenen Blutgefäßen. Vergrößerung 160-fach. Erklärung im Text.

rung angefertigt), welches länglich und verzweigt ist, mit den in nächster Nachbarschaft verlaufenden Blutgefäßen dargestellt. Es

besteht aus drei zusammengewachsenen Körperchen (I, II, III). Die ganze Länge des so entstandenen Körperchens beträgt 750μ .

Der Stamm des Körperchens I (Abb. 12, 13) besitzt Eigestalt. Aus der Oberfläche des Stammes entspringt eine Reihe von Fortsätzen von verschiedener Länge und Dicke. Der Fortsatz *a* ist kurz und am Ende gabelförmig geteilt. Der Fortsatz *b* ist dünn und lang. In dem dem Stamm des Körperchens I näheren Abschnitt ist mit ihm das Hassall'sche Körperchen *c* verwachsen, dessen ein Pol in einen Ausläufer übergeht, welcher das Körperchen mit dem Körperchen *d* verbindet. Aus dem Körperchen *c* entstammt ebenfalls der gebogene Fortsatz *e*, welcher eine Verdickung aufweist und sich mit dem Stamm des Körperchens I verbindet. In seiner Verlängerung gehen aus dem Stamme des

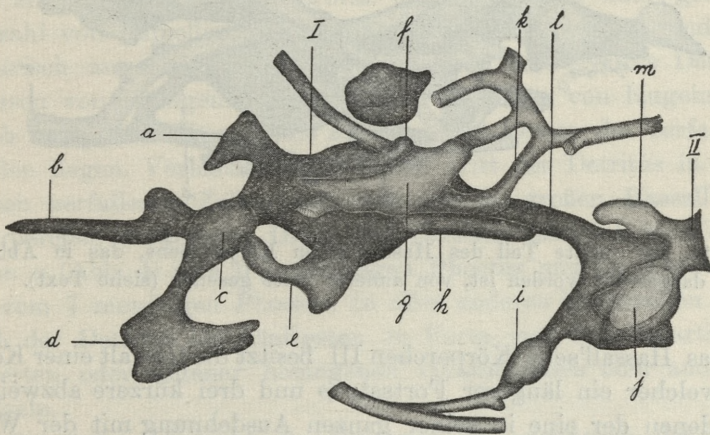


Abb. 13. Der linke Teil des Hassall'schen Körperchens, das in Abb. 12 dargestellt worden ist, von anderer Seite gesehen (siehe Text).

Körperchens I der Fortsatz *h* und noch zwei weitere Fortsätze aus, die in das kippelförmige Hassall'sche Körperchen *g* zusammenfließen. Zwischen diesen zwei Fortsätzen sieht man eine Öffnung, durch welche das Kapillargefäß *t* (Abb. 12) hindurchtritt. Am Fuße des Körperchens *g* entspringt der Fortsatz *k*, welcher sich mit dem Kapillargefäß vereinigt (Abb. 12, 13). Der auf Abb. 13 sichtbare Fortsatz *f* umkreist mit einem Ring das Kapillargefäß, welches also schon im Bereiche des Stammes von Körperchen I liegt. Durch Vermittlung des Fortsatzes *l* verbindet

sich das Hassall'sche Körperchen I mit dem Stamm des Körperchens II.

Das letzt erwähnte Körperchen besitzt längliche Gestalt. Man sieht auf ihm einige größere und kleinere Höcker und Fortsätze. Die Fortsätze endigen entweder frei (m , n), oder gehen wiederum in den Stamm des Körperchens über (o), oder vereinigen sich mit Kapillargefäßen (s sowie der Ausläufer mit dem aufgesetzten Körperchen i). Das Körperchen II verbindet sich mittels eines breiter werdenden Fortsatzes mit dem Körperchen III (Abb. 12, 14).

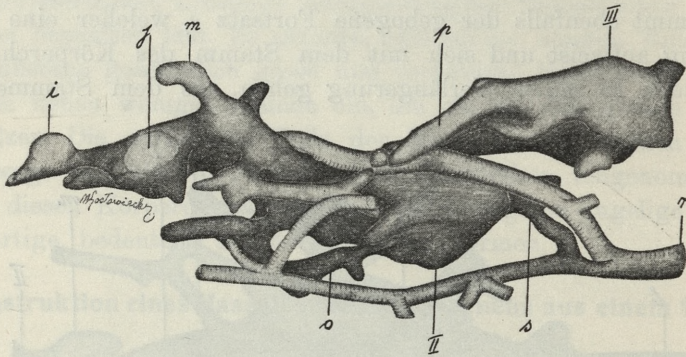


Abb. 14. Der rechte Teil des Hassall'schen Körperchens, das in Abb. 12 dargestellt worden ist, von anderer Seite gesehen (siehe Text).

Das Hassall'sche Körperchen III besitzt die Gestalt einer Keule, aus welcher ein längerer Fortsatz p und drei kürzere abzweigen, von denen der eine in seiner ganzen Ausdehnung mit der Wand des Körperchens verwachsen ist. Zwischen dem Endabschnitt des Fortsatzes p und dem gabelig geteilten Endabschnitt des Ausläufers n befindet sich ein ganz kleines, kugelförmiges Hassall'sches Körperchen (Abb. 12, 14).

Die Blutgefäße haben im allgemeinen einen zur langen Achse des Hassall'schen Körperchens parallel gerichteten Verlauf (Abb. 12). Das venöse Gefäß r liegt an manchen Stellen der Wand des Körperchens II eng an, ohne jedoch mit ihr irgendwelchen Zusammenhang zu besitzen. Nur die kapillare Abzweigung dieses Gefäßes verbindet sich mit dem Fortsatz s des Hassall'schen Körperchens II.

Mikroskopischer Bau.

Der genaue mikroskopische Bau der Hassall'schen Körperchen ist aus der Beschreibung vieler Autoren hinlänglich bekannt. Deshalb gehe ich auch sogleich zu einer allgemeinen Beschreibung des Baues der rekonstruierten Hassall'schen Körperchen über.

Die Stämme der Hassall'schen Körperchen stellen ein weit fortgeschrittenes Entwicklungsstadium dar. Im Stamm eines jeden Körperchens lassen sich zwei Schichten unterscheiden: eine äußere und eine innere.

Die innere Schicht besteht aus Zelldetritus, der prinzipiell unter zweierlei Gestalt auftritt. Am häufigsten sieht man hyaline Massen, die sich mit sauren Farbstoffen intensiv färben. Die Massen erscheinen zumeist in Form einer kleineren oder größeren Anzahl von Lamellen, die hyalines Aussehen besitzen und konzentrisch angeordnet sind. Seltener sieht man hyaline Detritusmassen von homogener Struktur oder in Form von Kugeln oder auch irregulärer Körner, die zwischen den Resten der zerfallenen Zellen liegen. Verhältnismäßig selten tritt der Detritus in Form frisch zerfallener Zellen auf, was nur in großen Hassall'schen Körperchen vorkommt. Diese Art Detritus fand ich im Körperchen *a* (Abb. 4) vom 6½ monatigen Phoetus und im Körperchen II vom 7 monatigen Phoetus. In allen anderen Körperchen findet sich der Detritus am häufigsten in Form von lamellenartig gelagerten oder seltener homogenen Hyalinmassen oder auch von Kugeln.

Die äußere Schicht des Stammes, die eigentlich die Wand des Hassall'schen Körperchens bildet, besteht immer aus entsprechend veränderten und gelagerten Zellen des retikulären Gewebes. Die innere, an den Detritus grenzende Zellschicht zerfällt in fast allen Körperchen und bewirkt einerseits eine Vermehrung seiner Menge, andererseits eine Verdünnung der Wand des Hassall'schen Körperchens. Bei Durchsicht zahlreicher Präparate bemerkt man, daß ein Durchreißen der Wand des Körperchens fast immer die Folge ist. Am häufigsten entsteht eine Lücke, deren Größe von der, durch rascheren Zellerfall eingenommenen Raumgröße abhängt. Seltener vergrößert sich die anfangs kleine Öffnung und dann sieht man in diesen Fällen wenige Zellen, die auf der Peripherie der Öffnung zerfallen. Der innerhalb des Stam-

mes enthaltene Detritus gelangt durch die Öffnung zwischen die unveränderten Zellen des retikulären Gewebes. Sehr oft sieht man, daß diese Zellen hypertrophieren in der Nähe des Stammes stärker, weiter dagegen bedeutend schwächer. Durch die verbleibende Öffnung können die wandernden Zellen weiter in das Innere des Körperchens gelangen. Dann trifft man sie in bedeutend größerer Anzahl als in Körperchen, deren Wand unverändert ist. Sie liegen gewöhnlich in der Nähe der Öffnung, nicht selten schieben sie sich jedoch ziemlich weit zwischen die Detritusmassen vor (*g'* Tafel 41, 5) und sind besonders im Anfang ganz gut erhalten.

Neben den Wanderzellen können durch die Wandöffnung des Körperchens noch Zellen des retikulären Gewebes hineingelangen. Die letzt erwähnten Zellen hypertrophieren oft im Innern des Hassall'schen Körperchens.

Auf der Oberfläche des Stammes eines jeden größeren Hassall'schen Körperchens befinden sich, wie wir gesehen haben, Unebenheiten und Höcker. Die Unebenheiten entstehen auf diese Weise, daß eine Zellgruppe des retikulären Gewebes, die einen Bestandteil der Körperchenwand bildet, stärker hypertrophiert als an anderen Stellen. Manchmal umgibt eine solche Hypertrophie ringartig die Wand des Körperchens (Abb. 4 *a*). Die Höcker dagegen rühren aus einem Zusammenwachsen selbständig entstandener kleiner Hassall'schen Körperchen mit der Wand des großen Hassall'schen Körperchens her. Es kommen auch, wenn auch selten, Höcker vor, die durch einzellige Hassall'sche Körperchen von konzentrischem Plasmabau gebildet werden, die mit der Wand des größeren Körperchens verwachsen. Die Unterschiede in der Entstehung der Unebenheiten und Höcker kann man leicht feststellen, selbst dann, wenn der Zellzerfall schon ziemlich weit fortgeschritten ist. Höcker, die durch ein Verschmelzen einzelliger Hassall'schen Körperchen entstanden sind, fand ich nur am Stamm der rekonstruierten Körperchen aus dem 5 monatigen Phoetus (Abb. 2 *e, f*, und das histologische Präparat desselben Körperchens dargestellt auf Tafel 41, 5 *f*).

Außer den Unebenheiten und den Höckern findet man auf der Stammoberfläche Hassall'scher Körperchen Fortsätze. Man kann unter ihnen zwei Arten unterscheiden. Die einen zeigen keinen Zusammenhang mit Gefäßen oder berühren sie nur, die anderen dagegen verbinden sich mit den Blutgefäßen.

Die erste Art der Fortsätze besteht aus Zellen des retikulären Gewebes, die hypertrophisch und mehr oder weniger dicht nebeneinander gelagert sind. Die Formen dieser Fortsätze sind verschieden, wie man dies auf den Zeichnungen nach Modellen Hassall'scher Körperchen sieht. Die Dicke und Länge der Fortsätze hängt von der Anzahl der Zellen ab, aus welchen diese bestehen. Am häufigsten sieht man in den Fortsätzen gut erhaltene Zellen, es können aber auch in ihnen degenerative Veränderungen wahrgenommen werden, ähnlich den Veränderungen im Stamm der Körperchen. In den Rekonstruktionen Hassall'scher Körperchen und benachbarter Blutgefäße fand ich oft Fortsätze dieser Art, die unmittelbar neben dem Gefäß endigten oder mit diesen, — dem Anschein nach eng — in Verbindung träten. Diese Verbindungen entstehen auf diese Weise, daß der exzentrisch, auf Kosten benachbarter Zellen des retikulären Gewebes wachsende Fortsatz nach einer gewissen Zeit bis zum Gefäß reicht, sofern er ein solches antrifft. Ähnlich können sich auch die Stämme der Hassall'schen Körperchen verhalten. Auf Abb. 7 sieht man ein solches Körperchen, welches mit einem Pol mit einem Blutgefäß verwachsen ist. Oft wächst der Fortsatz über das Gefäß hinaus, welches dadurch in dessen Bereich zu liegen kommt (das von dem Fortsatz *g* umgebene Gefäß *m* auf den Abb. 9, 10, 11 sichtbar, sowie das Gefäß *t* auf Abb. 12 dargestellt). Ein ähnliches Bild ist auf Abb. 13 *f* dargestellt.

Die zweite Art der Fortsätze verbindet sich mit Blutgefäßen. Ich fand Verbindungen mit Kapillaren, venösen Praekapillaren und kleinen Venen. Nirgends fand ich Verbindungen mit kleinen Arterien. Diese Fortsätze sieht man im allgemeinen ziemlich selten, besonders in einer solchen Form, wo man einen tatsächlichen Zusammenhang mit Gefäßen mit aller Bestimmtheit annehmen kann. Die Ergebnisse meiner Untersuchung in dieser Richtung sind, wie wir später sehen werden, etwas abweichend von denen anderer Autoren, nach welchen die Hassall'schen Körperchen entsprechend modifizierte Blutgefäßwände darstellen sollen. Deshalb will ich auch diese Art von Fortsätzen etwas eingehender behandeln.

Auf Tafel 41, 1 ist der Längsschnitt eines kapillaren Gefäßes (*a*) dargestellt, das teilweise degeneriert ist. An einer bestimmten Stelle des Gefäßes sind die Kerne der Intimazellen deutlich geschrumpft. Aus diesem Grunde besitzen sie wahrscheinlich

auch ein dichteres Chromatinnetz und färben sich bedeutend intensiver als die übrigen Kerne der Intimazellen, welche sich in den nachfolgenden Schnitten befinden. An der degenerierten Stelle (*a'*) ist die Gefäßwand mehrfach verdickt, wodurch auch das Gefäßlumen bedeutend verengt ist. Mit der Färbungsmethode nach Pasini kann man feststellen, daß hier die Gefäßwand eine andere Färbungsreaktion gibt. Es verlieren nämlich sowohl das Protoplasma der Intimazellen, welches sich gewöhnlich blaßblau färbt, als auch die Fasern des Bindegewebes, die sich intensiv blau färben, ihre normale Tinktionsfähigkeit und färben sich rosa. Mit dem fortschreitenden Degenerationsproceß nehmen einige Abschnitte der Gefäßwand glasigen Charakter und dunkelrote Färbung an. Auf der Abb. sieht man deutlich den Übergang normaler blauer Bindegewebsfasern in verdickte, hyalglänzende und dunkelrot gefärbte. Die Kerne der Intimazellen zerfallen in kleine Körner und verschwinden in diesen Stellen, so daß man in der ganzen Ausdehnung des degenerierten Gefäßabschnittes keinen einzigen Kern wahrnehmen kann. Der äußeren Wand des degenerierten Gefäßes liegen zwei Zellen des retikulären Gewebes (*e*) eng an, die länglich, hypertrophisch erscheinen und ein liches Chromatinnetz besitzen. Neben diesen Zellen befinden sich in der Nachbarschaft des Gefäßes drei ähnliche, etwas schwächer hypertrophierte Zellen. Auf der entgegengesetzten Seite des Gefäßes sieht man eine hypertrophierte Retikulumzelle (*e'*), die der Gefäßwand anliegt und sie in das Lumen vorwölbt.

Neben dem oben beschriebenen Kapillargefäß ist auf der Tafel 41, 1, noch ein praekapillares Gefäß im Querschnitt (*b*) dargestellt. Aus seiner Wand entspringt die degenerierte Kapillare (*c*). Das Lumen dieses Gefäßes ist vollständig verschlossen, die Kerne der Intimazellen sind verschwunden, die Wände haben homogenes, glasiges Aussehen und sind mit sauren Farbstoffen dunkelrot gefärbt. Durch diese Färbung unterscheidet sich das obliterierte Gefäß von der normal blaugefärbten Wand des praekapillaren Gefäßes (*b*). Auf der einen Seite des obliterierten Gefäßes gruppierten sich drei hypertropische Zellen des retikulären Gewebes, auf der anderen dagegen eine Zelle (*f*). Ihr Kern ist groß, rund und auf gegenüberliegenden Polen dunkelrot gefärbt. Das Plasma dieser Zelle besitzt blau-rosa Färbung und konzentrischen Bau.

Auf der Tafel 41, 2 ist der Querschnitt eines teilweise schon degenerierten kleinen venösen Gefäßes dargestellt. Im Gefäßlumen befinden sich rote Blutkörperchen (*b*). Ein einziger sichtbarer Kern einer Intimazelle ist geschrumpft und gegen das Lumen etwas vorgewölbt. Auf der äußeren Gefäßwand (*a*) haben sich vier Zellen des retikulären Gewebes halbmondförmig gruppiert (*c*); ihre Kerne sind mehr oder weniger hypertrophisch. Ihnen liegen andere, bedeutend schwächer hypertrophierte Zellen an. Die Gruppierung dieser Zellen ist charakteristisch für ein Hassall'sches Körperchen, welches sich um ein Blutgefäß herum bildet.

Eine so zu sagen weitere Entwicklungsphase der Verbindung zwischen einem Blutgefäß und Hassall'schem Körperchen ist auf Tafel 41, 3 dargestellt. Man sieht hier ein aus konzentrischen Lamellen ausgebautes Hassall'sches Körperchen; die Lamellen stammen aus hypertrophischen Zellen des retikulären Gewebes (*e*) ab. Sie sind teilweise hyalin degeneriert und an diesen Stellen dunkler gefärbt. Zwischen den Lamellen befinden sich zwei hypertrophische Retikulumzellkerne von kipfelartiger Gestalt und wenige kleine Körnchen, als Zerfallsprodukt ähnlicher Kerne. Die Mitte des Hassall'schen Körperchens nimmt ein kleines venöses Gefäß ein. Sein Lumen ist von vier roten Blutkörperchen erfüllt (*b*), zwischen welchen sich ein Lymphozyt befindet. Die Kerne der Intimazellen sind nicht nur in dem durch das Hassall'sche Körperchen eigenommenen Abschnitt zerfallen, sondern auch jenseits davon auf ziemlich breiter Ausdehnung. Die Gefäßwand (*a*) besitzt verwischte Struktur, an einigen Stellen glasiges Aussehen und unterscheidet sich durch dunklere Färbung von dem sie umgebenden Hassall'schen Körperchen. Auf der Peripherie des Körperchens ordneten sich hypertrophische Zellen des retikulären Gewebes an (*c*). Bei Beobachtung der Beziehung dieses Hassall'schen Körperchens zum Blutgefäß auf einer Reihe von Schnitten sieht man, daß an einer bestimmten Stelle das Gefäß stark verengt ist, und sein noch immer erhaltenes Lumen keine roten Blutkörperchen mehr enthält. An der Einschnürungsstelle des Gefäßes ist das Hassall'sche Körperchen am stärksten entwickelt, am schwächsten dagegen an seinen Polen. In den Polabschnitten ist die Anzahl der Lamellen des Körperchens geringer als in seinem mittleren Teile dagegen treten dort mehr gut erhaltene, hypertrophische Retikulumzellen auf.

Auf Tafel 41, 4 sieht man das praekapillare Gefäß (*a*), das durch eine kapillare Abzweigung (*b*) mit dem Hassall'schen Körperchen verbunden ist (die Rekonstruktion dieses Körperchens und des Gefäßes ist auf Abb. 3 wiedergegeben). Im Lumen des praekapillaren Gefäßes befinden sich zwei Erythrozyten (*c*). Die Kerne der Intimazellen besitzen ungleiche Größe. Aus der Wand des Gefäßes (*a*) entspringt, wie ich bereits erwähnt habe, die kapillare Abzweigung (*b*), welche sich in das Innere des Hassall'schen Körperchens eröffnet; dieses ist mit Detritusmassen erfüllt, welche sich mit der Methode nach Pasini dunkelrot färben. Im Hals der kapillaren Abzweigung sieht man rote Blutkörperchen. Da es sich wirklich um einen, im Gefäßlumen enthaltenen Erythrozyten handelt, unterliegt keinem Zweifel. Ich muß hier bemerken, daß es im schlecht fixierten Material vorkommen kann, daß während des Schneidens der Präparate die roten Blutkörperchen mechanisch aus den Blutgefäßen auf eine andere Stelle, z. B. auf ein Hassall'sches Körperchen übertragen werden können. Dies läßt sich jedoch mit Leichtigkeit feststellen, weil dann das Blutkörperchen stets mit der Seitenfläche dem Präparat von oben oder von unten aufliegt. Beim Einstellen der Mikrometerschraube sieht man dann entweder das Hassall'sche Körperchen oder das rote Blutkörperchen genau, niemals das eine und das andere gleichzeitig, wie im besprochenen Präparat. Schließlich spricht auch die senkrechte Stellung des roten Blutkörperchens im Hals der kapillären Abzweigung im Verhältnis zur Fläche des Präparats eher dafür, daß es sich in ihr schon zur Zeit der Materialfixierung befunden hat.

Die zarten Fasern des Bindegewebes, die die Wand des praekapillaren Gefäßes umgeben, gehen auch auf seine kapillare Abzweigung über. Schon beim Eintritt in das Hassall'sche Körperchen ändert sich der blaue Farbton der Fasern in einen bedeutend helleren. Die Fasern werden weniger deutlich und gehen schließlich in einen dünnen strukturlosen Saum über, welcher mit den äußeren Detritusschichten von ähnlicher Färbung zusammenfließt.

Die Deutung des Bildes, welches auf Tafel 41, 4 dargestellt ist, ist wegen der gut erhaltenen und normal gefärbten Abzweigung des praekapillaren Gefäßes und gleichzeitiger starker Entwicklung des Hassall'schen Körperchens verhältnismäßig schwierig. Es ist wahrscheinlich, daß zwei praekapillare Gefäße, die einander

kreuzten, durch Vermittlung einer Kapillare miteinander verbunden worden sind. Die Wände des einen Praekapillargefäßes, die wahrscheinlich stark erweitert waren, unterlagen einem Degenerationsprozeß und trennten sich an zwei Stellen von dem Rest des Gefäßnetzes. Auf beiden Enden des degenerierten und abgerissenen Gefäßes legten sich um die vaskuläre Anlage des Hassall'schen Körperchens die hypertrophischen Zellen des retikulären Gewebes. Auf diese Weise sind zwei Hassall'sche Körperchen entstanden, die in dem Maße als der Degenerationsprozeß im Gefäße fortschritt, an Größe zunahmen und schließlich mehrweniger an der Stelle der kapillaren Abzweigung (*b*) zusammenwuchsen. Das degenerierte Gefäß, das im Hassall'schen Körperchen enthalten ist und die dem Gefäß anliegenden hypertrophischen Retikulumzellen zerfielen und degenerierten glasig, wodurch der Detritus entstanden ist. Die Veränderungen, die anfänglich an beiden Enden des abgerissenen Gefäßstückes auftraten, schoben sich in der Richtung der kapillaren Abzweigung fort. Die letztere besitzt noch deutlich sichtbare Bindegewebsfasern mit normaler, blauer Färbung. Der Teil der degenerierten praekapillaren Gefäßwand (*b'*), welcher der Abzweigung am nächsten gelegen ist, erlag der Degeneration am spätesten. Deshalb besitzt der kleine Rest der Gefäßwand (sichtbar auf der Tafel 41, 4 *b'*) zwar noch bläuliche Färbung, doch ist der fibrilläre Bau bereits ganz verwischt.

An die Innenseite der Wandreste grenzen verschieden gefärbte Detritusmassen, die, wie ich bereits früher erwähnt hatte, aus der Gefäßwand, dem Gefäßinhalt und den hypertrophierten Retikulumzellen entstanden sind. Ein Teil dieser Detritusmassen von dunkelroter Färbung sieht so aus, als wäre er von der Peripherie des Körperchens in der Richtung der freien kapillaren Abzweigung hineingepreßt worden. Rings um den dunkelrot gefärbten Detritus befindet sich ein zweiter, zweifellos später entstandener Detritusteil von stellenweise rosaroter, stellenweise bläulicher Farbe. Der bläulich gefärbte Detritusteil fließt zwar mit den übriggebliebenen Resten der praekapillaren Gefäßwand zusammen, doch unterscheidet sich von ihnen durch anderen Farbton und andere Lagerung der Detrituspartikeln selbst.

Nach Außen von dem bläulich tingierten Detritusteil sieht man die Wand des Hassall'schen Körperchens, die aus hypertrophischen Zellen des retikulären Gewebes aufgebaut ist (*d*). Die

Hypertrophie dieser Zellen ist keine gleichmäßige: im inneren, dem Detritus zugekehrten Teil, sind die Zellen stärker hypertrophiert als in der Randpartie des Körperchens und zerfallen stellenweise, wodurch die Detritusmenge vermehrt wird. Interessant ist das Verhalten der Wand des Hassall'schen Körperchens zur Wand der kapillaren Abzweigung (Tafel 41, 4 *b*): die hypertrophierten Zellen liegen nämlich der Wand der Abzweigung an und umgeben sie. Doch kann man ganz genau den Teil mesodermaler Herkunft von dem entodermalen Teil abgrenzen. An der Peripherie des Hassall'schen Körperchens befinden sich an einigen Stellen mäßig hypertrophierte Zellen des retikulären Gewebes, welche für ein exzentrisch, auf Kosten dieser Zellen wachsendes Körperchen auf typische Weise gelagert sind.

Eine Verbindung von Blutgefäßen mit Hassall'schen Körperchen in der soeben besprochenen Form finden wir sehr selten. Öfters sind schon Bilder anzutreffen, die dem auf Tafel 41, 5 dargestellten ähnlich sind (Durchschnitt des Fortsatzes *b*, dargestellt in der Rekonstruktion 1, 2). Aus dem kapillaren Gefäß (*a*) entspringt eine degenerierte Abzweigung (*b*), die in das daneben liegende Hassall'sche Körperchen eintritt. Die Öffnung, die das Gefäßlumen mit dessen Abzweigung verbunden hat, ist obliteriert. Das Lumen der Abzweigung ist derart verengt, daß es nur als ein sehr enges Kanälchen, von wellenförmigem Verlauf sichtbar ist, wie es sich von der Wand des kapillaren Gefäßes zwischen den hypertrophischen Retikulumzellen (*d*) hinzieht und in ihnen blind endigt. Die Wände der Abzweigung sind dicker als die Gefäßwände und unterscheiden sich von den letzteren durch die rosarote Färbung. An die degenerierte Abzweigung grenzen im Abschnitt, der dem Hassall'schen Körperchen näher liegt, stark hypertrophierte Zellkerne des retikulären Gewebes.

Das Hassall'sche Körperchen ist von hyalinen Detritusmassen erfüllt und wird von einem blau gefärbten, öfters abgerissenen Saum umgeben. Nach außen von ihm sieht man die aus hypertrophischen und zum Teil schon degenerierten Retikulumzellen aufgebaute Wand des Körperchens. An zwei Stellen ist die Wand des Körperchens eingerissen, wodurch die Detritusmassen unmittelbar mit den unveränderten Zellen des retikulären Gewebes, die in der Nachbarschaft des Körperchens liegen, zusammenstoßen. Neben der größeren Öffnung sieht man eine Gruppe von vier solchen

Zellen (*e*), eine fünfte schob sich in die Einwölbung vor, die durch den Zerfall der Körperchenwand entstanden ist. Neben der kleineren Öffnung sieht man außer den Zellen des retikulären Gewebes (*e'*) noch zwei Wanderzellen (*g*): die eine ist bereits in das Innere des Körperchens eingedrungen, die andere befindet sich neben ihr in der Öffnung. Zwischen den Detritusmassen und dem blau gefärbten Saum sieht man ebenfalls eine ganz gut erhaltene Wanderzelle (*g'*). Auf der Peripherie des Körperchens befindet sich außer einigen hypertrophischen Retikulumzellen eine große Zelle von ovaler Gestalt (*f*). Ihr Kern ist kugelig, das Protoplasma blaßrosa mit bläulichem Ton und von konzentrischer Schichtung. Dieser Zelltypus von retikulärer Herkunft entspricht, wie bekannt, einzelligen Hassall'schen Körperchen.

Der zweite Fortsatz, der ebenfalls zu dem besprochenen Hassall'schen Körperchen gehört und auf der Abb. 1, 2 mit *c* bezeichnet wurde, beginnt innerhalb des Körperchenstammes in nicht weiter Entfernung von der Stelle, wo der Kanal des degenerierten kapillaren Gefäßes geendet hat (Tafel 41, 5 *b*). Sein Anfangsabschnitt reicht bis zum blaugefärbten Saum: man sieht nämlich in der Schnittserie, daß in der Masse dieses Saumes immer deutlichere, dunkelblau gefärbte Bindegewebsfasern auftreten, welche in ein Bündel zusammenfließen. Ein Teil der Bündelfasern teilt sich wodurch eine ovale Spalte entsteht. Ausserhalb des Körperchens ändert der Fortsatz ein wenig seine Richtung und bekommt dickere Wandungen. Im Lumen des Fortsatzes sieht man einen stark geschrumpften, dunkel gefärbten Kern, der an seine Wand von zweifellos endothelialer Herkunft grenzt. Hinter diesem Kern verliert sich das Lumen des Fortsatzes infolge nochmaligen Zusammenfließens der Wände in ein Bündel, welches schon ganz dünn geworden, sich gegen das nächst gelegene kapillare Gefäß wendet, um sich schließlich zwischen den Zellen des retikulären Gewebes zu verlieren. Dieser Fortsatz ist nichts anderes als ein degeneriertes Kapillargefäß und ist wahrscheinlich eine Verlängerung der Abzweigung (*b*), welche aus dem auf Tafel 41, 5 sichtbaren Gefäß (*a*) entspringt.

Einen ähnlichen mikroskopischen Bau wie die Abzweigung *b* (Tafel 41, 5) besitzen auch die auf Abb. 12, 13 und 14 *i*, *k*, *s*, sichtbaren Fortsätze, weshalb ich sie nicht gesondert beschreiben werde.

Besprechung.

Aus den angeführten Beschreibungen meiner Hassall'schen Körperchen folgt es, daß Körperchen eine verschiedene Gestalt besitzen, die in ein allgemeines Schema nicht gefaßt werden kann. Ich kann nur sagen, daß in der Thymus menschlicher Phoeten bis zum 6 Monat Hassall'sche Körperchen von überwiegend kugeligem oder annähernd kugeligem Aussehen auftreten. In der Thymus älterer Phoeten dagegen werden öfters längliche Hassall'sche Körperchen angetroffen, welche mehr oder weniger vom Stamm ausgehende Fortsätze besitzen. Solche Körperchen habe ich »verzweigte« genannt. Ihre Größe ist verschieden, reicht manchmal bis 2 mm. Neben diesen Körperchen treten, manchmal in größerer Anzahl kleine auf: kugelige oder von Eigestalt, die überwiegend, doch nicht ausschließlich in der Randpartie der Marksubstanz, an der Grenze mit der Rinde auftreten.

Zu den verzweigten Hassall'schen Körperchen zurückkehrend muß ich betonen, daß ihre Fortsätze, die in den Rekonstruktionsmodellen sichtbar sind, unter dem Mikroskop an degenerierte und obliterierte Kapillaren erinnern. Es kann sein, daß infolge dieser Ähnlichkeit die Anhänger der vasculären Entstehungstheorie der Hassall'schen Körperchen in solchen Fortsätzen Kapillargefäße sehen, die im Begriffe sind sich in Hassall'sche Körperchen umzuwandeln.

Die Anhänger der retikulären Entstehungstheorie der Hassall'schen Körperchen dagegen sehen in ihnen Stränge aus hypertropischen Retikulumzellen.

Im vorhergehenden Abschnitt dieser Arbeit teilte ich die Stammfortsätze der Hassall'schen Körperchen in zwei Gruppen ein. Die eine Gruppe der Fortsätze hatte keinen Zusammenhang mit Blutgefäßen; inwiefern eine solche Verbindung zu sehen war, so war sie nur scheinbar. Sie beruhte nämlich nur auf einem zufälligen Zusammentreffen des Fortsatzes mit dem Blutgefäß. Die zweite Gruppe der Fortsätze umgab die degenerierten prae-kapillaren, kapillaren oder venösen Gefäße, welche zu einer Anlage wurden, um welche herum die Zellen des retikulären Gewebes hypertrophierten.

Die Fortsätze, die ich zur ersten Gruppe hinzurechnete, sind ausschließlich aus hypertrophierten Retikulum-

zellen aufgebaut. Mikroskopisch sieht man solche Zellen zu Strängen angeordnet, von denen einige oder mehrere auf einen, in den Rekonstruktionen dargestellten Fortsatz entfallen. Am häufigsten sieht man Stränge, die aus zwei Zellreihen bestehen, seltener aus einigen oder mehreren und nur ausnahmsweise aus einer einzigen Zellreihe. Die hypertrophierten Zellen können verschiedenste Lagerung aufweisen. Sehr häufig wuchern die Stränge ähnlich wie die Hassall'schen Körperchen. Ihr Wachstum ist überwiegend nach Außen, selten nach Innen gerichtet. Am häufigsten wächst der Strang auf Kosten benachbarter Retikulumzellen in die Länge. Man sieht dann in der Nähe des Strangendabschnittes frisch hypertrophierte Zellen, die dem Strang anliegen und auf diese Weise seine Länge vergrößern. Auf diese Weise ist es ganz verständlich, warum die Zellen eines solchen Stranges immer mit einem Übergang in die unveränderten Retikulumzellen endigen.

Im Strang treten verschiedene Veränderungen ein. Zu den häufigsten gehört das Reißen eines Stranges. Eine Gruppe der hypertrophierten Zellen zerfällt, wodurch der Strang reißt. Ebenso oft kommt es zu hyalinen Veränderungen im Strang. Zuerst werden davon nur einige Zellen betroffen, dann fließen die degenerierten Plasmateile der Zellen zusammen und die hyaline Degeneration breitet sich manchmal auf den ganzen Strang aus. Zwischen den hyalinen Plasmamassen sind Kerne von Zellen sichtbar, deren Protoplasma bereits degenerierte. Der Schwund eines Stranges beginnt mit Kernzerfall und es ist darauf noch durch eine gewisse Zeit das Gerüst des degenerierten Plasmas zu sehen. Das Gerüst zerfällt schließlich und verschwindet. Es kommt vor, daß im Strangendabschnitt einige Zellen stärker als die übrigen hypertrophieren und sich für ein neuentstehendes Hassall'sches Körperchen typisch anordnen; dieses kann dann unabhängig von übrigbleibenden Strangteilen wachsen. Ein so entstandenes Körperchen hat rein retikulären Ursprung.

Es können also Stränge zwei Hassall'sche Körperchen verbinden. Beschreibungen solcher mikroskopischer Bilder finden wir in der Literatur. A. Hammar (1905) spricht sich darüber folgendermaßen aus: »Nicht allzu selten werden zwei oder mehrere Körperchen durch solche Stränge in Verbindung gesetzt, was in seinem Masse zu der Vorstellung ihres Hervorgehens aus Gefäßen oder aus einem epithelialen Kanal Veranlassung gegeben

haben möchte«. (Auf den Abb. meiner Hassall'schen Körperchen sind solche Verbindungen dargestellt; Abb. 6 *c*, Abb. 8 *f*, Abb. 9 *e*, Abb. 10 *w* und Abb. 13 *l*).

Tatsächlich sind die aus Retikulumzellen aufgebauten Stränge in den letzten Stadien degenerierenden Blutgefäßen ähnlich. Zu dieser Ähnlichkeit tragen die hyalinen Veränderungen bei, die sowohl im Plasma der Retikulumzellen als auch in den Gefäßwänden auftreten können, besonders dann, wenn nach dem Zerfall der Kerne retikulärer Herkunft nur das glasig degenerierte Gerüst übrig bleibt. Es ist jedoch das Aussehen des Plasmagerüsts der Retikulumstränge und das Aussehen der degenerierten Blutgefäßwände verschieden, so daß durch Vergleich der verschiedenen Entwicklungs- und Schwundstadien ihre Herkunft ermittelt werden kann.

Außer Strängen, die ausschließlich aus hypertrophierten Zellen des retikulären Gewebes aufgebaut waren, fand ich Stränge, welche Hassall'sche Körperchen mit Blutgefäßen verbanden und die ich zur zweiten Gruppe der Fortsätze hinzurechnete.

Die letztgenannten Stränge sind nichts anderes, als nur unter dem Einfluße unbekannter Faktoren veränderte Blutgefäße. Diese Veränderungen verhalten sich auf Grund mikroskopischer Präparate folgendermaßen: in einem bestimmten Gefäßabschnitt schrumpfen die Intimazellkerne und zerfallen. Gleichzeitig erfahren die Wände der Blutgefäße eine Verdickung und färben sich anders. Das Lumen solcher Gefäße wird beträchtlich verengt und verschwindet schließlich. Im Zusammenhang mit dem Fortschreiten der Degeneration der Gefäßwände tritt die Fähigkeit der acidophilen Färbung auf. Das so veränderte Gefäß schnürt sich ab.

Gewöhnlich können schon in den ersten Phasen der Gefäßveränderungen die dem Gefäß benachbarten Retikulumzellen an einer gewissen Stelle hypertrophieren. Die Kerne dieser Zellen verlängern sich und nehmen halbmondförmige Gestalt an, wobei die konkaven Seiten den veränderten Gefäßwänden anliegen. Die Hypertrophie dieser Zellen bringt Veränderungen anderer Zellen dieser Art mit sich, die sich um die erste Schicht gruppieren. Die Lagerung der hypertrophierten Retikulumzellen ist für ein neu entstehendes Hassall'sches Körperchen typisch.

Es entsteht also um das degenerierte Gefäß herum ein Hassall'sches Körperchen, dessen Größe von der Anzahl der Zell-

schichten abhängt. Das degenerierte und obliterierte Gefäß steckt mit dem einen Ende im Hassall'schen Körperchen, mit dem anderen verbindet es sich mit dem nachbarlichen Blutgefäß. Wenn das degenerierte Gefäß noch ein Lumen besitzt und dieses zwischen dem degenerierten und dem normalen Gefäß noch nicht obliteriert ist, dann können rote Blutkörperchen in diese Abzweigung, welche eine Anlage des Fortsatzes des Hassall'schen Körperchens bildet, hineingelangen. Schließlich verschwindet die Öffnung zwischen dem Gefäß und dem Fortsatz, sein Lumen verengt sich und kann sich vollständig schließen. Die Wände des Fortsatzes färben sich nicht mehr mit der Pasini'schen oder Azanmethode blau, sondern rosarot. In diesem Stadium kann ein Abreißen des Fortsatzes vom Stammgefäß erfolgen und dann verliert das Hassall'sche Körperchen seinen bisherigen Zusammenhang mit dem Gefäß. Gewöhnlich aber treten noch vor dem Abreißen des Fortsatzes in seinen Wänden hyaline Veränderungen und im Zusammenhang damit die abweichende Färbung auf. In diesem letzten Stadium reißt der Fortsatz immer ab. Die Hypertrophie der Retikulumzellen erfolgt längs des degenerierten Blutgefäßes und schließlich verdickt sich der ganze Gefäßfortsatz des früher entstandenen Körperchens und verwandelt sich in ein Hassall'sches Körperchen gefäßretikulären Ursprungs.

Aus dem obigen geht hervor, daß die Endothelzellen und die Zellen der veränderten Gefäßwände an der Bildung der Hassall'schen Körperchen keinen unmittelbaren aktiven Anteil nehmen, insofern die Gefäßwände eine Bildungsanlage für die letzteren werden. Rings um die Gefäße herum gruppieren sich die hypertrophierten Retikulumzellen und es entstehen die Körperchen; so werden die Gefäße zu ihrem Bestandteil und helfen bei den Rückbildungsprozessen den Detritus zu bilden. Die bisherigen Untersuchungen von Afanassiew, Nussbaum, Machowski, Dustin, H. Jordan und G. Horsley, die der Hypertrophie der Zellen der Gefäßwände und insbesondere den Endothelzellen bei der Entstehung der Hassall'schen Körperchen die größte Bedeutung zugeschrieben, sowie die Körperchen als alleinige Gefäßbildung angesehen hatten, stimmt mit den Ergebnissen meiner Untersuchungen nicht überein.

Ich fand in einem Thymusläppchen eines 8-monatigen menschlichen Phoetus eine Gruppe von degenerierten Kapillargefäßen,

die von hypertrophierenden Retikulumzellen umgeben waren; diese Gefäße könnten eine vaskuläre Bildungsanlage von Hassall'schen Körperchen darstellen. Die Verbindung eines solchen Hassall'schen Körperchens mittels obliterierter Blutgefäße mit dem restlichen Lumen besitzenden Gefäßnetz bleibt durch eine gewisse Zeit erhalten und reißt schließlich ab. Die ursprüngliche Gestalt der Körperchen verändert sich später aus dem Grunde, weil die Hypertrophie der Retikulumzellen nicht überall gleichmäßig ist. Wenn man noch die Möglichkeit berücksichtigt, die so oft eintritt, und zwar einer Verwachsung mit den Stammwänden von separat entstandenen kleinen Hassall'schen Körperchen, sowie einer Entstehung von Fortsätzen ausschließlich aus retikulärem Gewebe, so kann man sich leicht vorstellen, wie weit die Gestalt eines solchen Hassall'schen Körperchens in den späteren Stadien verändert werden kann.

Bei Rückbildungsprozessen der Hassall'schen Körperchen zerfallen die in ihrem Innern gelegenen Zellen. Es entsteht Zelldebris, der das verschiedenartigste Aussehen besitzen kann. In diesem Stadium ist es schon unmöglich zu sagen, ob ein degeneriertes Blutgefäß oder eine im Innern liegende hypertrophische Retikulumzelle die Anlage des Hassall'schen Körperchens gebildet hat. Mit zunehmender Detritusmenge wird die Wand des Körperchens immer dünner, insofern an seiner Peripherie die Hypertrophie der benachbarten Zellen aufhört. Sehr oft entsteht eine Öffnung oder sogar mehrere. Schließlich zerfällt die ganze Wand. Wenn diese Erscheinung gleichzeitig auf mehreren Stellen auftritt, dann zerfällt das große und verzweigte Hassall'sche Körperchen sofort in mehrere kleinere Körperchen. Anfänglich kann man nach dem Zerfall des großen Körperchens zwischen den einzelnen sekundären Körperchen an den Stellen der Losreißung Zellreste sehen, die zum großen Hassall'schen Körperchen gehörten und nun einer Resorption unterliegen. Es können nun zwei Möglichkeiten eintreten. Zwischen zwei sekundären Körperchen kann sich ein Zellstreifen oder auch ein kleines Hassall'sches Körperchen aus benachbarten Zellen bilden, welche sich in solchen Fällen auf die Stelle der zerfallenen Zellen vorschieben. Ein solcher Zellstreifen oder das kleine Hassall'sche Körperchen, die exzentrisch wachsen, kann wiederum die zwei sekundären Körperchen in ein größeres verbinden. Es kann auch vorkommen,

daß die sekundären Körperchen nach Resorption der zerfallenen Zellen nicht nur nicht zusammenwachsen, sondern sich voneinander entfernen. Dann sieht man in der Marksubstanz des Thymuslappchens eine Gruppe von Hassall'schen Körperchen, die ganz getrennt liegen und aus einem einfachen bzw. aus einem zusammengesetzten verzweigten Körperchen entstanden sind.

Im Modell eines Ausschnittes der Marksubstanz eines Thymuslappchens eines 7-monatigen Phoetus, aus dem ich einige größere Hassall'sche Körperchen darstellte, erfolgte die Trennung des Körperchens an zwei Stellen (zwischen dem Fortsatz *d* auf Abb. 7 und dem Fortsatz *h* auf Abb. 8, sowie zwischen dem Fortsatz *i* auf Abb. 7 und dem Fortsatz *a* auf Abb. 8); an einer Stelle dagegen verbinden sich beinahe die Fortsätze der Körperchen (Fortsatz *b* auf Abb. 8 mit dem Fortsatz *a* auf Abb. 9).

Ich muß noch die Veränderungen der Blutgefäße erwähnen, die von den Anhängern der vaskulären Entstehungstheorie der Hassall'schen Körperchen beschrieben worden sind. Oben haben wir an den Rekonstruktionen der Hassall'schen Körperchen gesehen, daß das Blutgefäß manchmal durch das Körperchen verläuft, indem es in diesem einen Kanal bildet, welcher oft außer dem Gefäß noch unveränderte Retikulumzellen enthält (Abb. 11 *o*, Abb. 12 *t*). Im Maße wie das Körperchen wächst, kann sich sein Kanal durch die Hypertrophie der Retikulumzellen verengern, welche schließlich das im Kanal liegende Gefäß mehr oder weniger dicht umfassen können. Im Gefäßabschnitt, der vom Körperchen eingenommen ist, sind meistens keine Veränderungen in den Zellen der Gefäßwand wahrzunehmen, manchmal jedoch sieht man nicht gerade stark hypertrophierte Endothelzellen. Nirgends sah ich in denen die Zellen so vergrößert, daß sie das Gefäßlumen schließen würden und solche Bilder, die für eine Entstehung der Hassall'schen Körperchen aus der Gefäßwand sprechen würden. Die erwähnten Veränderungen der Kerne von Endothelzellen im Gefäßabschnitt, der durch den Kanal der Hassall'schen Körperchen verläuft, sollte man meiner Ansicht nach als sekundäre ansehen, die — mag sein — durch irgendeine Wirkung dieser Körperchen hervorgerufen werden.

Wenn das das Gefäß umgebende Körperchen groß ist, dann kann es mit der Zeit infolge langdauernden Druckes zu einem Schwund der Endothelkerne und zu einem Verschuß des Lumens

kommen, besonders wenn es sich um ein kapillares Gefäß gehandelt hatte. Die Wände eines solchen Gefäßes bewahren lange Zeit die Fähigkeit sich nach der Pasini'schen oder Azanmethode blau zu färben. Beim Zerfall des Körperchens weisen diese Gefäßabschnitte große Widerstandsfähigkeit auf und wandeln sich selten in Detritus um.

Es müssen sonach nach meiner Ansicht zwei Fälle unterschieden werden. Der erste, wo das Blutgefäß zuerst auf einer gewissen Strecke degeneriert und gleichzeitig die Retikulumzellen dem degenerierten Gefäßabschnitt entlang hypertrophieren und ein Hassall'sches Körperchen gebildet wird. Ein solches im Hassall'schen Körperchen enthaltenes Gefäß zerfällt frühzeitig, denn oft schon zu jener Zeit, wo es von einer doppelten Schicht von hypertrophischen Retikulumzellen umgeben wird und wird auf diese Weise zu einem wesentlichen Bestandteil des im Körperchen enthaltenen Detritus. Der zweite Fall dagegen, wenn das bereits entwickelte Hassall'sche Körperchen in seinem weiteren Wachstum ein neben ihm liegendes Blutgefäß erfaßt. Dieses sekundär in das Körpercheninnere gelangte Gefäß unterliegt fast niemals einer Degeneration jenseits des Körperchens, während das Wachstum des letzteren vom Verlauf dieses Gefäßes unabhängig ist.

Zusammenfassung.

1. Die einzelligen Hassall'schen Körperchen haben kugelige oder ellipsoidale Gestalt.
2. Die mehrzelligen einfachen Hassall'schen Körperchen besitzen die Gestalt von Kugeln, eiförmiger Gebilde, unregelmäßiger oder länglicher Körper, die letztere dann, wenn sich das Wachstum hauptsächlich an beiden Polen des Körperchens in der Längsachse abspielt. Die Größe dieser Körperchen hängt von der Anzahl der Zellschichten ab.
3. Die mehrzelligen zusammengesetzten Hassall'schen Körperchen besitzen eine hauptsächlich von den Formen der zusammengewachsenen mehrzelligen einfachen Körperchen abhängige Gestalt. Diese hängt weiters von der Menge und dem Vorkommen der Erhebungen, Höcker und Fortsätze ab. Die Verwachsungsstelle der Körperchen zeigt sich als eine Furche, deren Verlauf von der Art und der Stelle des Zusammenwachsens abhängt.

4. Die Anlage des Hassall'schen Körperchens wird am häufigsten durch eine einfache hypertrophische Zelle (eine sog. Mittelzelle) bzw. durch eine Gruppe von Retikulumzellen gebildet, oder auch (selten) durch degenerierte kapillare, praekapillare oder venöse Gefäße. Im zweiten Fall nehmen die Endothelzellen und die Zellen der Gefäßwand keinen aktiven Anteil am Bau der Hassall'schen Körperchen, werden aber beim Zerfall der letzteren zu Detritus umgeformt.

5. An der Peripherie der ersten oder der zweiten Anlage legen sich hypertrophische Retikulumzellen an und bilden auf diese Weise Hassall'sche Körperchen. Im ersten Fall ist das Hassall'sche Körperchen retikulären, im zweiten vaskulär-retikulären Ursprungs; in den späteren Entwicklungsstadien lassen sich die beiden voneinander nicht unterscheiden.

6. Die Hassall'schen Körperchen retikulären Ursprungs haben keinerlei Verbindung mit Blutgefäßen; sie berühren höchstens einander. Hassall'sche Körperchen vaskulär-retikulären Ursprungs treten mit den Gefäßen vermittels degenerierter Blutgefäße in Verbindung. Sobald diese Verbindungen abreißen, verliert das Körperchen jeglichen Zusammenhang mit den Blutgefäßen.

Aus dem Histologisch-Embryologischen Institut der Universität Lwów.
Direktor Prof. Dr. Ladislaus Szymonowicz.

Tafelerklärungen.

Tafel 40.

Plastische Rekonstruktion von Hassall'schen Körperchen sowie der kapillaren, praekapillaren und venösen Gefäße der Hälfte eines Thymuslappchens von einem 6 $\frac{1}{2}$ monatigen menschlichen Foetus. Der sichtbare Teil der Hassall'schen Körperchen ist blau gefärbt (Vergrößerung etwa 80-fach).

Tafel 41.

1. Degeneriertes Blutgefäß aus der Marksubstanz eines Thymuslappchens vom 8 monatigen menschlichen Foetus. *a* = teilweise degeneriertes kapillares Gefäß, *a'* = Fortsetzung desselben Gefäßes in hyaliner Degeneration, *b* = praekapillares Blutgefäß im Querschnitt, *c* = hyalin entartetes und obliteriertes kapillares Gefäß, *d* = Zellen des retikulären Gewebes, *e*, *e'* = hypertrophische Retikulumzellen, *f* = hypertrophische Retikulumzelle mit hya-

linen Kernveränderungen und konzentrischem Plasmabau, *g* = Wanderzelle. Susa, Pasini, Imm. Reichert Apochromat 2 mm., Vergrößerung 940 fach.

2. Querschnitt eines kleinen venösen Gefäßes aus der Marksubstanz der Thymus eines reifen menschlichen Phoetus, mit peripherer Lagerung der hypertrophischen Retikulumzellen. *a* = die Gefäßwand, teilweise entartet, *b* = rotes Blutkörperchen, *c* = hypertrophische Retikulumzelle, *d* = Wanderzelle. Bouin. Imm. Reichert Apochromat 2 mm., Vergrößerung 940-fach.

3. Querschnitt eines kleinen venösen Gefäßes aus der Thymus eines reifen menschlichen Phoetus mit roten Blutkörperchen und einem Lymphozyten im Lumen; um das Gefäß herum entwickelte sich aus hypertrophischen Retikulumzellen das Hassall'sche Körperchen. *a* = glasig entartete Gefäßwand, *b* = rotes Blutkörperchen. *c* = hypertrophische Retikulumzelle, *d* = Wanderzelle, *e* = die Körperchenwand. Bouin. Imm. Reichert Apochromat 2 mm., Vergrößerung 600-fach.

4. Längsschnitt eines praekapillaren Gefäßes, das vermittels einer kapillaren Abzweigung mit dem Innern eines Hassall'schen Körperchens verbunden ist; Thymus eines 6 monatigen menschlichen Phoetus. *a* = Wand des praekapillaren Gefäßes, *b* = Wand der kapillaren Abzweigung, *b'* = Rest der praekapillaren Gefäßwand, *c* = rote Blutkörperchen, *d* = hypertrophische Retikulumzelle, *e* = Endothelzelle, *f* = Wanderzelle. Susa, Pasini, Imm. Reichert Apochromat 2 mm., Vergrößerung 1080-fach.

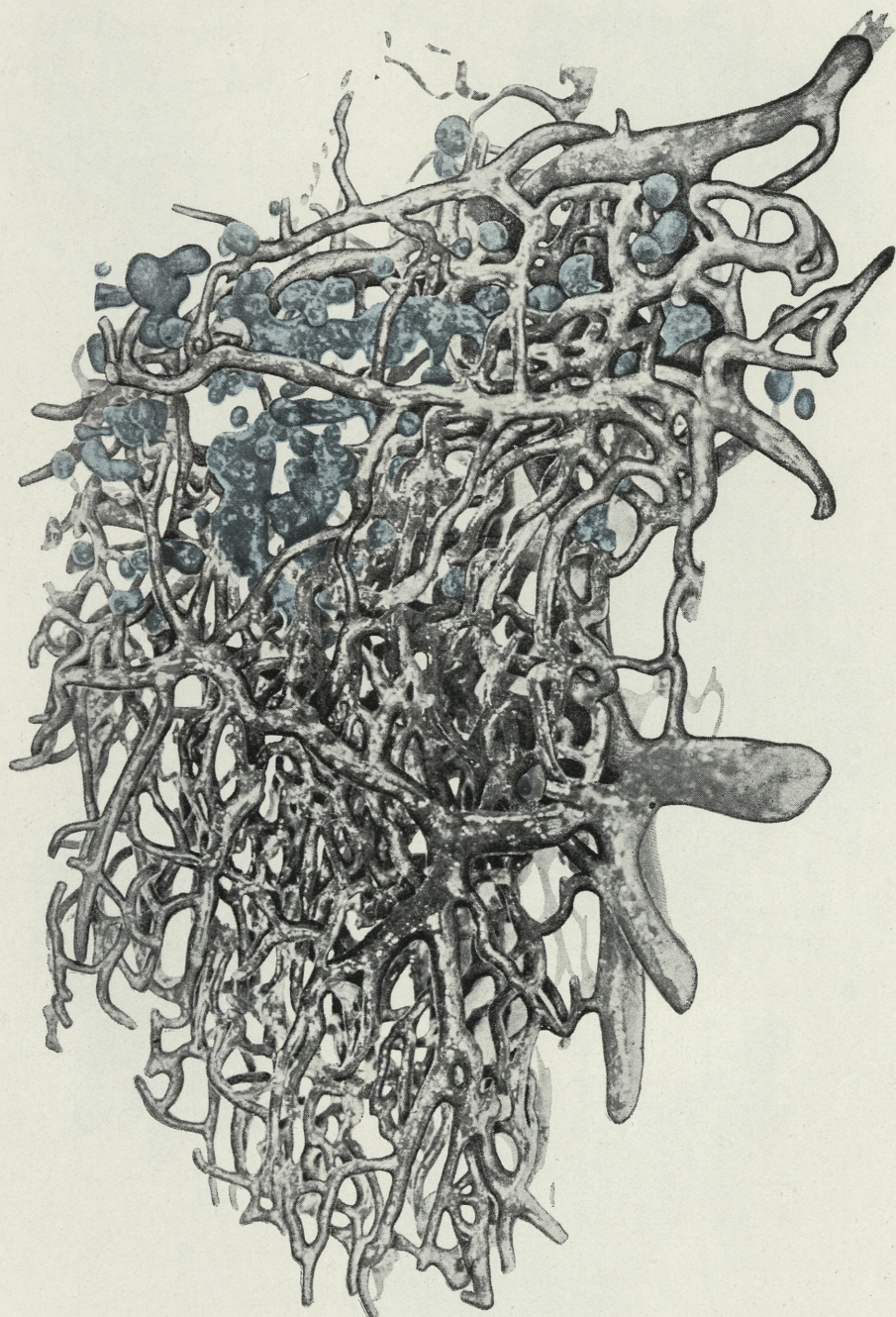
5. Längsschnitt eines kapillaren Gefäßes, das mittels einer degenerierten Abzweigung mit einem Hassall'schen Körperchen verbunden ist; Thymus eines 5 monatigen menschlichen Phoetus. *a* = kapillare Gefäßwand, *b* = entartete Abzweigung dieses Gefäßes, *c* = Endothelzelle, *d* = hypertrophische Retikulumzelle, *e*, *e'* = Zellen des retikulären Gewebes, *f* = hypertrophische Retikulumzelle mit konzentrischem Plasmabau, *g* = Wanderzelle, *g'* = Wanderzelle, die in den Spalt zwischen Detritus und Körperchenwand eingedrungen ist. Susa, Pasini, Imm. Reichert Apochromat 2 mm., Vergrößerung 940-fach.

Literaturverzeichnis.

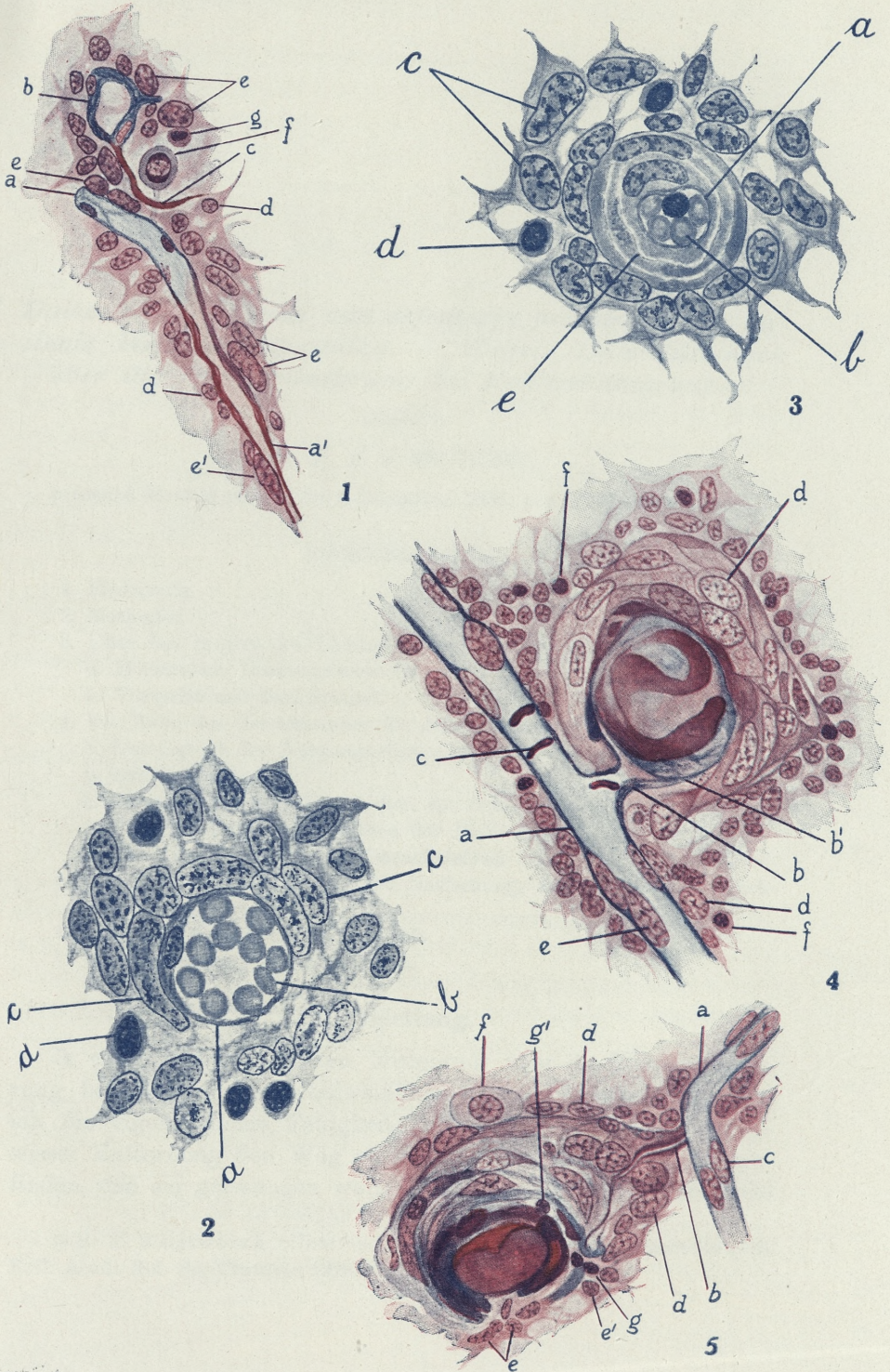
1. Afanassiew B. Über die concentrischen Körper der Thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. 1877. — 2. Afanassiew B. Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus und der Winterschlagdrüse der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. 1877. — 3. Antipa G. Über die Beziehungen der Thymus zu den sog. Kiemenspaltenorganen bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. 7. 1892. — 4. Aubertin Ch. und Bordet E. Über die Einwirkung der X-Strahlen auf die Thymus. Centralbl. f. inn. Med. Jg. 30. — 5. Badertscher J. A. The development of the thymus in the Pig. 1 Morphogenesis 2 Histogenesis. Amer. Journal of Anat. 1915. — 6. Bell E. T. The development of the thymus. Amer. Journal of Anat. 1906. — 7. Born G. Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883. — 8. Cornil et Ranvier. Manuel d'histologie pathologique. Paris 1896. (Cit. n. Afanassiew 1877). — 9. Dearth O. A. Late development of the thymus in the Cat. Nature and significans of the corpuscles of Hassall and cystic formations. Amer. Jour-

- nal. of Anat. 1928. — 10. Dustin A. P. L'origine et la signification des cellules »myoïdes« et »épithéloïdes« du thymus. Bull. de la soc. R. des sc. med. et nat. Bruxelles, No 5. 1908. — 11. Dustin A. P. Nouvelle contribution à l'étude du thymus des Reptiles. Arch. de zoolg. expér. et génér. T. 54. 1914. — 12. Dustin A. P. Les réversions épithéliales dans le thymus humain. Arch. de zoolg. expér. et génér. T. 56. 1917. — 13. Fischelis Ph. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Gl. thyroidea und Gl. thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 25. 1885. — 14. Goldner Jacques. Histogénèse du corpuscule de Hassall. Unité cytogénétique des cellules de charpente des placards épithéliaux, des corpuscules unicellulaires et des corpuscules Hassalliens. Contribut. expér. Compt. rend. Soc. Biol. T. 88. 1923. — 15. Hagström Martin. Die Entwicklung der Thymus beim Rind. Anat. Anz. Bd. 54. 1921. — 16. Hamilton B. Die Thymusentwicklung der Ente. Anat. Anz. Bd. 44. 1913. — 17. Hammar J. A. Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz. Bd. 27. 1905. — 18. Hammar J. A. Fünfzig Jahre Thymusforschung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XIX. 1909. — 19. Hammar J. A. Methode, die Menge der Rinde und des Marks der Thymus, sowie die Anzahl und Größe der Hassallschen Körper zahlenmässig festzustellen. Zeitschr. f. angew. Anat. Bd. I. 1914. — 20. Hammar J. A. Zur Frage der Histogenese der Thymusdrüse. Centralblatt f. allgem. Pathol. u. patholog. Anat. Bd. XXXIII. 1923. — 21. Hammar J. A. Über progressive und regressive Formen von Hassallschen Körpern. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 70. 1924. — 22. Hammar J. A. Die Menschenthymus in Gesundheit und Krankheit. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. T. I. Bd. 6 IX 1926. T. II Bd. 16. 1929. — 23. Hammar J. A. Über Methoden, die Grösse und Anzahl der Hassallschen Körper der Menschenthymus zahlenmässig festzustellen, nebst einigen Worten über das numerische »Korpuskelproblem« überhaupt. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. Bd. 6. 1926. — 24. Hansson E. R. Über die Entwicklung der Parathyroideae accessoriae und die Thymus beim Kaninchen. Anat. Anz. Bd. 39. 1911. — 25. Hartmann A. Die Entwicklung der Thymus beim Kaninchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 86. 1914. — 26. Helgesson C. Zur Thymusentwicklung beim Sperling. Anat. Anz. Bd. 43. 1913. — 27. Hermann T. Das Auftreten des Fettgewebes im menschlichen Thymus. Anat. Anz. Bd. 47. 1914. — 28. His W. 1. Nachtrag zum Aufsatz über die Thymusdrüse in Bd. X. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XI. 1862. — 29. His W. 2. Zur Anatomie der menschlichen Thymusdrüse. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XI. 1862. — 30. Jonson A. Studien über die Thymusinvolution. Die accidentelle Involution nach Hunger. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 73. 1909. — 31. Jordan H. E. and Horsley G. W. The significance of the concentric corpuscles of Hassall. The anat. Record 1927. — 32. Kingsbury B. F. The development of the human pharynx. I. the pharyngeal derivatives. Amer. Journal Anat. 1905. — 33. Koeliker A. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. III. 1902. — 34. Kostowiecki M. Sprawozdanie z referatu »O stosunku ciała Hassall'a do sąsiednich naczyń krwionośnych w grasicy płodów ludzkich«. Compt. rend. Soc. Biolog. 1930. — 35. Machowski J. przyczynek do znajomości gruczołu grasicowego u płazów (Amphibia). Kosmos r. XXVIII. 1903. — 36.

- Maximow A. Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 74. 1909. — 37. Maximow A. Über die Histogenese der Thymus bei Säugetieren. — 38. Maurer F. Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. 11. 1886. — 39. Nussbaum und Machowski. Die Bildung der konzentrischen Körperchen und die phagocytischen Vorgänge bei der Involution der Amphibienthymus nebst einigen Bemerkungen über die Kiemenreste und Epithelkörperchen der Amphibien. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902. — 40. Nussbaum und Prymak. Zur Entwicklungsgeschichte der lymphoiden Elemente der Thymus bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. XIX. 1902. — 41. Popoff M. Über die Thymus in vergleichend anatomischer und physiologischer Beziehung. Biol. Zentralbl. Bd. 47. 1927. — 42. Prymak T. Przyczynek do historii rozwoju i involucji gruczołu grasicowego (gl. thymus) u ryb kościstych (Teleostei). Kosmos r. XXVIII. 1903. — 43. Remak R. Über die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Arch. f. Anat. 1843. — 44. Ruben R. Zur Embryologie der Thymus und der Parathyreoidea beim Meerschweinchen. Anat. Anz. Bd. 39. 1911. — 45. Sandergren Berta. Beiträge zur Konstitutionsanatomie. 4. Über die Anpassung der von Hammar angegebenen Methode der mikroskopischen Analyse des Thymus an dem Thymus des Kaninchens. Anat. Anz. Bd. 50. 1917. — 46. Schaffer J. Über das Vorkommen eosinophiler Zellen in der menschlichen Thymus. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1891. — 47. Schridde H. Die Zellen der Thymusrinde. Centralbl. f. allg. Pathol. Bd. 33. 1923. — 48. Tschassownikow N. Über die in vitro Kulturen des Thymus. Arch. f. exp. Zellforsch. Bd. 3. 1926. — 49. Tschassownikow N. Zur Frage nach dem Bau des Thymusreticulum im normalen und zurückgebildeten Organ. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. Bd. 19. 1930. — 50. Verneuil. Globules épidermiques dans le thymus. Compt. rend. soc. biol. Paris T. 3. 1856. — 51. Wassén, Anders L. Beobachtungen an Thymuskulturen in vitro. Anat. Hefte Bd. 54. 1915. — 52. Wassjutotschkin A. M. Untersuchungen über die Histogenese des Thymus. 3. Über die myoiden Elemente des Thymus beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 50. 1918. — 53. de Winiwarter. Origine des corps de Hassall du Thymus des Mammifères. Compt. rend. soc. Biol. T. 89. 1923. — 54. Zotterman A. Die Schweinethymus als eine Thymus ecto-entodermalis. Anat. Anz. Bd. 38. 1911.



M. Kostowiecki.



M. Kostowiecki.

Dalsze spostrzeżenia nad orientacją przestrzenną u gąsienic bielinka kapustnika. — Weitere Untersuchungen über die Raumorientierung bei Kohlweißlingraupen.

Mémoire

de **M. R. J. WOJTUSIAK**,

présenté dans la séance du 1 Décembre 1930, par M. H. Hoyer m. t.

Inhaltsübersicht.

1. Einleitung.
2. Methodik.
3. Über den Einfluß des Lichtes auf die Orientierung der Raupen.
 - a. Horizontale Drehungsversuche.
 - b. Versuche mit dem Spiegel.
4. Die Rolle des Geruchssinnes für die Orientierung.
 - a. Der Geruch der Nahrungspflanze.
 - b. Der Spurengeruch.
 - c. Versuche mit dem Verwischen der Schreitspuren.
 - d. Versuche mit dem Versetzen der Blattstücke.
 - e. Über die Bedeutung des Geruchsfeldes.
5. Das Alter der Raupen und die Entfernung, aus welcher sie zurückzukehren vermögen.
6. Über den Einfluß der Schwerkraft.
7. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Einleitung.

In einer früheren kurzen Mitteilung über die Raumorientierung bei Raupen des Kohlweißlings (*Pieris brassicae* L.) habe ich die eigentümliche Fähigkeit derselben beschrieben, aus gewisser Entfernung den Weg zu einem Ausgangspunkt zurückzufinden, den sie gezwungen waren vorher zu verlassen¹⁾. Ich habe

¹⁾ R. J. Wojtusiak: Über die Raumorientierung bei *Pieris*-Raupen, Bull. Acad. Pol. Sc. Cracovie 1929.

damals auf die wichtige Rolle hingewiesen, welche die Lichtstrahlen bei diesen Wanderungen zu spielen scheinen. Die Bewegungsrichtung kreuzt sich unter einem gewissen Winkel mit der Strahlenrichtung, was an sogenannte »Kompaßbewegungen« erinnert, die für viele andere Evertebraten, darunter auch für Schmetterlingsraupen, bekannt sind¹⁾. Da die Orientierung der Kohlweißlingraupen nach den Lichtstrahlen sowohl bei dem vom verlassenen Blatt ausgehenden, als bei dem zu ihm zurückführenden Wege stattfindet, so nähert sie sich der Gruppe »mnemotaktischer« Orientierung im Sinne der Einteilung Kühn's²⁾. Die Entfernung, aus welcher kleine Räumchen vor der ersten Häutung, mit denen ich damals experimentiert habe, noch zurückzukehren vermochten, überschritt nicht 10–13 cm; bei größerer Entfernung pflegten sie den Rückweg zumeist zu verfehlen. Der Geruch der Kohlblätter, mithin der spezifischen Nahrung, war, wie es sich aus den früheren Beobachtungen ergab, von einem bloß untergeordneten Einfluß. Die Räumchen wagten sich anfänglich auf geringe und erst später allmählich auf weitere Distanzen hinaus.

Die Umkehrfähigkeit ist zwar für mehrere Raupenformen, insbesondere unter den Bombyciden konstatiert worden, doch bedienen sich jene Spinnerraupen bei dem Rückweg einer vorher ausgesponnenen und als Gehspur benützten Fadens, die Rückkehr wird also auf eine ganz andere Art bewerkstelligt^{3, 4)}. Die auffallende Orientierungsweise bei *P. brassicae*, die in hohem Grade an die Orientierungsfähigkeiten der Ameisen erinnert und — soweit es mir aus der zugänglichen Litteratur bekannt ist — bisjetzt für Schmetterlingsraupen noch nicht angegeben wurde, hat mich daher zu weiteren, eingehenden Beobachtungen und Versuchen angeregt, und zwar an derselben, gesellig lebenden Raupenart. Diesmal beschränkte ich mich nicht nur auf das jüngste Alter vor und nach der ersten Häutung, sondern dehnte die Ver-

1) W. v. Buddenbrock: Die Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten insbesondere Schmetterlingsraupen. Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. d. Wiss. 1917.

2) A. Kühn: Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919.

3) J. H. Fabre: Souvenirs Entomologiques VI. Ed. 1922.

4) P. Degeener: Der sog. Phototropismus der Raupen und sein biologischer Wert. Zeitschr. f. Allg. Physiol. Bd. 19. 1921.

suche auch auf spätere Entwicklungsstadien aus. Bei den gegenwärtigen Versuchen handelte es sich hauptsächlich um nähere Bestimmung des bei der Orientierung in Betracht kommenden Einflusses der Belichtung, sowie um die Bedeutung der Geruchseindrücke. Außerdem hat mich das reichere Beobachtungsmaterial verschiedener Stadien in den Stand gesetzt, die mit dem Alter wechselnden Stufen der Entfernungen zu bestimmen, von denen die wandernden Raupen zurückzukehren vermögen. Doch reichen auch diese erneuten Beobachtungsserien noch keineswegs aus, um ein volles, abgeschlossenes Bild der Orientierungserscheinungen zu geben. Es tauchte im Laufe der vertieften Untersuchungen eine Reihe neuer Fragen auf, deren Beantwortung weitere Versuche nötig macht, so daß auch die vorliegenden Ergebnisse als Einleitung zu weiteren Studien über räumliche Orientierung der Raupen aufzufassen sind.

2. Methodik.

Bei Versuchen mit Raupen als kriechenden Insekten kamen naturgemäß vornehmlich jene Methoden in Betracht, die bei Ermittlung der Orientierungsgabe der flügellosen Ameisen und nicht der Flugformen wie Bienen oder Hummeln angewendet werden. Eine große Schwierigkeit bot hier jedoch der ganz verschiedene Typus des geselligen Lebens der besagten Insekten. Abgesehen von dem grundlegenden Unterschied in der morphologischen und soziologischen Gliederung der vergesellschafteten Individuen in den beiden Insektengruppen, finden wir bei den Hautflüglern ein Nest als ständigen Wohnungsort, den die Einwohner verlassen, um Nahrung außerhalb desselben aufzusuchen, während wir bei den Weißlingraupen Herden vorfinden, die sich auf Nahrungsplätzen zusammenhäufen. Bei den Ameisen giebt es festgelegte Straßen, die nach verschiedenen Seiten hinführen und unablässlich von Individuen begangen werden, welche Nahrungsstoffe oder Baumaterialien herbeizuschaffen haben; bei Tagfalterraupen giebt es solche Straßen gar nicht. Es ließe sich noch eine Reihe anderer Unterschiede aufzählen, die man beim Entwerfen diesbezoglicher Versuche berücksichtigen muß.

Um die Raupen zum Verlassen des Nahrungsblattes und zum Wandern zu bewegen, schlug ich dasselbe Verfahren ein, wie bei

den früheren Versuchen. Durch Zustutzen wurden die mit Raupen dicht besetzten Blattstücke auf wenige cm² reduziert und auf Papierbogen hingelegt, bis sie zu verdorren begannen. Die Räumchen verlassen sodann nach und nach ihren Standort, um nach vergeblichem Suchen mehr bekömmliche, frische Nahrung zu suchen. Die Versuche wurden vornehmlich unter freiem Himmel vorgenommen oder auf dem Tisch einer verglasten Veranda. Bei Versuchen mit kleinen Räumchen jüngster Stadien reichten Bogen gewöhnlichen Schreibpapiers oder Kartonstücke von 25 × 33 cm aus; bei Raupen fortgeschrittener Stadien wurden große Bogen glatten Packpapiers von 63 × 90 cm nötig. Die Schreitbahnen wurden in angemessener Entfernung von der kriechenden Raupe mit Bleistift vorsichtig nachgezogen, um jede übermäßige Erschütterung der Papierunterlage zu vermeiden. Die Richtung der auffallenden Lichtstrahlen wurde stets genau eingetragen.

Um den Einfluß des Sonnenlichtes festzustellen, bediente ich mich eines ganz einfachen Mittels, indem ich den Papierbogen um einen bekannten Winkel drehte, um eine eventuelle Abänderung der Gehrichtung der Raupen zu vermerken. Zur Kontrolle führte ich außerdem sogen. »Spiegelversuche« [n. Santschi¹⁾] aus, wobei ich anstatt der natürlichen Beleuchtung von einer Spiegelfläche zurückgeworfene Sonnenstrahlen in beliebiger Richtung einwirken ließ, bei gleichzeitiger Verdunkelung der Seite, von welcher die Lichtstrahlen vorher auffielen; nach Entfernung des Lichtschirmes und des Spiegels war die frühere Situation wiederhergestellt. Durch einfaches Versetzen der Raupen an neue Stellen wurden die beiden obigen Methoden vervollständigt.

Um die Fähigkeit eines Wiedererkennens der begangenen Bahnen (der »Spuren«) zu ermitteln, habe ich mich der Methode des sogen. »Fingerversuches« bedient, wie sie in der einschlägigen deutschen Litteratur bezeichnet zu werden pflegt. Diese Methode ist schon seit Bonnet²⁾ bei ähnlichen Versuchen über die Orientierungsfähigkeit der Ameisen verwendet worden und beruht darauf, daß die von den Insekten begangene Bahn mit dem Finger der Quere nach gerieben wird, um auf diese Weise die ihr

¹⁾ Santschi F.: Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les Fourmis, Rev. Suisse de Zool. 19, 1911.

²⁾ Bonnet C.: Observations sur de petites Fourmis etc. Oev. d'Hist. Nat. et de Philos. I. Neuchâtel 1779—83.

anhaftenden Geruchsspuren zu vernichten. Als Kontrollversuch hat sich in dieser Versuchsreihe das Übertragen der verlassenen Blattstücke auf eine gewisse Entfernung als sehr nützlich erwiesen.

Sämtliche Skizzen der begangenen Wege, welche den folgenden Bericht illustrieren, sind genau nach den Originalzeichnungen ausgeführt. Bahnen, welche den für Textzeichnungen anberaumten Maßstab überschreiten, sind samt der die Berechnung der Weglänge ermöglichenden Zentimeterskala mit Hilfe eines Zeichenapparates verkleinert worden. Die starken Pfeilstriche bezeichnen für jede Figur die Richtung der auffallenden Lichtstrahlen, sowohl bei vollem Sonnenschein wie bei bedecktem Himmel und fallen mit dem Schatten eines Einfalllotes zusammen. Sonstige Bezeichnungen werden an entsprechenden Stellen erklärt.

3. Über den Einfluß des Lichtes auf die Orientierung der Raupen.

Wie ich es in meiner früheren Mitteilung betont habe, weicht die Orientierung der Raupen des Kohlweißlings gegen das Licht von der von Loeb für *Porthesia*-Raupen beschriebenen völlig ab. Nach Loeb¹⁾ ist das Tier genötigt, eine solche Richtung einzuhalten, um von beiden Seiten einen gleichmäßigen (gleich starken) Reiz zu empfangen. *Pieris*-Raupen orientieren sich folglich nicht tropotaktisch, im Sinne der für die Reihe der Orientierungserscheinungen von Kühn²⁾ angenommenen Nomenklatur. Ihr Verhalten läßt sich auch nicht in die menotaktische Gruppe einordnen, in welcher das Tier ständig eine gewisse Orientierung der Körperachse im Verhältnis zur Reizquelle einhält und sogenannte Kompaßbewegungen aufzeigt, da jene Bewegungen bei unseren Raupen in entgegengesetzte verändert werden können. Die Orientierungsweise der Weißlingraupen nähert sich durch die Fähigkeit einer »Reversion« der früher empfangenen Empfindungen der höchsten Stufe, nämlich der mnemotaktischen Gruppe, die für gesellig lebende und große Nester bauende Hautflügler, wie Bienen, Hummeln und Ameisen be-

¹⁾ Loeb J.: Die Tropismen; in Wintersteins »Handbuch d. vergl. Physiol.«, Bd. IV. Jena 1913.

²⁾ A. o. a. O.

schrieben wurde³⁾. Da ich diese Erscheinungen früher nur flüchtig gestreift habe, werde ich auf dieselben bei den weiter unten geschilderten Versuchen des näheren eingehen.

Beim Verfolgen eines Raupenweges wird uns oft die Tatsache auffallen, daß die eingeschlagene Hauptrichtung trotz zahlreicher, mitunter recht komplizierter Krümmungen und Abstecher im großen und ganzen eingehalten bleibt. Als Beispiel diene die in Fig. 1 reproduzierte Schreitbahn eines jungen Räupchens. Wie

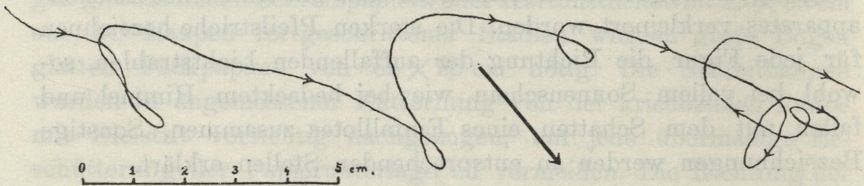


Fig. 1.

man ersieht, verläßt das Räupchen die gewählte Richtung, »sucht« etwas unterwegs, lenkt bald in die frühere Richtungsbahn wieder ein, macht neue Abstecher, führt ein ganzes System von Wendungen und Schlingen aus und findet die ursprüngliche Richtung wieder. Solche Abweichungen von der Hauptrichtung und Einlenkungen in dieselbe können sich mehrere Male wiederholen und werden in beinahe allen Versuchen beobachtet.

Durch einen Kontrollversuch wird diese Tatsache vollauf bestätigt. Eine Raupe, welche längere Zeit beinahe geradlinig wanderte, wird auf eine gewisse Entfernung seitwärts von ihrer Bahn versetzt. Nach einer kurzen Pause, die sich leicht als Folge gewisser, mit der Versetzung verbundener Erregungen erklären läßt, nimmt sie ihre Wanderung von neuem auf, und zwar in den meisten Fällen genau in derselben Richtung. Unter 6 Fällen einer Beobachtungsserie, wo die Raupe ihren Weg in der nämlichen Richtung fortsetzte, wich die neue Schreitbahn in nur einem Falle um 40° von der ursprünglichen Richtung ab. Die

³⁾ Siehe in der betreffenden Litteratur: R. Brun's: Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen, Jena 1914; W. Wagner's: Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln, Stuttgart 1907; E. Rabaud: L'Orientation lointaine et la reconnaissance des lieux. Paris 1927.

Richtung wird beibehalten ohne Rücksicht darauf, ob die translozierte Raupe mit dem Kopfe nach vorn oder um 90° umgewendet und mit dem Kopfe nach hinten (zu der früheren Richtung) versetzt wird. In Fig. 2 wird ein einfacher Fall der-

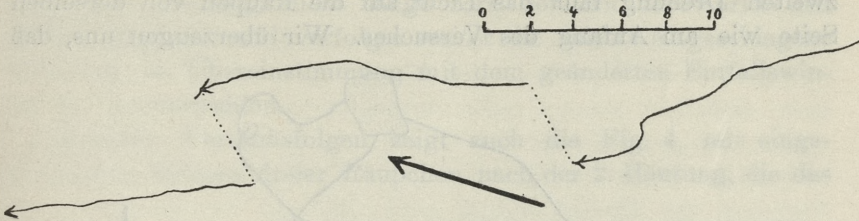


Fig. 2.

artiger Versetzung veranschaulicht.

Die Feststellung dieses Verhaltens hat mich zu weiteren Versuchen geführt, um den Faktor zu bestimmen, welcher den Raupen eine so genaue Einhaltung der verfolgten Richtung ermöglicht. In erster Linie kam natürlich die Rolle in Betracht, die hierbei die von einer bestimmten Seite auffallenden Sonnenstrahlen spielen könnten, wie dies tatsächlich für andere Insekten, insbesondere für die uns am meisten interessierenden Ameisen festgestellt wurde.

Die betreffenden Versuche können in zwei Serien geteilt werden. In der einen war der Richtungswechsel der Belichtung durch eine Drehung der Papierunterlage samt den Raupen erzielt, bei der anderen wurde er mit Hilfe eines Spiegels bewerkstelligt.

a) Horizontale Drehungsversuche.

In dieser Versuchsserie pflegte ich auf den Zeitpunkt zu warten, bis die Richtungsbahn einer oder mehrerer sich von einem Blattstück entfernenden Raupen festgelegt wurde, worauf ich erst die Unterlage umdrehte, der Einfachheit halber gewöhnlich um 90° oder 180° . Die ursprüngliche Einfallsrichtung der Sonnenstrahlen wurde infolgedessen um einen oder zwei rechte Winkel verschoben. Aus Fig. 3 und 4 werden die Ergebnisse dieser Versuche ersichtlich. In Fig. 3 sind Schreitbahnen dreier Raupen nach der 2. Häutung dargestellt. Die kleinen Kreise, die in ihren Verlauf eingeschaltet sind, bezeichnen Stellen, an welchen sich

die Tiere befanden, als die Drehung des untergelegten Kartons erfolgte; die schwarzen Kreise bedeuten eine Drehung um 90° nach rechts im Sinne des Uhrzeigers, die leeren Kreise eine analoge Drehung um einen rechten Winkel nach links. Nach der zweiten Drehung fällt das Licht auf die Raupen von derselben Seite wie am Anfang des Versuches. Wir überzeugen uns, daß

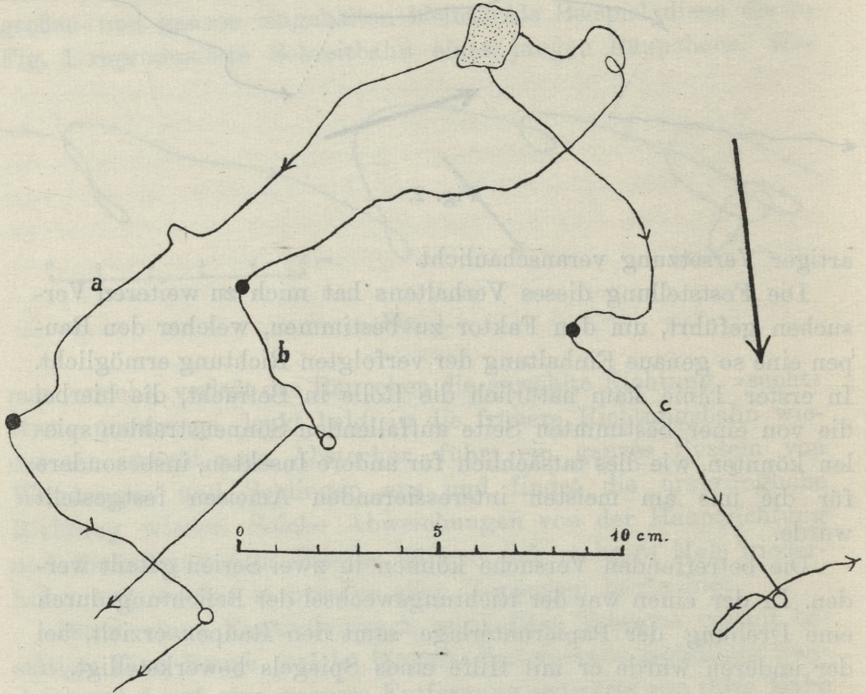


Fig. 3.

alle drei Raupen nach der ersten Drehung die Bewegungsrichtung um 90° änderten, um ihr Ziel weiter zu verfolgen und die frühere Einstellung zu den Sonnenstrahlen wiederzugewinnen. Nach der entgegengesetzten Drehung weisen die Bahnen eine abermalige rechtwinkelige Knickung auf, wodurch der *status quo ante* mit ziemlicher Genauigkeit hergestellt wird. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß nach der Drehung manche durch den plötzlichen Wechsel der Belichtung desorientierte Räumchen des öfteren anfänglich eine beliebige, offenbar »zufällige« Richtung einschlagen — wie bei der Bahn *b* und *c* unserer Skizze — und erst nach einem

gewissen Zeitraum unter einem der Einfallsrichtung angepaßten Winkel abbiegen, beziehungsweise ihre Bewegungsrichtung korrigieren. Die dritte Raupe (*c*) kehrte um, nachdem sie eine kurze Strecke in der neuen Richtung zurückgelegt hatte, setzte aber den Rückweg nicht lange fort, sondern überschritt den Knickungspunkt und verfolgte weiter die zuletzt eingeschlagene Richtung, in Übereinstimmung mit dem geänderten Einfallswinkel der Lichtstrahlen.

Ähnliche Versuchsfolgen zeigt auch die Fig. 4, mit eingezeichneten Bahnen dreier Räumchen nach der 2. Häutung, die das

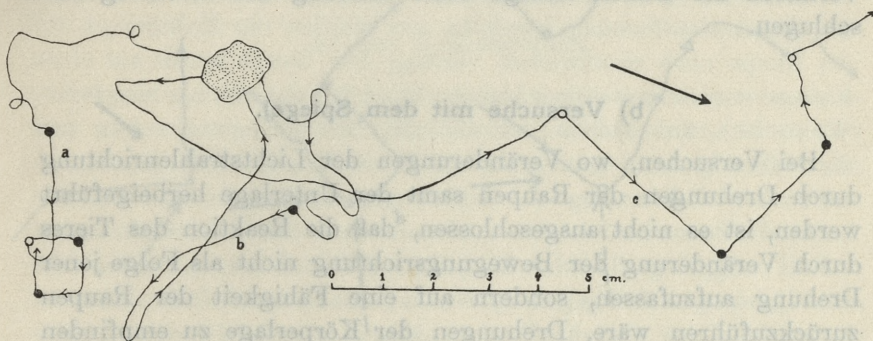


Fig. 4.

Blatt zu verschiedener Zeit verlassen haben; die Buchstaben deuten die Reihenfolge an, in welcher sie zu wandern anfangen. Die schwarzen Kreise auf sämtlichen drei Bahnen markieren den Standort der Räumchen zur Zeit der Rechtsdrehungen um 90° ; die Drehungen wurden mit freier Hand ausgeführt und waren infolgedessen nur annäherungsweise rechtwinkelig, doch können sich die Abweichungen auf höchstens $10-20^\circ$ belaufen. Die leeren Kreise markieren eine rechtwinkelige Drehung in entgegengesetztem Sinne, nach links. Die Unterlage wurde also, zusammen genommen, viermal gedreht. Das Räumchen *c* paßte seine Bewegungsrichtung tatsächlich viermal der wechselnden Richtung der Sonnenstrahlen an, so daß es ständig von der linken Seite unter einem Winkel von ungefähr 50° von den Strahlen getroffen wurde. Die Bahn der Raupe *b* zeigt ebenfalls eine rechtwinkelige Knickung an der Drehungsstelle und führte das Tier noch vor dem Zeitpunkt einer zweiten Drehung zu dem verlassenen Blatte zurück.

Die Raupe, die zuerst zu wandern begann, wanderte nur nach der 2. und 4. Drehung unter dem früheren Winkel gegen die Lichtstrahlen, indem sie die Schreitbahn um 90° ablenkte; nach der ersten und 3. Drehung hat sie dagegen Wendungen um etwa 180° ausgeführt. Dies ließe sich in dem Sinne auffassen, daß dieses Räumchen nach Eintritt des betreffenden Wechsels der Bestrahlung infolge des damit verbundenen Erregungsreizes auf ihrer Schreitbahn umkehrte, was zu einem entgegengesetzten Ergebnis führen mußte. Ich schließe so auf Grund mehrfacher, im Verlauf gewöhnlicher Beobachtungen bemerkter Fälle, da die Raupen nach Verlassen des Blattes infolge einer Reizung den Rückweg einschlugen.

b) Versuche mit dem Spiegel.

Bei Versuchen, wo Veränderungen der Lichtstrahlenrichtung durch Drehungen der Raupen samt der Unterlage herbeigeführt werden, ist es nicht ausgeschlossen, daß die Reaktion des Tieres durch Veränderung der Bewegungsrichtung nicht als Folge jener Drehung aufzufassen, sondern auf eine Fähigkeit der Raupen zurückzuführen wäre, Drehungen der Körperlage zu empfinden und durch Wendungen des Körpers um einen entsprechenden Winkel darauf zu reagieren, um die frühere Orientierung herzustellen; eine Erscheinung, die sich mit dem statischen oder vestibulären Sinn vergleichen ließe. Um diese naheliegende Vermutung auszuschließen, wurden Kontrollversuche unter Vermeidung von Drehungen der Unterlage durchgeführt, und zwar mit Hilfe eines verstellbaren Spiegels, welcher die Sonnenstrahlen in beliebiger Richtung zurückwerfen konnte. Sobald die Raupe bei natürlicher Belichtung der Unterlage eine bestimmte Richtung einschlug, wurde der Spiegel so eingestellt, daß die Richtung der reflektierten Strahlen, die das Tier trafen, gegen die frühere Einfallsrichtung um ca 90° verschoben war. Von der Seite, von welcher die Lichtstrahlen vorher einfielen, wurde ein Schirm aus Pappe oder ein größeres Buch aufgerichtet, wobei darauf zu achten ist, daß die Beschattung zu gleicher Zeit mit der Einstellung des Spiegels geschehe. Nach einiger Zeit, nachdem die Raupe ihre Richtung den neuen Belichtungsverhältnissen angepaßt hat, besichtigte ich sowohl den Spiegel als auch den Schirm, um die na-

türliche Belichtung wiederherzustellen. Die Versuchsergebnisse beweisen auch jetzt ganz klar, daß der Faktor, der für das Einhalten einer einsinnigen Bewegungsrichtung maßgebend ist, nur in der Richtung der Lichtstrahlen zu suchen sei. Der kleine Kreis in der den Vorgang illustrierenden Fig. 5 zeigt den Richtungswechsel der Lichtstrahlen mit Hilfe des Spiegels an der be-

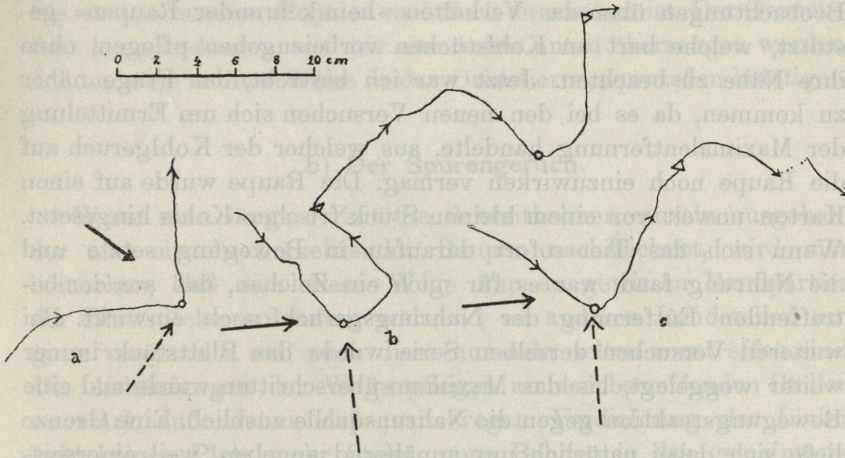


Fig. 5.

treffenden Stelle, das dreieckige Zeichen markiert die Abstellung des Spiegels und der Schirmplatte und den Eintritt früherer Lichtverhältnisse, der schwarze Pfeil bezeichnet die Richtung der auffallenden Strahlen, der unterbrochene Pfeil die Richtung der reflektierten.

In beinahe sämtlichen beobachteten Fällen bogen die Raupen, wenn sie von zurückgeworfenen Strahlen getroffen wurden, unter einem geraden Winkel von der angenommenen Richtungsbahn ab und bewegten sich weiterhin unter demselben Belichtungswinkel wie vorher. Wurde die frühere Belichtung wiederhergestellt, dann erfolgte eine Wendung in entgegengesetztem Sinne unter demselben Winkel, d. i. um 90° .

So werden alle unsere Vermutungen durch obige Ergebnisse vollauf bestätigt.

4. Die Rolle des Geruchssinnes für die Orientierung.

a) Der Geruch der Nahrungspflanze.

Wie wir es bereits in dem früheren Beitrage gesagt haben, spielt der Geruch der Krautblätter bei der Rückkehr der Raupen zu den verlassenen Blattstücken eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle. Unser damaliger Schluß war ausschließlich auf Beobachtungen über das Verhalten »heimkehrender Raupen« gestützt, welche hart an Kohlstücken vorbeizugehen pflegen, ohne ihre Nähe zu beachten. Jetzt war ich bestrebt, der Frage näher zu kommen, da es bei den neuen Versuchen sich um Ermittlung der Maximalentfernung handelte, aus welcher der Kohlgeruch auf die Raupe noch einzuwirken vermag. Die Raupe wurde auf einen Karton unweit von einem kleinen Stück frischen Kohls hingesezt. Wenn sich das Tier sofort daraufzu in Bewegung setzte und die Nahrung fand, war es für mich ein Zeichen, daß aus der betreffenden Entfernung der Nahrungsgeruch noch einwirkt. Bei weiteren Versuchen derselben Serie wurde das Blattstück immer weiter weggelegt, bis das Maximum überschritten wurde und eine Bewegungsreaktion gegen die Nahrungsquelle ausblieb. Eine Grenze ließe sich dabei natürlich nur annähernd angeben, weil einerseits der Geruch selbst nicht plötzlich aufhört, sondern sich allmählich verliert, andererseits reagieren darauf einzelne Individuen recht verschieden. Auf diese Weise erhielt ich für frisch geschlüpfte Räumchen 1—1½ cm Maximaldistanz, nach der ersten Häutung etwa 1½—2 cm und für ältere Tiere nach der 4. und 5. Häutung 3 bis 4 cm. Die Entfernungen sind also verhältnismäßig gering, man gewinnt jedoch den Eindruck, daß die Riechempfindlichkeit mit dem Alter der Raupen steigert. Was die oben angegebenen Zahlen betrifft, wäre zu bemerken, daß sie sich auf Versuche mit kleinen Blattausschnitten von 2—4 cm² beziehen; bei jüngeren Räumchen kamen kleinere, bei fortgeschrittenen Stadien größere Ausschnitte zur Verwendung. Dieser Umstand verdient besonders erwähnt zu werden, da er die Möglichkeit nicht ausschließt, es könnten jene größeren Blattstücke an sich auf weitere Strecken wirksam sein als die kleinen. Da ich andererseits bei allen an dieser Stelle beschriebenen Versuchen solche kleine Ausschnitte verwendet habe, so konnte ich die dabei erzielten Ergebnisse auch bei Erörterung anderer Fragen verwerten.

Es ergibt sich nun aus unseren Versuchen, daß beim Umkehren der Räumchen aus größerer Entfernung eine Beeinflussung durch den Nahrungsgeruch nur in solchen Fällen in Betracht kommen könnte, wo die von anderen Faktoren geleiteten Räumchen sich dem Blatte genähert haben, auf etwa 5 cm Distanz. Gerade für solche Fälle war ein plötzlicher Wechsel der Bewegungsrichtung bei den heimkehrenden Raupen charakteristisch, wie es aus unseren Figuren mehrfach zu ersehen ist. Der Geruchssinn kann indessen, wie wir uns weiter unten überzeugen werden, sich auf eine andere Weise in den Orientierungsprozessen betätigen.

b) Der Spurengeruch.

Wenn man längere Zeit die Schreitbahnen einzeln ausgehender und einzeln umkehrender Raupen nachzeichnet, wird man bemerken, daß sich diese Wege nur an gewissen Randpartien der Blattstücke anhäufen, während an anderen Randstellen nur ganz vereinzelt und auch diese nur sehr selten anzutreffen sind. Die Anhäufungen der Wege pflegen an den betreffenden Stellen so stark aufzutreten, daß man wegen Verdichtung der Linien bald keinen Platz mehr findet, neue Bahnen in das gemeinsame Diagramm einzutragen (vgl. Fig. 6). Die Zeichnung macht dann den Eindruck, daß daselbst eine Art breiter Verkehrsstraße ausgebildet wurde, auf deren Bereich die Bewegungsfreiheit der Raupen eingeschränkt bleibt.

Neben der Emigration einzelner Exemplare, wird man auch Fällen begegnen, wo die Raupen in großer Menge gemeinsam ein Blatt verlassen, darunter 2 bis 8 Stück zu genau derselben Zeit die Unterlage betreten. Genossinnen, die an einer derartigen geselligen Wanderung teilnehmen, pilgern sodann einreihig, eine dicht hinter der anderen. Es kommt auch manchmal zur Bildung zweier Züge von wandernden Raupen, welche so dicht nebeneinander verlaufen, daß sich die Raupen seitlich berühren. Vereinzelt Raupen treten aus der Reihe und setzen ihren Weg einsam fort. Sonst geschieht die Umkehr, beziehungsweise Rückkehr ebenfalls gemeinsam.

Eine einsam wandernde Raupe verrät desgleichen die Fähigkeit den eigenen oder von einer Vorgängerin betretenen Weg wiederzuerkennen: sobald sie nämlich an eine der bereits ein-

gezeichneten Bahnen aufstößt, die bisherige Richtung aufgibt und der angetroffenen Spur nachfolgt. (Fig. 7 a, b). Auf diese Weise kann eine Raupe je nach dem Altersstadium 1—8 cm weit

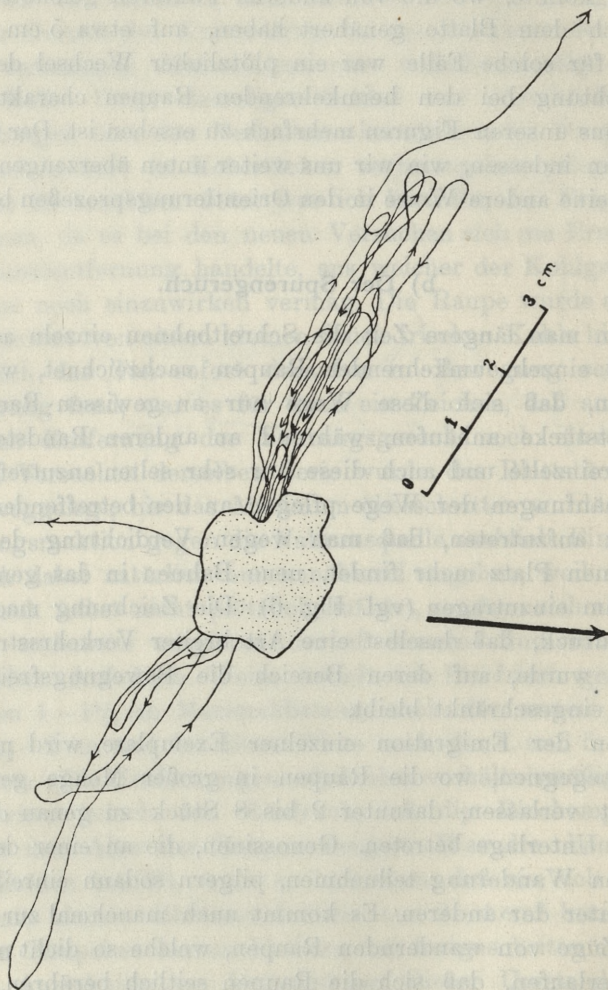


Fig. 6.

eine fremde Spurbahn begehen, sind doch die Wanderungen der Raupen länger oder kürzer, proportional zu der Körperlänge und dem Alter. Demgemäß geschieht es nicht selten, daß eine heimkehrende Raupe denselben Weg benutzt, den sie nach Verlassen

des Nahrungsblattes gewählt hat. In solchen wie in den früher besprochenen Fällen brauchen sich die beiden Schreitbahnen nicht völlig zu decken, sondern können in geringer Entfernung voneinander verlaufen, welche letztere freilich auch bei ausgewachsenen Raupen nicht mehr als 5—8 mm zu betragen pflegt.

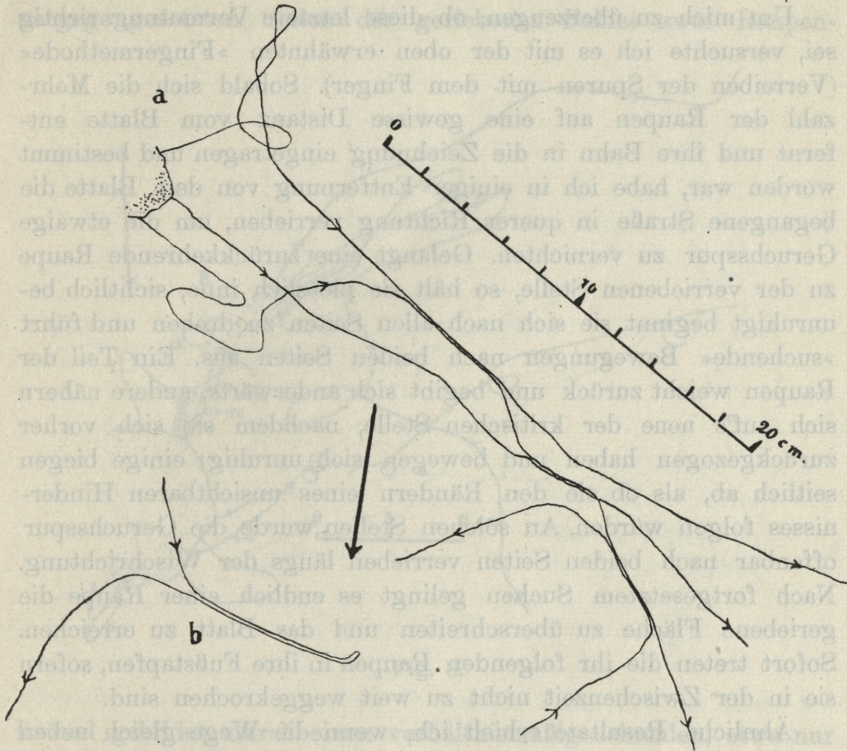


Fig. 7.

Diese zahlreichen Beobachtungen lassen die Vermutung zu, daß in solchen Fällen der vorher ausgespinnene Faden als Leitfaden dient. Doch konnte ich dergleichen trotz wiederholter daraufhin gerichteter Versuche niemals feststellen. Betrachtet man die Kartonunterlage unter geeignetem Winkel, dann wird man unschwer das zarte, aber silberglänzende Fädchen der ersten Raupe wahrnehmen; die folgende Raupe hat sich nie genau an dasselbe gehalten, sondern schritt neben ihm her, ohne es zu berühren.

c) Versuche mit dem Verwischen der Schreitspuren.

Nach Ausschließung der erörterten Möglichkeit blieb nichts anderes übrig, als dem von der Raupe zurückgelassenen spezifischen Geruch die Hauptrolle zuzuschreiben.

Um mich zu überzeugen, ob diese letztere Vermutung richtig sei, versuchte ich es mit der oben erwähnten »Fingermethode« (Verreiben der Spuren mit dem Finger). Sobald sich die Mehrzahl der Raupen auf eine gewisse Distanz vom Blatte entfernt und ihre Bahn in die Zeichnung eingetragen und bestimmt worden war, habe ich in einiger Entfernung von dem Blatte die begangene Straße in querer Richtung verrieben, um die etwaige Geruchsspur zu vernichten. Gelangt eine zurückkehrende Raupe zu der verriebenen Stelle, so hält sie plötzlich inne, sichtlich beunruhigt beginnt sie sich nach allen Seiten zu drehen und führt »suchende« Bewegungen nach beiden Seiten aus. Ein Teil der Raupen weicht zurück und begibt sich anderwärts, andere nähern sich auf's neue der kritischen Stelle, nachdem sie sich vorher zurückgezogen haben und bewegen sich unruhig; einige biegen seitlich ab, als ob sie den Rändern eines unsichtbaren Hindernisses folgen würden. An solchen Stellen wurde die Geruchsspur offenbar nach beiden Seiten verrieben längs der Wischrichtung. Nach fortgesetztem Suchen gelingt es endlich einer Raupe die geriebene Fläche zu überschreiten und das Blatt zu erreichen. Sofort treten die ihr folgenden Raupen in ihre Fußstapfen, sofern sie in der Zwischenzeit nicht zu weit weggekrochen sind.

Ähnliche Resultate erhielt ich, wenn die Wege gleich neben dem Blatte verrieben wurden; eine solche Stelle vermochten die Tiere, selbst aus geringer Entfernung, nicht zu durchqueren.

Zur besseren Klarlegung obiger Versuche mögen einige Protokolle angeführt werden.

A. 7. August, 9-11^h vormittags, bedeckter Himmel. Rüpchen vor der 1. Häutung (Fig. 8).

Von 5 Raupen, die sich auf die Wanderung begaben (Bahnen 7 und 11), ist eine Raupe (11) weiter gegangen, zwei Raupen (7—8) haben, nach Zurücklegung einer kurzen Strecke, den Rückweg eingeschlagen, nachdem sie aber die verriebene Stelle (R) erreicht haben, kehrten sie abermals um. Zwei weitere Raupen (9—10) traten den Rückzug später an; eine derselben (9) wich

von dem bekannten Hindernisse zurück, die andere (10) trennte sich und wählte eine seitliche Richtung. Unterdessen näherten sich 7 weitere Raupen, die das Blatt kürzlich verlassen und die bereits mehrfach benützte Bahn betreten hatten, der kritischen Stelle und blieben stehen. Auf diese Weise haben sich zu beiden entgegengesetzten Seiten des geriebenen Feldes zwei Raupen-

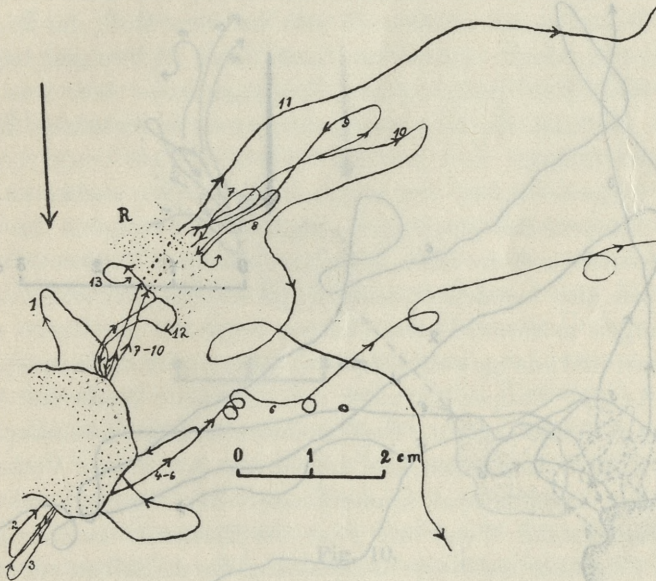


Fig. 8.

knäuel gebildet, durch einen verhältnismäßig schmalen, etwa nur 1 cm breiten Raum voneinander getrennt. Nach einer Weile kehrten die Räumchen, die vom Blatte her kamen, um, während die an der entgegengesetzten Seite versammelten sich zerstreuten.

Um 10·50^h verließ eine neue Raupe das verdorrte Blattstück und kehrte an der besagten Stelle um.

Um 10·56^h blieben zwei weitere Raupen daselbst stehen und verweilten längere Zeit an der Stelle.

B. 8. August, 9·27^h vormittags. Räumchen nach der ersten Häutung (Fig. 9).

Sieben Räumchen wandern um 10·10^h aus, und zwar eine nach der anderen, und kehren bald um. Bald folgen auf derselben Bahn sechs andere Raupen. Sobald sie die Stelle erreichten und

umzukehren beginnen, vererbe ich die Schreitbahn dicht vor dem Blatte. Die Raupchen bleiben naturlich stehen und gehen nicht bis zu dem kaum 1—1½ cm entfernten Blatt. Ein Teil von ihnen kehrt um, zwei von ihnen nach rechts, um nach langerem Herumirren das Blatt an einer anderen Stelle zu erreichen. Der Rest bemuhnt sich auch zu wiederholten Malen das geriebene Feld (R)

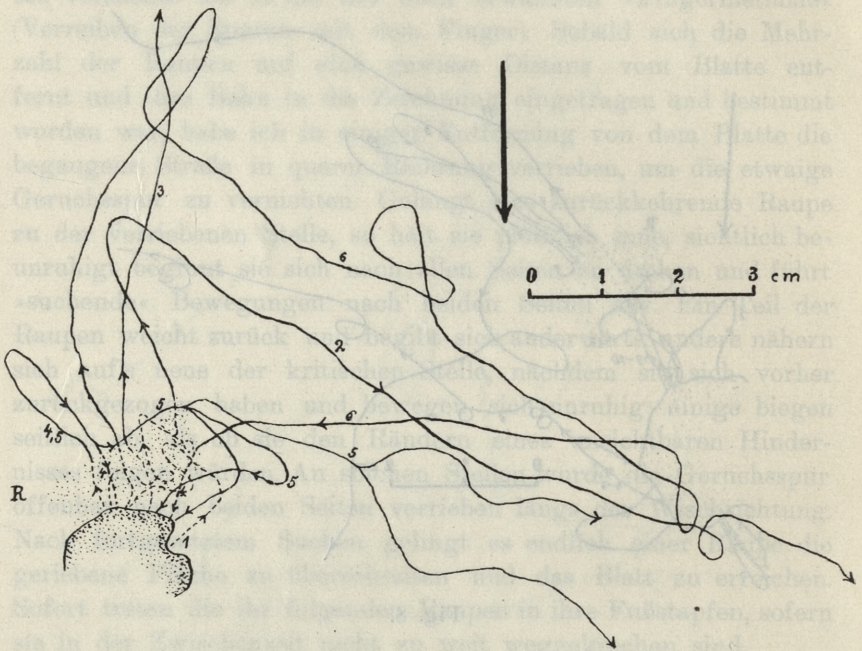


Fig. 9.

zu durchqueren; erst nach 15—20 Minuten gelingt dies einer der Raupen. Eine zweite folgt ihr nach, doch schiekt sie sich bald an, zurückzukehren, worauf sie abermals umkehrt, der Vorgangerin folgt und den Raum schlielich berschreitet.

Bis 11^h wird der bergang wieder hergestellt und die Wanderungen gehen ohne Unterbrechung vor sich.

d) Versuche mit Versetzen der Blattstucke.

Bei den oben geschilderten Versuchen war es nicht ausgeschlossen, da die Raupen bei der Ruckkehr nicht durch Vernichtung der Geruchsspuren, sondern durch den spezifischen Geruch

des Fingers oder des Reibtuches behindert wurden. Für diese Vermutung spricht möglicherweise das häufige Ablenken mancher Raupen an der Reibstelle nach der Seite, was als eine negative Reaktion gegen einen unangenehmen Reiz gedeutet werden könnte. Es wurde daher zur Kontrolle noch ein ganz einfacher Versuch vorgenommen, der die Abhängigkeit der Orientierung vom Spurengeruch

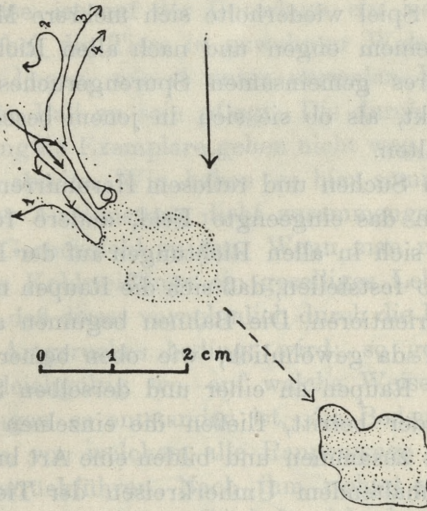


Fig. 10.

geruch außer Zweifel setzte. Wenn die Raupchen ihr Blatt verlassen und sich auf eine gewisse Distanz von demselben entfernt hatten, versetzte ich das Blatt um etwa $3\frac{1}{2}$ cm in beliebiger Richtung] auf einen neuen Platz. Die Blattstucke wurden mit einer Pinzette ergriffen und in die Hohe gehoben, um jedwede Beruhung mit der Papierunterlage zu vermeiden und die letztere von jeder Spur des Kohlgeruchs frei zu halten.

Wenn die zuruckkehrenden Raupen bis zur Stelle gelangten, die vorher von dem Blattstuck eingenommen war, hielten sie inne, machten die charakteristischen Suchbewegungen mit dem Vorderteil des Korpers und kehrten um (Fig. 10). Manche kehrten nach einer kurzen Strecke zuruck und krochen noch mehrere Millimeter dem Rande des Blattfeldes entlang, bevor sie sich wegwandten.

Es ist interessant, daß die vom Blatte früher bedeckte Fläche selbst von keiner Raupe betreten wird oder nur in sehr vereinzelt Ausnahmefällen, als ob eben jenes Feld zu einem Hindernis für sie geworden wäre. Sofern sie keinen freien Durchgang fanden, wichen sie zurück und gelangten später abermals bis an den Rand des früheren Blatträumens, ohne jedoch die vorher begangene Wegstrecke zu überschreiten und den Raum selbst zu betreten. Dieses Spiel wiederholte sich mehrere Male, die Raupen hielten sich in einem engen und nach allen Richtungen begangenen Areal ihres gemeinsamen Spurengeruches auf, was den Anschein erweckt, als ob sie sich in jenem beschränkten Raum eingefangen fühlten.

Nach langem Suchen und ratlosem Herumirren verließ endlich eine der Raupen das eingeengte Feld, andere folgten ihr nach und zerstreuten sich in allen Richtungen auf der Papierunterlage. Wir müssen also feststellen, daß sich die Raupen mittels Geruchsempfindungen orientieren. Die Bahnen beginnen am Rande eines Kohlblattes und da gewöhnlich, wie oben bemerkt wurde, eine größere Anzahl Raupen an einer und derselben Stelle das Blatt verläßt und wieder betritt, fließen die einzelnen Geruchsspuren zu einer Einheit zusammen und bilden eine Art breiter Verkehrsstraße. Nach anhaltendem Umherkreisen der Tiere entsteht ein ganzes Geruchsfeld. Wenn wir jetzt ein Blattstück beiseite legen und jenes Feld oder die breite Wandelbahn durch Reiben zerstören, verlieren die Raupen den Geruch, von dem sie sich auf ihrer Wanderung leiten ließen und nach erfolglosem Suchen nach einer olfaktorischen Indikation zur Fortsetzung ihres Weges beginnen sie umzukehren oder wandern weiterhin längs des Randes des verwischten Straßenteiles oder Feldes quer zu der früheren Bewegungsrichtung und erst, wenn sie das Ende derselben erreicht haben, kehren sie um, oder aber die Raupe bleibt innerhalb des Geruchsareals und läuft darin dem Rande entlang, als ob sie in unsichtbaren Schranken eingeschlossen wäre.

e) Über die Bedeutung des Geruchsfeldes.

Wenn man die Geruchsorientierung systematisch untersucht, wird man noch eine interessante Erscheinung besonders an älteren Exemplaren, z. B. nach der 3. Häutung wahrnehmen. Von

einem abgeschnittenen Blattstück mit einer Raupengesellschaft wird in kurzer Zeit so viel verzehrt, daß die Insassen bald keinen Platz mehr finden und teilweise auf die Papierunterlage gelangen. Nun bleiben diejenigen, die gesättigt sind, ruhig auf dem Papier neben dem Blattstück sitzen. Je mehr die benagte Blattfläche abnimmt, um so mehr nimmt ihre Zahl zu, bis nur noch einige wenige den letzten Rest des Nahrungsvorrates besetzen. Auf diese Weise ist auf der Unterlage ein neues Raupennest entstanden, wobei die Tiere in gewohnter Weise parallel zueinander geschart liegen, wie es unter normalen Verhältnissen auf Kohlblättern der Fall zu sein pflegt. Die durch neue Ankömmlinge weggedrängten Exemplare gehen nicht weg, sondern weichen nur ein wenig abseits. Wir haben es hier somit mit einem typischen aus der Ausdünnung dicht zusammengescharter Raupen resultierenden Geruchsfeld zu tun. Wenn man nun bedenkt, daß die Raupen des Kohlweißlings ein geselliges Leben führen, wird man begreifen, daß dieses vornehmlich durch die Unterscheidungsfähigkeit des Artgeruches bedingt wird; so gewinnt ein jedes Geruchsfeld, gleichgültig wo, auf welche Weise und unter welchen Bedingungen es entstanden ist, die Bedeutung eines zeitweiligen Nestes, von welchem alle Raupenwege ausgehen und zu welchem sie zurückführen. Nach ihm richtet sich die Orientierung der Lebensgenossinnen. So halte ich den Schluß für genügend begründet, daß die umkehrenden Raupen nicht sowohl ihrem Blattstück, d. i. der Nahrung zustreben, da es bei unseren Versuchen zumeist ungenießbar geworden oder zum größten Teil aufgezehrt ist, als vielmehr dem von Artgenossinnen besetzten Raume, also im engeren Sinne des Wortes «heimkehren».

5. Das Alter der Raupen und die Entfernung, aus welcher sie zurückzukehren vermögen.

Bei meinen früheren Versuchen mit ausschließlich jüngsten Räumchen (frisch ausgeschlüpften oder nach der ersten Häutung) habe ich gefunden, daß eine Entfernung von 10—13 cm die größte ist, aus welcher die Räumchen imstande sind zurückzukehren. Bei größerer Distanz vermochten sie nur nach langem und kompliziertem Suchen den Rückweg zu finden. Da ich in diesem Jahre über zahlreiche Gelege und ein reichliches Raupen-

material in allen Altersstufen verfügte, konnte ich weitere Beobachtungen an allen Wachstumsstadien vornehmen.

Für fortgeschrittene Raupen von 2 cm Länge (vor der letzten Häutung) bekam ich im Durchschnitt 25–30 cm Maximaldistanz.

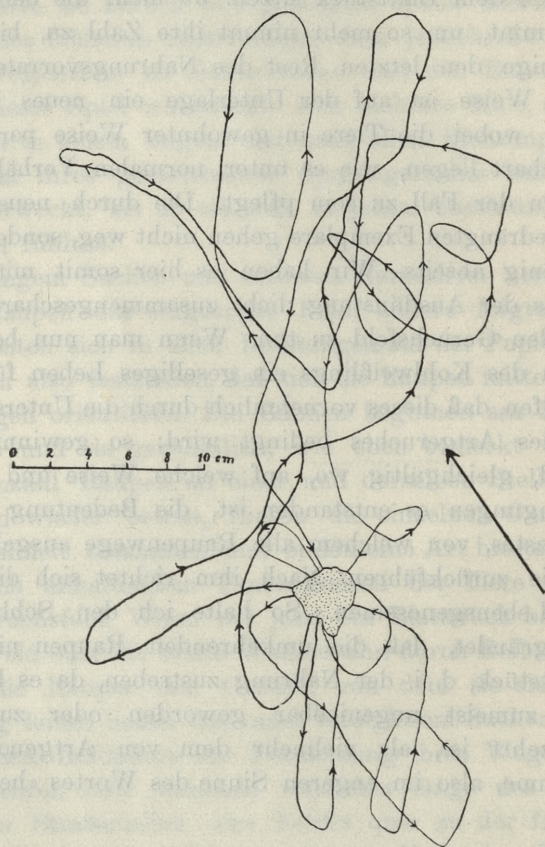


Fig. 11.

Es ergab sich somit, daß für 2–2 $\frac{1}{2}$ -mal größere (längere) Tiere auch die hier in Betracht kommenden Distanzen 2–2 $\frac{1}{2}$ -mal größer werden. Die Entfernungen wachsen demnach proportional zum Wachstum der Raupe. Es genügt übrigens Fig. 11 mit den Zeichnungen der früheren Mitteilung zu vergleichen.

Dieses Ergebnis stimmt auch mit der zwischen der Raupengröße und ihrer Geschwindigkeit bestehenden Relation, die ich

für verschiedene Wachstumsstadien der *Mamestra*-Raupen festgestellt habe, bei welchen die Geschwindigkeit ebenfalls proportional zum Längenzuwachs zunimmt ¹⁾. In beiden Fällen sehen wir, daß das Längenverhältnis sowohl der an zurückgelegten Strecken gemessenen Normalgeschwindigkeit als der Distanzen, bei denen eine Rückkehr zum Ausgangspunkt noch möglich bleibt, zur Körperlänge der Tiere ein konstantes ist oder nur geringfügigen Schwankungen unterliegt.

6. Über den Einfluß der Schwerkraft.

Um einen eventuellen Einfluß der Schwerkraft auf die Orientierung festzustellen, legte ich die Raupen mit einem Blattstück

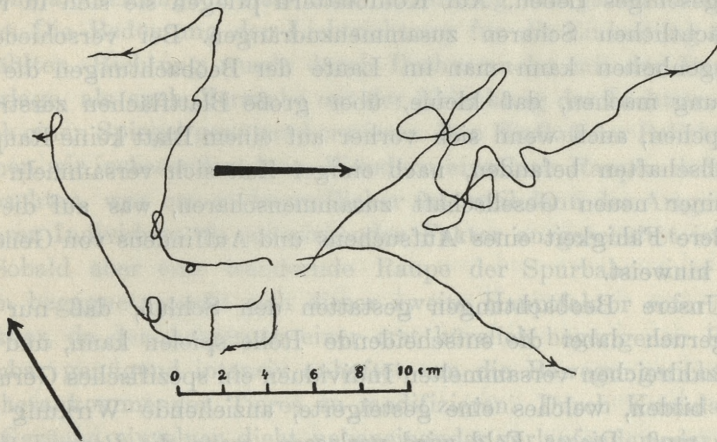


Fig. 12.

Der dick aufgetragene Pfeil bedeutet die Richtung der Neigung.

in die Mitte eines unter einem Winkel von ca 23° geneigten Kartons. Die Schreitbahnen der ihren Standort verlassenden Raupen bezeugten nun deutlich, daß jener Einfluß tatsächlich stattfindet, indem sie zumeist parallel zu der Neigungslinie der Kartonfläche verliefen, ebensowohl in der Richtung nach abwärts als aufwärts (Fig. 12).

Es kehrte zwar keine von den beobachteten Raupen zu ihrem Blatt zurück, sie wanderten aber auch nicht nur geradewegs nach

¹⁾ R. J. Wojtusiak: Entwicklungsgeschichtliche und psychographische Studien an *Mamestra*-Raupen. Bull. Acad. Pol. Sc., Cracovie 1929.

oben oder nach unten, sondern vermochten auch jetzt umzukehren oder seitliche Abstecher zu machen bis zu einigen cm, wobei ihre Bahnen engere oder weitere Schlingen beschrieben. Diese Ergebnisse bestätigen noch nachdrücklicher die Sondernatur der Raumorientierung bei Weißlingsraupen im Vergleich mit tropotaktischen Orientierungsarten, in diesem Falle namentlich mit Geotaxis¹⁾.

7. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Nach der Darstellung der bisjetzt bekannt gewordenen Faktoren, welche den Orientierungsverlauf bei Raupen mitbedingen, versuchen wir einen Gesamtüberblick über dieselben zu gewinnen.

Die Raupen der untersuchten Weißlingsart führen bekanntlich ein geselliges Leben. Auf Kohlblättern pflegen sie sich in recht beträchtlichen Scharen zusammenzudrängen. Bei verschiedenen Gelegenheiten kann man im Laufe der Beobachtungen die Erfahrung machen, daß kleine, über große Blattflächen zerstreute Räumchen, auch wenn sich vorher auf einem Blatt keine Raupengesellschaften befanden, nach einiger Zeit sich versammeln und zu einer neuen Gesellschaft zusammenscharen, was auf die besondere Fähigkeit eines Aufsuchens und Auffindens von Genossinnen hinweist.

Unsere Beobachtungen gestatten den Schluß, daß nur der Artgeruch dabei die entscheidende Rolle spielen kann, und daß die zahlreichen versammelten Individuen ein spezifisches Geruchsfeld bilden, welches eine gesteigerte, anziehende Wirkung ausüben muß. Dieses Feld wird verlassen, wenn die Raupen durch eingetretene Kargheit der Nahrung oder qualitative Verschlechterung derselben gezwungen werden, nach neuen Nahrungsquellen Umschau zu halten; haben sie eine solche nicht gefunden, dann bemühen sie sich zunächst zu ihrem Ausgangspunkt, d. i. dem Geruchsfelde, welches von ihren Genossinnen besetzt war, zurückzukehren. Die Rückkehr erfolgt ohne Rücksicht darauf, ob sich jener gemeinsame Aufenthaltsort auf einem Stück Kohl befindet oder nicht; der beste Beweis, daß die Veranlassung zur Umkehr nicht in den Nahrungsstoffen zu suchen ist, deren Mangel die Raupe gerade zum Wandern bewogen hat, sondern in dem verlassenen Wohnsitz. Um so interessanter wäre die Frage, wie sich

¹⁾ vgl. Loeb, a. o. a. O.

in dieser Hinsicht Raupen anderer Weiblingsarten benehmen, sofern sie ein solitäres Leben führen aus Mangel an genügendem Material konnte ich leider dieser Frage nicht weiter nachgehen.

Soweit es die von uns gesammelten Erfahrungen erlauben, spielen die beiden erörterten Faktoren bei dem Orientierungsverlauf die Hauptrolle, wozu noch einige andere von untergeordneter Bedeutung hinzukommen. Der eine von jenen beiden, das Licht, beziehungsweise die Sonnenstrahlen, ermöglichen der Raupe das Beibehalten einer bestimmten Richtung sowohl auf Wanderungen vom gemeinsamen »Wohnsitz«, als auch zu diesem zurück. Beide Wege verlaufen nämlich, wie dies in sehr zahlreichen Fällen festzustellen war, annähernd parallel zueinander, manchmal allerdings in ziemlicher Entfernung, wenigstens streckenweise. Die Bedeutung der Lichtrichtung für die Einhaltung einer gewählten Richtung wurde durch Drehversuche mit der Papierunterlage, als auch Versuche mit der Ablenkung der Lichtstrahlen durch einen Spiegel genügend erwiesen. Den Einfluß der Belichtung können wir insbesondere beim Wandern einzelner Raupen deutlich beobachten, was um so begreiflicher ist, weil dann der Artgeruch anderer Individuen als mitwirkender Faktor ausgeschaltet ist.

Sobald aber eine wandernde Raupe der Spurbahn einer anderen begegnet, macht sich dieser zweite Hauptfaktor sofort bemerkbar, da der Artgeruch einer erst kürzlich begangenen Bahn offenbar genügend intensiv anhaftet, um die Bewegungsrichtung des herankommenden Tieres zu modifizieren. Durch Kumulation der Gerüche einzelner dicht nebeneinander verlaufender oder sich kreuzender Bahnen entstehen besonders in der Nähe der Raupenester breite »Geruchsstraßen«, auf denen sich der gesamte Verkehr, hin und zurück nach beiden Seiten abspielt. Die mächtige Rolle des Geruchs tritt also bei öfters unternommenen Wanderungen oder bei geselligem Pilgern besonders deutlich zutage. Die »Geruchsbahnen« sind dadurch charakterisiert, daß sie eng nebeneinander verlaufen oder aber sich vollständig decken.

Im Augenblicke der Annäherung einer Raupe an ein Blatt oder an ein Geruchsfeld auf eine Distanz, die bei älteren Raupen 5 cm nicht überschreiten darf, beginnt die Ausdünstung die Sinnesorgane zu reizen und bestimmt die Bewegungsrichtung, so daß die Raupe, die sonst vorbeigegangen wäre, sich ihnen zuwendet, was an telotaktische Orientierungsweise erinnert.

Wie wir oben gesehen, kann die tellurische Anziehungskraft eine Ablenkung der Bewegungsrichtung bewirken, obgleich es auch dann vorkommt, daß die Tiere umkehren und Schlingen des Suchens ihre Wege kennzeichnen.

Was die Umkehrfähigkeit anbelangt, lassen die bisherigen Ergebnisse die Annahme zu, daß die Rückkehr zum Ausgangspunkt nicht durch Bildung besonderer Engramme¹⁾ für den Hin- und Rückweg ermöglicht wird, wie dies in typischer Weise z. B. bei den Hummeln der Fall ist, wobei während des Rückzuges nur jene letzteren ekphoriert sein würden, sondern daß sie wahrscheinlich mittels einer mnemischen Reversion zustande kommt, die als eine »rückläufige Reproduktion der Engramme unter reziproker räumlicher Vertauschung der ekphorischen Reize auf die Sinnesfläche«²⁾ aufzufassen wäre. Die Raupe festigt also eine Reihe gleichzeitiger Empfindungen oder eine Abfolge derselben auf dem Hinwege und reproduziert sie in entgegengesetzter Ordnung, so daß, wenn z. B. eine wandernde Raupe die Lichtstrahlen von der linken Seite unter einem gewissen Winkel von hinten empfängt, sie dann auf dem Rückwege ihre Körperachse so einstellen müßte, daß sie die Strahlen unter dem nämlichen Winkel von vorn und von der rechten Seite empfinde.

Gegen die erste Weise des Zurückfindens spricht der Umstand, daß die charakteristischen, in solchem Falle sich unablässig wiederholenden Rekognoszierungswendungen nach hinten an unseren Raupen gar nicht beobachtet wurden; es wäre auch sonst schwer, derartige Engramme in dem eintönigen Milieu einer Kartonunterlage überhaupt zu bilden. Für die in Rede stehende Hypothese ließe sich scheinbar ein anderes Moment verwerten, daß sich nämlich die Raupen anfangs nur auf geringe Distanz entfernen und sich erst stufenweise immer weiter hinauswagen. Dieses Verhalten ließe sich indessen durch allmähliche Umfangszunahme des Geruchsfeldes erklären, wozu eine jede Raupe beiträgt, die sich über ein durch die Vorgängerinnen geschaffenes Geruchsareal hinaus begiebt.

¹⁾ R. Semon: Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904 und Derselbe: Die Mnemischen Empfindungen in ihren Beziehungen zu den Originalempfindungen. Leipzig 1909.

²⁾ n. Kühn a. o. a. O.

Für die andere Weise, die einer mnemischen Reversion, sprechen hingegen Versuche mit dem Richtungswechsel der Lichtstrahlen, wenn die Raupe, nach experimentell veranlaßter Richtungsänderung, sich zur Umkehr anschickt und naturgemäß eine falsche Richtung einschlug, die sie gar nicht zum »Neste« führen konnte. Es spricht dafür außerdem eine Reihe von Beobachtungen, die auf den Verlauf der Schreitbahnen Bezug nehmen.

Jedoch erst auf Grund eines reicheren Beobachtungsmaterials in der freien Natur und nach Vervollständigung der experimentellen Basis werden wir imstande sein, diese Erscheinungen näher zu analysieren.

(Aus dem Psychogenetischen Institute der Jagellonischen Universität unter Leitung des Prof. Dr T ad. Gar b o w s k i).

O tkance mięsnej owadów. III. Sieci mięsne (myosyndesmium) okołojajnikowe u chrząszczy (Coleoptera). — Sur le tissu musculaire des Insectes. III. Les réseaux musculaires (myosyndesmium) des gaines ovariennes des Coléoptères.

Mémoire

de M. **S. MAZIARSKI** m. t.

présenté dans la séance du 1 Décembre 1930.

(Planches 42—43).

Dans le précédent mémoire (6) nous avons décrit la disposition et la structure des éléments musculaires qui font partie des gaines ovariennes et de la tunique péritonéale chez les Tipulides (Diptères). Nous y avons établi la présence d'un tissu musculaire fortement développé qui prend la forme d'un réseau, composé tantôt de cellules ramifiées, tantôt celle d'un *syncytium* avec des territoires cellulaires plus ou moins distincts, tantôt enfin la forme de fibres dont l'aspect et la structure intime rappellent nettement les fibres cardiaques des Mammifères.

Après avoir examiné les organes génitaux femelles dans diverses classes d'Insectes, nous avons pu constater qu'on y trouve des différences très marquées et qu'elles intéressent non seulement le développement du tissu musculaire, mais aussi la disposition, la forme et la structure des éléments contractiles, ainsi que leurs rapports réciproques. Parmi les différentes classes d'Insectes que nous étudierons dans la suite, celle des Coléoptères a attiré en premier lieu notre attention, entre autre pour la raison que ces insectes se distinguent par une grande taille, qui rend plus facile la préparation du matériel et l'examen des détails.

Nous voulons décrire brièvement d'abord la forme et la structure anatomique des ovaires, puis les relations réciproques entre les enveloppes qui les entourent, surtout que les auteurs qui se sont occupés de cette dernière question ne l'ont traitée que très superficiellement.

La forme des ovaires est très variable dans les diverses classes d'Insectes; d'après Gross et Stein on en peut distinguer six types principaux qui diffèrent par le nombre de gaines et par le rapport avec l'oviducte. Nommons les types suivants: les ovaires fasciculés (*ovaria fasciculata*), ramifiées (*ov. ramosa*), en grappe (*ov. racemosa*), puis deux types d'ovaires impairs: l'ovaire impair, pectiné-double (*ovarium impar, duplicato-pectinatum*) et l'ovaire en fer à cheval (*ov. arcuatum*).

Même dans la classe des Coléoptères, il existe sur ce point des différences très marquées dans les différentes familles, lesquelles, en ce qui concerne la forme des ovaires, appartiennent au type fasciculé (*ov. fasciculata*) ou au type en grappe (*ov. racemosa*). Dans le premier cas, l'ovaire est formé par un certain nombre de gaines ovariennes qui s'unissent avec le segment terminal droit ou arrondi du calice de l'oviducte en forme d'entonnoir ou de cloche; dans le second il se compose d'un calice long en forme d'un tube ou d'un sac, sur la surface duquel s'attachent de nombreuses gaines ovariennes.

Les rapports entre l'ovaire et les enveloppes qui l'entourent, le nombre de celles-ci, leur structure et leur façon de se comporter, sont également des questions ouvertes à la discussion. Dans le grand ouvrage entomologique de Schröder, notamment dans le traité de Deegener (2) sur les organes génitaux des Insectes, on ne trouve que des renseignements très brefs et plutôt vagues sur ce sujet. D'après ce dernier auteur, les ovaires seraient entourés de trois membranes: d'une tunique péritonéale, très mince à l'extérieur, d'une tunique musculaire plus à l'intérieur et d'une tunique propre qui recouvre directement l'organe [Henneguy (4)]. Berlese (1) ne distingue pas la tunique musculaire comme formation spéciale, mais il la considère comme une partie constitutive de la tunique péritonéale, au même titre que les cellules interstitielles et les ramifications trachéales. Il existe par conséquent deux opinions contradictoires sur la tunique musculaire et sur ses rapports avec d'autres membranes.

Quant à la tunique péritonéale, elle est censée entourer les gaines ovariques («Eiröhren—Eistränge») ainsi que le fil terminal («Endfaden») et avoir une structure cellulaire, vu qu'elle est constituée d'éléments aplatis, alignés les uns après les autres. Il se formerait ainsi une membrane très mince, sans structure distincte surtout dans les préparations traitées et colorées par les procédés ordinaires.

Ce tableau change probablement d'un cas à l'autre et il est sans doute en rapport avec le nombre et la disposition des gaines qui constituent l'organe entier dans les différentes classes d'Insectes.

Tous les auteurs sont d'accord que la tunique péritonéale entoure immédiatement les gaines ovariques et s'accole à leur tunique propre, surtout dans les ovaires qui ont la forme d'un sac, creusé d'un canal communiquant directement avec l'oviducte. Autour du canal sont disposées de nombreuses gaines ovariques, enveloppées de prolongements de la tunique péritonéale. Nous avons décrit une disposition pareille chez les Tipulides (6), mais elle se présente sans doute autrement dans d'autres classes d'Insectes, où l'ovaire est constitué par de nombreuses gaines ovariques séparées, dont chacune communique directement avec une ramification du calice de l'oviducte.

Comme nous venons de le dire, la classe des Coléoptères, objet de nos recherches, se distingue par des ovaires fasciculés ou en grappe. Nous n'avons trouvé nulle part de renseignements plus précis sur le rapport réciproque entre les deux tuniques—propre et péritonéale, dans l'ovaire composé de ces insectes, à savoir si l'une et l'autre (par conséquent les deux tuniques) enveloppent chaque gaine ovarique, ou bien si la tunique péritonéale entoure seulement l'ovaire entier, de sorte que les gaines ovariques séparées sont couvertes uniquement par la tunique propre. Une réponse précise à cette question n'est pas facile à cause de la structure très délicate de ces membranes, aussi faudrait-il entreprendre des recherches plus approfondies, s'étendant à un matériel très riche provenant de diverses familles de Coléoptères pour pouvoir l'élucider. L'examen du matériel jette de la lumière sur la question posée plus haut, puis sur les rapports de la tunique musculaire avec d'autres tuniques ovariennes.

La préparation du matériel ainsi que les méthodes employées pour fixer et colorer les coupes, étaient les mêmes que celles dont

nous nous sommes servis au cours de nos recherches précédentes sur le tissu musculaire des Insectes (6, 7).

De nombreux exemplaires de différentes espèces de Coléoptères appartenant à diverses familles, notamment *Aromia moschata*, *Carabus cancellatus*, *Coccinella septempunctata*, *Geotrupes silvaticus*, *Geotrupes stercorarius*, *Leptura quadrifasciata*, *Serica brunnea*, *Tenebrio molitor* et beaucoup d'autres, nous ont servi de matériel.

En examinant de très nombreuses préparations provenant des espèces mentionnées, nous avons constaté d'abord que chez les Coléoptères, les ovaires entiers que Gross et Stein rangent dans le type »fasciculé« (*ovaria fasciculata*) et dans le type »en grappe« (*ovaria racemosa*), puis les gaines ovariennes séparées et les oviductes, sont entourés d'un magnifique réseau musculaire qui s'étend non seulement à la surface de tout l'organe, mais pénètre aussi à l'intérieur, de façon qu'il enveloppe les gaines ovariennes séparées, composées de follicules ovariens et de cellules nourricières qui constituent des chambres ovariennes rangées les unes après les autres le long de l'ovaire.

On ne saurait guère se prononcer sur le rapport entre les réseaux musculaires et les enveloppes des gaines ovariennes, à savoir la tunique péritonéale et la tunique propre, d'autant moins que comme nous l'avons déjà dit, le tissu musculaire fait partie de la tunique péritonéale suivant Berlese (l. c.), tandis que Henneguy (l. c.) le considère comme une formation spéciale indépendante, qui s'étale librement entre la tunique péritonéale et la tunique propre des gaines. Un examen soigneux des préparations d'ovaires de divers Coléoptères nous a fait aboutir à des conclusions qui s'accordent dans une certaine mesure avec l'opinion d'Henneguy (l. c.).

Tout l'ovaire des Coléoptères se compose de plusieurs gaines ovariennes fortement allongées qui communiquent séparément avec les ramifications du calice de l'oviducte. Comme les gaines sont situées les unes à côté des autres, elles se rejoignent et constituent ainsi un ovaire de forme conique, dans lequel on voit très souvent déjà macroscopiquement des oeufs, plus grands vers la base et d'autres plus petits vers le sommet de l'organe. Sur la coupe longitudinale de celui-ci, on aperçoit surtout une enveloppe qui l'entoure extérieurement et s'allonge jusqu'au sommet où elle couvre également les fils terminaux des gaines ovariennes réunies

qui forment un cordon plus gros. Cette enveloppe ne peut être autre chose que la tunique péritonéale. Celle-ci peut pénétrer dans l'ovaire en grappe, très probablement aussi dans celui du type fasciculé et s'étendre entre les gaines ovariques pour entourer séparément chaque gaine, comme dans la figure demischématique A (dans le texte), où l'on aperçoit un espace libre assez large entre la tunique péritonéale et la tunique propre de la gaine, occupé par les réseaux du tissu musculaire qui ne sont en aucun rapport plus étroit avec les deux tuniques ovariennes.

En examinant de plus près les gaines ovariques séparées, on s'aperçoit qu'elles sont entourées d'une membrane très mince qui dans certains cas se contracte par suite de la fixation et s'écarte un peu de leur surface, ce qui permet de bien la voir. On ne peut guère définir la structure de cette membrane; elle est plutôt homogène et les colorants acides ne la colorent pas du tout ou à peine. On ne saurait douter que cette membrane ne fût la tunique propre des gaines ovariques.

D'après les observations citées ci-dessus, il nous faut admettre par conséquent l'existence de deux tuniques entourant chaque gaine ovarique, soit d'une tunique péritonéale à l'extérieur et d'une tunique propre à la surface de la gaine, entre lesquelles s'étendraient les réseaux musculaires (voir la fig. A).

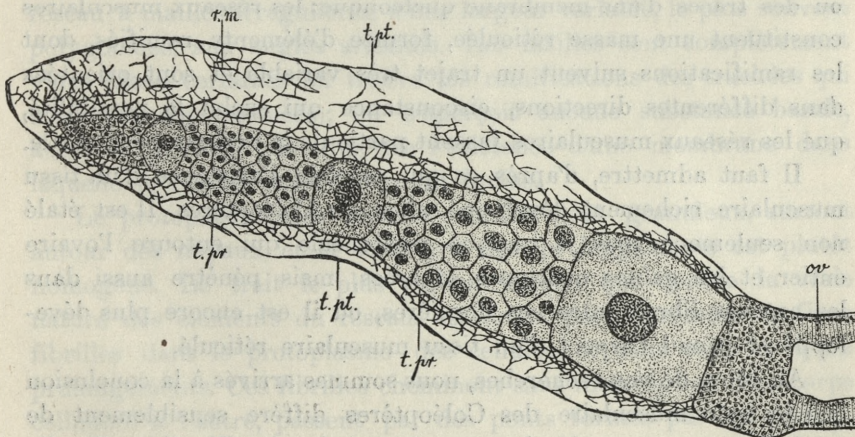


Fig. A. Coupe longitudinale d'une gaine ovarique de *Carabus cancellatus*. On y voit des chambres ovariennes, composées d'oeufs et de cellules nourricières. t. pr. — tunique propre, t. pt. — tunique péritonéale. r. m. — réseaux musculaires, ov. — oviducte.

Il est possible également d'autre part, — et certaines images parlent en faveur de cette supposition, — que dans la plupart des ovaires du type fasciculé, la tunique péritonéale ne pénètre pas entre les gaines ovariennes séparées et entoure seulement l'ovaire entier; les espaces libres entre les gaines sont occupés uniquement par les réseaux musculaires qui par leurs trabécules rejoignent directement deux gaines ovariennes situées tout près l'une de l'autre. En tout cas, les réseaux musculaires s'accolent d'un côté à la tunique péritonéale, de l'autre à la tunique propre de la gaine, comme nous le montre la figure A.

Nous voulons encore appeler l'attention sur le fait, que l'observation minutieuse du matériel ne permet jamais de constater la présence d'une membrane dans laquelle seraient inclus les réseaux musculaires. Ceux-ci forment une couche tout à fait indépendante qui ne peut s'unir qu'à la tunique propre des gaines ovariennes d'un côté et à la tunique péritonéale de l'autre. Les images observées parlent donc en faveur de l'indépendance complète de la couche musculaire. En effet, si l'on admettait avec Berlese (l. c.), que les réseaux musculaires sont une partie constitutive de la tunique péritonéale, on devrait s'attendre à les voir inclus dans cette membrane qu'on pourrait observer dans les préparations. Cependant on n'aperçoit nulle part une substance fondamentale ou des traces d'une membrane quelconque; les réseaux musculaires constituent une masse réticulée, formée d'éléments ramifiés, dont les ramifications suivent un trajet très variable et sont orientées dans différentes directions, circonstance qui exclut la possibilité, que les réseaux musculaires fassent partie de la tunique péritonéale.

Il faut admettre, d'après ce qui précède, l'existence d'un tissu musculaire richement développé, chez les Coléoptères. Il est étalé non seulement sous la tunique péritonéale qui entoure l'ovaire entier et les gaines ovariennes séparées, mais pénètre aussi dans les espaces libres entre ces dernières, où il est encore plus développé et prend l'aspect d'un tissu musculaire réticulé.

Au cours de nos recherches, nous sommes arrivés à la conclusion que le tissu musculaire des Coléoptères diffère sensiblement de celui que nous avons décrit et représenté chez les Tipulides. Tandis que chez ces insectes les éléments contractiles apparaissent plutôt sous la forme de fibres qui s'anastomosent, s'entrecroisent et ne prennent que çà et là la forme de cellules ramifiées qui consti-

tuent le plus souvent un *syncytium* avec des myofibrilles différenciées, d'où naissent de petits faisceaux qui ressemblent à des fibres, les éléments musculaires conservent chez les Coléoptères plutôt la forme de cellules ramifiées, richement anastomosées, disposées en réseau, qu'on aurait raison de nommer »*syndesmium*« avec Studnička (10, 11).

Inutile d'ajouter que chez les uns et les autres Insectes, il faut ranger les éléments contractiles dans la catégorie du tissu musculaire transversalement strié.

Jetons d'abord un coup d'oeil sur les figures qui permettent de distinguer tous les détails sur lesquels nous voulons attirer l'attention du lecteur dans nos descriptions ultérieures.

La fig. 1 (pl. 42) représente un réseau musculaire s'étendant librement dans l'espace qui sépare des gaines ovariennes voisines chez *Coccinella septempunctata* L.

Des images pareilles qu'on rencontre très souvent chez cet insecte, sont très instructives; elles montrent en effet les traits caractéristiques d'une formation de ce genre. On y voit de très nombreuses cellules ramifiées, au corps cellulaire relativement petit, marqué par la présence d'un noyau dans chaque élément; les cellules s'anastomosent par l'intermédiaire de prolongements assez gros, qui se dirigent en divers sens. On voit se former ainsi un réseau à mailles irrégulières, d'une largeur variable, le plus souvent polygonales, aux angles arrondis. Les mailles sont complètement vides (dans certaines on trouve les ramifications des trachées qui n'ont pas été dessinées); on n'aperçoit aucune substance basale, aussi ne peut-on pas admettre l'existence d'une membrane dans laquelle le réseau cellulaire serait inclus.

Le protoplasme des cellules est finement granuleux, surtout autour des noyaux et la structure des prolongements est plutôt homogène. Le trait le plus caractéristique qui dénote la vraie nature des éléments du réseau, est donné par la présence de fines fibrilles dans le protoplasme des cellules et dans celui de leurs prolongements. Ces fibrilles cheminent sans interruption d'un corps cellulaire à l'autre, passent par des ponts formés par les prolongements et joignent tous les éléments constitutifs du réseau. Dans ces fines fibrilles isolées ou réunies en petits faisceaux, on distingue très bien la striation transversale, structure tellement caractéristique pour le tissu musculaire strié. Il n'y a donc pas de doute

que nous sommes ici en présence de myofibrilles différenciées dans les cellules ramifiées et anastomosées du réseau.

Le trajet des myofibrilles dans le réseau est très simple; elles passent, en cheminant tout près du noyau, à travers le corps cellulaire et se dirigent dans les prolongements pour les traverser et pénétrer ensuite dans les cellules voisines et dans d'autres plus éloignées. On s'aperçoit également que les myofibrilles peuvent s'entrecroiser, s'unir en faisceaux et se diviser de nouveau dans le corps cellulaire avant leur trajet ultérieur. On rencontre aussi des anastomoses et des ramifications de myofibrilles là, où les prolongements issus de diverses cellules s'anastomosent. A certains endroits les myofibrilles semblent interrompues, mais un examen attentif nous apprend qu'elles furent coupées dans la préparation, car elles prennent une direction perpendiculaire au plan de la section. Cette observation nous empêche également de supposer que les réseaux musculaires se distinguent par une disposition membraniforme.

Les réseaux en question occupent non seulement les espaces libres entre les gaines ovariennes, mais ils entourent aussi les gaines mêmes, étant disposés superficiellement par rapport à la tunique propre et l'épithélium folliculaire, ce dont témoignent les coupes tangentielles. Ces coupes font voir nettement les cellules dans leur intégrité, comme si elles étaient artificiellement isolées et permettent d'étudier dans les détails leur forme, leur volume, leur structure intime, les fibrilles différenciées dans leur protoplasme, le trajet de celles-ci dans le corps cellulaire et leurs prolongements; enfin nous pouvons examiner sur des coupes pareilles les relations réciproques entre les cellules du réseau.

Les cellules ont une forme très variable qui dépend du nombre des prolongements cellulaires; elles sont tantôt tri- ou quadripolaires (fig. 3, 6), tantôt multipolaires (fig. 2, 6), tantôt enfin irrégulières, allongées et pourvues de nombreux prolongements, souvent très fins, partant des côtés du corps cellulaire (fig. 4).

Le volume des cellules est également variable; les unes sont plus grandes que les autres, comme on le voit très bien dans les figures 4, 6, dessinées au même grossissement. Chaque cellule est habituellement pourvue d'un noyau assez volumineux, de forme ovale ou sphérique, avec de la chromatine d'une structure granuleuse et un grand nucléole. Les noyaux occupent presque toujours la partie centrale du corps cellulaire.

Le protoplasme — appelons le sarcoplasme, terme employé pour définir la substance des éléments musculaires, disposée entre les myofibrilles —, se distingue par une structure finement granuleuse, surtout autour du noyau cellulaire, tandis que dans les prolongements il est plutôt réticulaire, avec des mailles de forme assez régulière. Les mailles sont délimitées par de fines fibrilles, différenciées dans le sarcoplasme et leur disposition est en relation avec les myofibrilles, dans lesquelles elles constituent les lignes Z ou disques intermédiaires. Nous reviendrons plus tard sur cette question.

Le trait le plus caractéristique pour les cellules en question est la présence dans leur sarcoplasme de fines fibrilles transversalement striées qui se comportent de diverse façon, comme on le voit dans les figures. La quantité de fibrilles dans les cellules varie beaucoup et n'est pas en rapport avec la coloration plus ou moins réussie des préparations, car on observe des images différentes même dans les cellules voisines. Dans les unes, les fibrilles occupent presque tout le corps cellulaire et les prolongements (fig. 4, 6), dans les autres, elles sont peu nombreuses, disséminées d'une manière caractéristique dans le sarcoplasme.

Examinons plus attentivement les figures. Dans les cellules multipolaires (fig. 2, 5, 6, pl. 42) les myofibrilles cheminent dans le corps cellulaire et les prolongements, de façon qu'elles se croisent dans celui-là et suivent une direction parallèle dans ceux-ci. On distingue très bien sur les figures les particularités de ce parcours. Tantôt les fibrilles isolées ou réunies en petits faisceaux cheminent dans le corps cellulaire à proximité du noyau en s'étendant d'un prolongement à un autre plus éloigné, tantôt elles s'anastomosent ou se divisent sur leur parcours, tantôt enfin elles cheminent directement d'un prolongement à l'autre pour passer superficiellement par le corps cellulaire, sans entrer en rapports plus étroits avec le sarcoplasme (fig. 2, 3, 6). Les fibrilles ont tous les caractères du tissu musculaire strié, aussi faut-il les considérer comme des myofibrilles, différenciées dans le sarcoplasme des éléments cellulaires. Les myofibrilles se composent de disques sombres *Q*, se colorant en noir avec l'hématoxyline ferrique de Heidenhain et de disques *I*, incolores ou colorés par des colorants acides. De fines fibrilles sarcoplasmiques constituent les lignes Z ou disques intermédiaires qui réunissent les myofibrilles traversant les disques *I*,

qu'on voit plus nettement surtout dans les prolongements. La structure réticulaire du sarcoplasme dans les prolongements s'explique par ces différenciations sarcoplasmiques.

Les cellules musculaires striées ramifiées sont en rapports réciproques très intimes, car elles s'anastomosent directement par l'intermédiaire de prolongements et de myofibrilles différenciées dans le sarcoplasme. D'ailleurs les prolongements issus de diverses cellules peuvent seulement s'entrecroiser et cet entrecroisement a lieu lorsque les cellules sont disposées en plusieurs couches superposées. On voit distinctement ces entrecroisements dans les figures 3, 4 et 2 (pl. 42).

La fig. 3 reproduit une coupe tangentielle, intéressant six cellules tripolaires, rangées en deux couches, dont les prolongements, que traversent de petits faisceaux de myofibrilles, s'entrecroisent. On y voit également deux faisceaux plus gros (en bas puis en haut) et une myofibrille très fine, qui proviennent probablement d'autres cellules coupées dans la préparation et qui s'entrecroisent chemin faisant avec les corps cellulaires et les prolongements des cellules dessinées. Dans la fig. 4, on voit trois grandes cellules à striation transversale très nette, avec des prolongements très gros et très fins, en partie sectionnés, qui s'entrecroisent distinctement. En bas à gauche on voit très bien le gros prolongement d'une cellule se glisser sous un prolongement d'une autre cellule.

La fig. 2 nous montre l'entrecroisement d'un prolongement de la cellule dessinée avec un faisceau de myofibrilles dont la façon de se comporter diffère beaucoup des images décrites auparavant. Le faisceau étranger à la cellule (en haut à droite), qui traverse le prolongement dans lequel cheminent des myofibrilles, semble emboîté dans la substance du prolongement, avec laquelle il se joint. Un certain nombre de fibrilles du prolongement se dirige vers le faisceau et l'accompagne sur une courte distance.

Les anastomoses directes sont plus fréquentes entre les cellules musculaires des réseaux, surtout lorsqu'il n'y a qu'une seule couche d'éléments constitutifs. Les figures 3, 5 et 6 (pl. 42) font voir nettement des anastomoses pareilles dont la configuration peut varier suivant la forme des cellules et le nombre de leurs prolongements, par l'intermédiaire desquels les anastomoses sont réalisées. Dans la fig 3 on aperçoit six cellules tripolaires munies par conséquent de trois prolongements dont chacun s'unit à un

prolongement correspondant d'une autre cellule, de sorte que chaque cellule est réunie à trois cellules voisines. Dans la fig. 5 on aperçoit deux cellules dont la plupart des prolongements sont sectionnés tout près du corps cellulaire; elles sont unies par un long pont qui ne peut correspondre à autre chose qu'à l'anastomose directe des prolongements cellulaires. On voit encore sur la même figure, que ce pont est traversé par un petit faisceau qui émet (respectivement reçoit) de fines myofibrilles qui cheminent dans le protoplasme d'une cellule à l'autre.

La fig. 6 nous montre une image très caractéristique pour la formation des réseaux cellulaires. Nous y voyons trois cellules ramifiées qui s'anastomosent directement par l'intermédiaire de prolongements assez gros, constitués de faisceaux compacts de myofibrilles. Ces faisceaux qui pénètrent dans les corps cellulaires, se résolvent en petits faisceaux ou en fibrilles isolées qui s'y entrecroisent ou se rejoignent pour passer ensuite dans d'autres prolongements. Le point où s'anastomosent les prolongements de trois cellules voisines attire notre attention. On trouve ici un champ hexagonal de forme régulière, nettement délimité, constitué par un sarcoplasme finement granuleux. Les myofibrilles venant des prolongements, s'arrêtent à la limite de ce champ de jonction et l'on ne voit que de fines fibrilles striées passer dans d'autres prolongements qui cheminent à la surface du champ granuleux. On voit se former ainsi un point nodal dans lequel les myofibrilles sont presque absentes, aussi peut-on le considérer comme un point physiologiquement passif dans le réseau musculaire, car l'onde de contraction est ici interrompue et les fines fibrilles qu'on y trouve, pourraient peut-être servir à conduire l'excitation d'une cellule à l'autre.

Les dessins 1, 2, 6 dont nous venons de parler, rappellent beaucoup les figures 204, 205 pl. XIV, reproduites dans le travail de Gross (3) et représentent les réseaux s'étendant dans les gaines ovariennes du même insecte, soit de *Coccinella septempunctata* L. Cet auteur a bien reproduit non seulement la forme des cellules et les réseaux qu'elles constituent par l'anastomose des prolongements, mais aussi les fines fibrilles différenciées dans leur sarcoplasme. Les figures de Gross (l. c.) ne diffèrent des nôtres que par le détail que les fibrilles y sont homogènes, privées de striation transversale, tandis que dans nos figures on aperçoit une striation très nette.

La forme des cellules et l'arrangement de leurs prolongements ainsi que leur disposition réticulaire, dépendent dans une certaine mesure de l'endroit où apparaissent les réseaux. A la surface des gaines ovariennes et dans les espaces libres qui les séparent, les réseaux sont composés de cellules multipolaires, avec des prolongements étalés le plus souvent dans un plan, ce dont témoignent les coupes tangentielles qui permettent de voir le mieux les réseaux et leurs éléments constitutifs.

Les réseaux qui accompagnent et enveloppent le filament terminal des gaines ovariennes (l'«Endfaden» des auteurs allemands) se distinguent par une autre configuration et par un arrangement différent. En dehors des éléments épithéliaux, il est constitué également par du tissu musculaire qui prend ici la forme d'un faisceau compact de fines fibrilles à striation transversale très délicate. Celui-ci joue sans doute le rôle d'un ligament au moyen duquel les gaines ovariennes sont suspendues et fixées dans la cavité abdominale. Or, les cellules musculaires sont arrangées autour de ce ligament et forment une enveloppe discontinue à disposition réticulaire. Les éléments de ces réseaux sont très différents de ceux que nous avons décrits et figurés plus haut. Les cellules sont arrangées le long de l'axe du filament terminal et les prolongements cellulaires sont également étalés dans le même sens (v. les fig. 7 a et 7 b, pl. 42). Cet arrangement fait changer la forme des cellules qui deviennent fusiformes et sont pourvues d'habitude de deux prolongements qui partent du corps cellulaire pour prendre des directions opposées. Le corps cellulaire est petit et le grand noyau l'occupe presque entièrement; une petite quantité de sarcoplasme forme une mince lisière autour du noyau. Les prolongements cellulaires sont à peine marqués, aussi les myofibrilles isolées ou réunies en petits faisceaux semblent-elles être les seuls éléments qui forment le réseau à mailles très allongées. A un faible grossissement, on n'aperçoit que les myofibrilles et les noyaux parsemés sur leur trajet; c'est seulement à un fort grossissement qu'on décèle la présence d'un petit corps cellulaire aux contours irréguliers, contenant un noyau (v. la fig. 7 b). Le réseau musculaire se forme par l'anastomose des myofibrilles en faisceau et par la division des faisceaux en myofibrilles qui se dirigent toutes dans le même sens; c'est la raison pour laquelle les mailles du réseau sont très longues et très étroites. Il faut

encore ajouter que les myofibrilles isolées ou réunies en petits faisceaux ne font que transverse les corps cellulaires et ne sont en aucun rapport plus intime avec eux.

La structure des réseaux musculaires devient plus compliquée dans d'autres familles des Coléoptères examinés. C'est surtout le développement beaucoup plus considérable ainsi que certains changements de la forme et du rapport des éléments contractiles qui les distinguent. Les réseaux musculaires entourent les gaines constituées de chambres ovariennes, composées d'oeufs et de cellules nourricières (v. la fig. A dans le texte). Nous voyons les réseaux musculaires pénétrer également dans les espaces libres entre les gaines, où ils prennent l'aspect d'un tissu réticulé, composé d'éléments contractiles à disposition variable et entremêlés de nombreuses ramifications trachéales.

Les figures 8—12 (pl. 42, 43) représentent des réseaux pareils dont la configuration peut changer d'un cas à l'autre.

La fig. 8 reproduit un réseau qui rappelle à certains égards le réseau de la fig. 1; en effet on peut y distinguer assez facilement des éléments cellulaires de forme multipolaire, assez bien délimités, munis des prolongements qui s'anastomosent et s'entrecroisent avec d'autres et constituent ainsi les trabécules du réseau. L'aspect général de celui-ci est très caractéristique; il diffère de celui des autres réseaux par le détail, que les mailles sont ici très nombreuses, très larges et de forme polygonale. Cet aspect différent s'explique par la circonstance que les prolongements cellulaires sont très longs, qu'ils sont de la même grosseur et s'anastomosent et s'entrecroisent non seulement avec les prolongements des cellules voisines, mais très souvent avec les ramifications d'éléments cellulaires plus éloignés, qui sont placés dans le même plan ou dans un autre.

Les corps cellulaires sont bien indiqués par les noyaux, un dans chaque élément, qui contiennent de la chromatine d'une structure granuleuse et un assez gros nucléole. La présence de très nombreuses fibrilles transversalement striées, occupant tout le corps cellulaire, puis les prolongements qui empêchent de voir le sarcoplasme, distinguent ces réseaux des autres. Les stries se colorant fortement à l'hématoxyline ferrique, sont larges, raccourcies et très rapprochées, circonstance qui témoigne que le réseau musculaire a été fixé à l'état de contraction.

Sur la fig. 9, on voit un réseau répandu à la surface d'un follicule ovarien dont l'épithélium coupé tangentiellement est visible au milieu de la figure. Voici en quoi consistent les différences les plus manifestes: les éléments constituant le réseau sont beaucoup plus volumineux, ils délimitent des mailles d'une forme et d'une largeur variable, enfin leurs rapports réciproques sont très compliqués, de sorte qu'on ne peut les déceler que difficilement, en particulier sur les coupes.

Les trabécules du réseau sont formées par du sarcoplasme finement granuleux, dans lequel on voit çà et là des noyaux disséminés. Dans le sarcoplasme cheminent en sens divers des myofibrilles isolées ou réunies en faisceaux d'une grosseur variable; leur nombre est ici beaucoup plus élevé que dans les réseaux décrits plus haut. Le trajet des myofibrilles dans les trabécules est très compliqué: elles se divisent, se rejoignent, s'entrecroisent enfin, de sorte qu'on est en présence d'un entrelacement presque inextricable. La striation transversale des fibrilles est très nette; dans certains endroits les stries sont raccourcies, dans d'autres elles sont plus longues, circonstance qui témoigne de l'état fonctionnel différent des éléments musculaires.

L'examen minutieux de la coupe du réseau ne permet pas d'affirmer qu'il n'est pas étalé dans un seul plan et qu'il constitue une formation membraniforme, dont les trabécules sont orientées en divers sens — en haut et en bas, comme le montrent certaines images de la coupe.

Le réseau reproduit dans la fig. 10 (pl. 42) qui provient d'une autre espèce, se distingue par une configuration très différente. La coupe a atteint un réseau s'étendant dans le voisinage de l'ovaire. Comparée avec la fig. 9, la plupart des mailles sont ici plus larges et les trabécules constitutives plus délicates; on peut en dire autant des myofibrilles qui sont beaucoup plus fines (les deux figures 9 et 10 ont été dessinées au même grossissement). Dans le sarcoplasme dont le caractère est le même et qui contient çà et là de nombreux noyaux, on trouve une grande quantité de myofibrilles réunies en faisceaux qui cheminent le plus souvent dans l'axe des trabécules du réseau et sont entourées d'une gaine de sarcoplasme.

Le trajet des myofibrilles dans le sarcoplasme est très intéressant. Il est possible de le déterminer avec plus de précision,

car on peut le suivre sur une grande étendue. La plupart des myofibrilles sont réunies en faisceaux de différente grosseur et cheminent sans interruption dans les trabécules du réseau. Chemin faisant, les faisceaux se divisent en pinceau; ils s'anastomosent çà et là avec d'autres, enfin à certains endroits ils s'entrecroisent avec des faisceaux venus d'autres parties du réseau. Sur la figure, on voit un faisceau de myofibrilles traverser sans interruption le réseau entier de haut en bas, en se divisant et en s'entrecroisant sur son chemin avec d'autres faisceaux plus fins.

Les éléments constitutifs des réseaux représentés sur les figures 9 et 10, ne peuvent pas être aussi facilement décelés que ceux que nous avons si bien vus dans d'autres réseaux, reproduits sur les fig. 1 et 8. Cette difficulté s'explique par le nombre considérable d'éléments constitutifs et par la complexité du réseau lui-même, d'autant plus que les limites approximatives des territoires cellulaires indiqués par les noyaux, sont effacées. Çà et là on reconnaît assez bien la forme tri- ou quadripolaire des cellules, dans d'autres endroits elles se fusionnent et constituent une masse syncytiale irrégulière, ce dont témoigne la présence de plusieurs noyaux à l'intérieur. Dans d'autres cas, la masse syncytiale ne contient aucun noyau qui n'aurait peut-être pas été atteint par la section.

L'examen minutieux de nombreuses coupes des réseaux permet d'établir qu'ils sont constitués également d'éléments cellulaires dont la forme et les rapports ne s'écartent pas beaucoup de ce que nous avons constaté dans d'autres réseaux. Il ne faut pas perdre de vue que nous avons sous les yeux des coupes de réseaux qui ne sont pas étalés dans un seul plan, mais qui s'étendent dans toutes les directions et qu'en conséquence les cellules ramifiées qui les composent, sont coupées dans différents sens, de sorte que leurs images sont en tout cas incomplètes. Nous avons essayé d'obtenir des images plus plastiques en employant des méthodes de reconstruction, mais les réseaux musculaires étaient tellement délicats, que ces procédés se sont montrés insuffisants. Quoi qu'il en soit, les fragments des réseaux examinés à un plus fort grossissement permettent de se prononcer avec plus de certitude sur la question des éléments constitutifs.

La fig. 11 représente un fragment du réseau provenant de la même préparation que le réseau dessiné dans la fig. 9. On y décèle

des cellules de forme très variable et à gros prolongements; les corps cellulaires se distinguent par la présence de noyaux, entourés d'un sarcoplasme plus fortement granuleux. Certaines cellules sont sectionnées obliquement, aussi semblent-elles privées de prolongements. Les cellules s'anastomosent par l'intermédiaire de prolongements dirigés en divers sens, par suite de quoi les mailles sont très irrégulières et de dimensions variables. L'irrégularité des mailles est aussi en rapport avec l'entrecroisement des prolongements.

Dans les trabécules du réseau qui révèlent une structure finement granuleuse de leur sarcoplasme, cheminent de nombreuses myofibrilles à striation transversale très distincte qui sont isolées ou réunies en faisceaux de différente grosseur. La façon dont elles se comportent est la même que dans les réseaux déjà décrits; elles se divisent et se rejoignent sur leur chemin qui passe presque toujours dans l'axe des trabécules, c'est pourquoi les myofibrilles sont entourées d'une enveloppe sarcoplasmique.

Nous voulons encore appeler l'attention sur le froncement régulier d'une membrane très mince qui couvre certains prolongements cellulaires, s'enfonce dans l'intérieur et s'accôle aux lignes Z des myofibrilles qui cheminent dans l'axe des prolongements. On aperçoit des images de ce genre dans la figure à gauche, en haut et en bas.

Il nous semble avoir sous les yeux une formation propre aux fibres musculaires striées, connue sous le nom de sarcolemme. Le froncement de cette membrane accolé aux lignes Z, se voit très bien sur les fibres cardiaques des Mammifères. L'apparition de cette membrane froncée dans notre matériel ne saurait nous étonner, d'autant plus que nous l'avons déjà observée et décrite dans nos travaux précédents (6, 7). Il faut considérer comme un phénomène curieux l'apparition du sarcolemme autour des prolongements des cellules musculaires ramifiées striées qu'on voit encore mieux sur la fig. 15 (pl. 43) représentant le fragment d'un réseau répandu à la surface d'une gaine ovarique et constitué de cellules et de leurs prolongements qui s'anastomosent et s'entrecroisent. Sur de nombreux prolongements, on voit très bien le sarcolemme, froncé et accolé aux lignes Z des myofibrilles.

La fig. 12 montre également un fragment du réseau reproduit dans les figures 9 et 11, dessiné à un encore plus fort gros-

sissement, pour indiquer avec plus de précision les rapports complexes entre les cellules ramifiées. On ne saurait douter que le plus grand nombre de prolongements cellulaires ne fût sectionné, c'est pourquoi certaines cellules dont la présence n'est indiquée que par un noyau, ont une forme cylindrique ou fusiforme et ne sont pas plus grosses que les prolongements issus de cellules.

On distingue dans la figure six cellules de différente forme (les corps cellulaires sont indiqués par des noyaux), anastomosées par l'intermédiaire de gros prolongements. Les unes et les autres sont constituées par un abondant sarcoplasme finement granuleux dans lequel cheminent sans interruption des myofibrilles d'un élément à l'autre et se comportent de la même façon que dans d'autres réseaux musculaires déjà décrits. On voit très bien sur un prolongement le froncement de la membrane.

En examinant de très nombreuses préparations provenant de diverses espèces de Coléoptères, nous avons trouvé des images des réseaux qui par leur forme et leur développement s'écartent très sensiblement des réseaux déjà décrits. Ils sont tellement intéressants que nous voulons leur consacrer une description détaillée.

La fig. 13 (pl. 43) fait voir un magnifique réseau étalé chez *Leptura quadrifasciata* L. dans le voisinage de l'ovaire. Sa configuration diffère beaucoup des autres, parce qu'il est constitué d'éléments qui sont ici plus volumineux et ont plutôt la forme de fibres que de cellules et parce qu'il est plutôt formé par l'entrecroisement que par l'anastomose des éléments constitutifs. Un examen attentif permet d'ailleurs de reconnaître de grandes cellules ramifiées dont les noyaux sont situés au centre et dont les prolongements très gros rappellent tout à fait les autres fibres qui composent le réseau. Leur épaisseur est très variable et ils se divisent très souvent en branches plus fines. On ne peut s'empêcher de supposer qu'ils sont également des prolongements de cellules sectionnées dans la préparation. Cette supposition s'appuie sur la ressemblance des fibres avec des prolongements cellulaires dont le volume et la forme sont semblables. Si nous admettons cette supposition, le réseau en question se serait formé comme les autres que nous avons décrits plus haut.

Le grand nombre de myofibrilles que contiennent les cellules, leurs prolongements et les fibres (si nous voulons attribuer un

caractère individuel à ceux-ci), constitue une forte différence entre les réseaux; en effet, les cellules en contiennent de si grandes quantités, que le sarcoplasme est très réduit et que les myofibrilles semblent être les seuls éléments constitutifs perceptibles.

La fig. 14 (pl. 43) représente enfin un réseau s'étendant dans le voisinage des ovaires chez *Tenebrio molitor* L.

Il se distingue surtout par la forme et la largeur très variables des mailles dont les unes sont ovales, les autres polygonales ou allongées, les unes très spatieuses ou très étroites, puis par l'aspect particulier des éléments qui les délimitent. On ne peut vraiment guère se prononcer sur la nature cellulaire de ce réseau. Même un examen attentif ne permet pas de déceler sa composition cellulaire; à deux endroits seulement, dont partent de nombreuses ramifications, on aperçoit des noyaux assez distincts qui pourraient peut-être indiquer des territoires cellulaires de grandes dimensions. On aperçoit çà et là dans le réseau des parties polygonales épaissies, où le sarcoplasme s'amasse en plus grande quantité, mais l'absence de noyaux ne permet pas de les considérer comme des territoires cellulaires, d'autant moins comme des cellules.

Les mailles sont délimitées par des myofibrilles qui cheminent en différents sens, séparées ou réunies en faisceaux de diverse grosseur. Les faisceaux se divisent pour se rejoindre ensuite après un long ou un petit parcours; ainsi des myofibrilles qu'on pourrait prendre pour des unités distinctes, se réunissent en faisceaux et se séparent après. On voit aussi un entrecroisement de fibrilles et de faisceaux. Les myofibrilles font leur apparition en si grande quantité dans le réseau, que le sarcoplasme est très réduit et ne s'amasse que dans les endroits dont nous venons de parler. On se rend mieux compte de toutes les particularités concernant la forme et la composition du réseau, en examinant le dessin, qu'en essayant d'en donner une description même très détaillée.

Il faut encore appeler l'attention sur un autre réseau d'une structure très simple dont on voit une partie sur la figure au-dessus de celui dont nous venons de parler. Il se distingue par la largeur des mailles et par des points nodaux formés d'une plus grande quantité de sarcoplasme; ces points nodaux pourraient peut-être représenter des cellules ramifiées, d'où partent les pro-

longements à striation transversale bien visible. Les fines ramifications d'un prolongement semblent s'unir aux myofibrilles du premier réseau plus serré. Comme les fibrilles sont très fines, on ne saurait guère résoudre la question de savoir s'il s'agit d'anastomoses réelles, car il se pourrait qu'on fût en présence d'un simple entrecroisement.

Après avoir longuement décrit les images les plus caractéristiques que nous avons observées au cours de nos recherches sur les éléments contractiles des gaines ovariennes chez les Coléoptères, nous voulons résumer nos observations, indiquer les faits qui nous paraissent importants et en tirer des conclusions en nous plaçant à un point de vue plus général.

L'examen minutieux de très nombreuses préparations nous a permis de constater que le développement du tissu musculaire qui entre dans la constitution des gaines ovariennes chez la plupart de ces insectes, est très considérable, surtout dans les familles dont les ovaires appartiennent au type fasciculé ou en grappe. Le tissu musculaire strié prend ici la forme définie de réseaux d'une configuration très variable, constitués par des cellules ramifiées anastomosées. Les réseaux se forment grâce à l'anastomose directe des cellules par l'intermédiaire de prolongements cellulaires, anastomose qui est tellement étroite qu'on ne voit jamais de limite dans leur substance.

La forme des réseaux est simple, si les cellules sont disposées dans une seule couche et dans un seul plan; elle devient plus compliquée, lorsqu'elles constituent deux ou trois couches superposées. Dans ces conditions, l'entrecroisement des prolongements de certaines cellules avec d'autres éléments cellulaires et avec leurs prolongements au-dessus et au-dessous du niveau d'une couche donnée, contribue à la formation des réseaux.

On rencontre très souvent des images pareilles aussi dans les descriptions qui précèdent; nous sommes-nous servis du terme «entrecroisement» uniquement pour dire que les prolongements cellulaires plus longs avant leur jonction avec des prolongements d'une cellule voisine ou plus éloignée, croisent sur leur parcours les éléments du réseau d'une autre couche. L'entrecroisement est donc un phénomène secondaire dans la formation des réseaux, qui ne produit que la complication

du réseau formé en premier lieu par l'anastomose directe des cellules. Il est évidemment très difficile de donner une définition précise du rapport réciproque entre les cellules rangées en couches superposées, surtout quand on ne dispose que de coupes qui ne montrent qu'un plan de section, néanmoins nous croyons qu'il peut y avoir également des anastomoses directes.

Nous devons reconnaître que certains réseaux plus complexes (v. les fig. 13, 14) semblent contredire l'opinion que nous avons énoncée plus haut sur la formation des réseaux par l'anastomose des cellules ramifiées, car on n'y voit pas aussi distinctement les cellules et leurs prolongements que dans d'autres figures. Il ne faut cependant pas perdre de vue que nous examinons les réseaux sur des coupes et que nous n'avons sous les yeux que de petits fragments de ceux-ci.

Le réseau reproduit dans la fig. 14 offre effectivement de grandes difficultés, lorsqu'on essaie d'interpréter sa formation, néanmoins certains points dont nous avons parlé dans la partie descriptive, qui rappellent des points nodaux et sont caractérisés par une plus forte agglomération de sarcoplasme, pourraient peut-être représenter des cellules dont la forme serait très fortement modifiée par suite de la grande quantité de prolongements dirigés en divers sens.

Le trait caractéristique des réseaux musculaires périovariens gît dans la grande instabilité et la variabilité des images qu'ils offrent et qui dépendent non seulement de la forme très différente des cellules ramifiées, mais surtout des anastomoses entre les prolongements dont la longueur, l'épaisseur et la direction changent évidemment, circonstance qui doit forcément avoir de l'influence sur la configuration des mailles des réseaux. Quand les cellules sont multipolaires et quand leurs prolongements de la même grosseur et de la même longueur partent en divers sens, la forme et la largeur des mailles du réseau sont plus régulières; l'image change aussitôt dès que les prolongements cellulaires sont d'un grosseur variable. En un mot, les prolongements de gros calibre constituent des réseaux à mailles étroites et de forme plutôt arrondie, — quand les prolongements d'une grosseur variable délimitent des mailles plus larges, de forme irrégulière, plutôt polygonales, les réseaux deviennent plus délicats. La configuration des réseaux

change évidemment quand les cellules sont disposées en plusieurs couches superposées, car dans ce cas-là l'anastomose et l'entrecroisement contribuent à les former.

Les réseaux musculaires sont alors constitués de trabécules de différente grosseur qui délimitent les mailles et marquent cette formation d'une empreinte caractéristique. Nous l'appelons *syndesmium*, en nous servant d'un terme introduit dans notre science par Studnička (10, 11) qui l'emploie pour indiquer des réseaux protoplasmiques, constitués par des cellules ramifiées et anastomosées. Or, comme dans nos recherches nous avons affaire à une formation musculaire, nous l'appelons »*myosyndesmium*«.

La cellule ramifiée anastomosée représente l'élément constitutif du *myosyndesmium*. La forme des cellules dépend du nombre de prolongements qui partent du corps cellulaire. Celles-ci peuvent être tri-, quadri- ou multipolaires; ce dernier type prédomine, car il faut admettre que dans les coupes des réseaux, certains prolongements se dirigeant dans d'autres sens que le plan de section, ont été coupés et ne sont pas visibles dans les préparations. On rencontre également des cellules allongées ou fusiformes, avec des prolongements latéraux (v. la fig. 4) ou dirigés dans certains sens (v. la fig. 7 a, b), ce qui ne manque pas d'avoir une répercussion sur la configuration du réseau qu'elles forment.

La grosseur des prolongements, leur longueur et leur trajet varient fortement; tantôt ils sont gros, tantôt fins et souvent une seule myofibrille semble constituer le prolongement. Dans les réseaux plus serrés, leur longueur est insignifiante, dans d'autres plus lâches, ils sont longs et peuvent s'unir à des prolongements venant de cellules même plus éloignées. Les prolongements partis des cellules, se dirigent en divers sens, c'est pourquoi leur trajet varie et dépend de la disposition des cellules qui composent le réseau.

Les cellules se distinguent par la présence d'un noyau sphérique ou oviforme, qui contient de la chromatine d'une structure granuleuse et un assez gros nucléole. Les noyaux occupent toujours le centre du corps cellulaire d'où rayonnent les prolongements.

La structure du protoplasme cellulaire, soit du sarcoplasme, est finement granuleuse dans le corps cellulaire et plus homogène

dans les prolongements. Les cellules sont complètement nues et l'on n'aperçoit nulle part une membrane quelconque. Seuls les prolongements sont entourés çà et là d'une mince membrane homogène, le plus souvent froncée, qui correspond certainement au sarcolemme.

Un trait caractéristique du *syndesmium*, qui indique la vraie nature de celui-ci et justifie le préfixe »*myo*« précédant ce mot, est donné par la présence de fines fibrilles dans les trabécules du réseau (dans les cellules et leurs prolongements anastomosés), fibrilles dont la striation transversale très nette et distincte, peut facilement être mise en évidence par la coloration à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. On ne saurait douter par conséquent que les fibrilles striées ne représentassent des myofibrilles, soit l'élément constitutif du tissu musculaire strié.

La striation des myofibrilles est ici la plus compliquée et rappelle exactement la striation que de nombreux auteurs ont décrite surtout dans les muscles striés des Insectes. Lorsqu'on examine les myofibrilles à un fort grossissement, on s'aperçoit qu'elles sont composées de petits segments régulièrement disposés, »Kommata« (Heidenhain), séparés les uns des autres par le disque intermédiaire, autrement dit par la ligne *Z* ou »Telophragma« qui relie les myofibrilles rangées parallèlement. Chaque »Komma« se compose de plusieurs disques minces ou épais, à disposition régulière: au milieu on voit un disque épais, coloré en noir à l'hématoxyline ferrique, appelé disque sombre ou anisotrope *Q*, qui est divisé très souvent en deux parties égales par une bande très mince, appelée »Mesophragma«, autrement dit par la ligne *M*. La disposition de celle-ci est la même que celle de la ligne *Z*. Aux deux bouts du disque *Q*, on voit des disques de substance isotrope, incolore ou colorée par des colorants acides; ce sont les disques clairs *I*, que traverse très souvent une fine ligne continue ou composée de très petits grains plus fortement colorés, qui correspond à la membrane d'Engelmann; décrite la première fois dans les fibres musculaires des Insectes. La membrane divise le disque clair en deux parties dont l'une voisine de la ligne *Z*, a été appelée disque terminal *E* (»Endscheibe«), tandis qu'on a gardé le nom de disque isotrope *I* pour désigner l'autre, rapprochée du disque anisotrope. Les »Kommata« dont sont formées les myofibrilles différenciées dans les trabécules du *myosyndes-*

mium se composent par conséquent de fines bandes suivant la formule: $Z + E + N + I + Q + M + Q + I + N + E + Z$, qui correspond à la plus haute différenciation morphologique du »Komma« dans les fibres musculaires transversalement striées.

Au cours de longues et nombreuses recherches, on put observer également chez d'autres animaux des images semblables concernant la structure de la substance musculaire.

Inutile d'ajouter que suivant l'opinion unanime des auteurs, les bandes Z , M et N sont des formations sarcoplasmiques qui sous la forme de fines fibrilles relient les myofibrilles à certains niveaux; elles jouent le rôle important de substance fondamentale dans la matière contractile différenciée sous la forme de myofibrilles. Celles-ci, douées de contractilité, ne sont composées que de deux disques rangés alternativement le long de la fibrille, notamment d'un disque sombre, anisotrope Q et d'un autre claire et isotrope I .

Le trajet des fibrilles dans le *mysyndesmium* est très variable et caractéristique; il est probablement en rapport avec la forme des cellules, avec le nombre de leurs prolongements et avec la direction des anastomoses. Simple et régulier dans les réseaux étalés dans un plan, le trajet devient plus compliqué et irrégulier dans les réseaux composés de nombreuses cellules rangées en plusieurs couches superposées.

Les myofibrilles cheminent dans les cellules et leurs prolongements, tantôt séparées, tantôt réunies en faisceaux de différente grosseur et occupent presque toujours, surtout quand elles sont en petit nombre, l'axe des prolongements, de façon que le sarcoplasme les entoure d'un mince liséré. Les cellules et leurs prolongements contiennent souvent un si grand nombre de myofibrilles, que la quantité de sarcoplasme est très réduite.

On peut caractériser comme suit le trajet des myofibrilles: elles cheminent sans interruption dans les trabécules du *mysyndesmium*, nulle part on ne les voit commencer ou finir et l'on ne saurait dire où elles prennent naissance. Même dans les corps cellulaires, on n'aperçoit que l'entrecroisement et l'anastomose des myofibrilles ou bien la division de petits faisceaux qui y ont pénétré par l'intermédiaire de divers prolongements. On observe des rapports analogues dans les trabécules issues des anastomoses entre prolongements. Les myofibrilles isolées ou réunies en faisceaux

y cheminent en divers sens; les premières se rejoignent sur leur trajet, les seconds se divisent en fibrilles isolées qui s'unissent ensuite à des fibrilles venues d'autres trabécules, pour former de nouveaux faisceaux. Un certain nombre de myofibrilles s'entrecroise seulement dans un point donné pour se joindre ensuite, après une division préalable, à de nouvelles fibrilles provenant d'autres parties du *myosyndesmium*. Dans le sarcoplasme du réseau constitué par des cellules ramifiées, on voit se former ainsi un réseau plus fin et encore plus complexe, composé de myofibrilles.

La disposition tellement variée des myofibrilles dans les trabécules du réseau, crée les conditions nécessaires à la fonction spéciale de cet appareil contractile. Comme les myofibrilles se joignent et se divisent, puis, comme elles cheminent en divers sens, l'onde de contraction peut se propager en différentes directions et s'étendre dans un espace relativement vaste, extension que l'union directe des myofibrilles ne peut que favoriser. L'extension de cette onde peut d'autre part être limitée à un territoire plus restreint. Il est très probable que, comme le suppose Ide (5), l'onde de contraction se propage en différents sens, uniquement par l'intermédiaire de myofibrilles, sans l'intervention des fibres nerveuses, dont nous ne connaissons pas le parcours.

Les cellules ramifiées, dans lesquelles, comme nous l'avons déjà dit, a lieu le plus souvent l'entrecroisement des myofibrilles qui y pénètrent par l'intermédiaire de prolongements, changent probablement le caractère de l'onde de contraction; elles la ralentissent, voire même l'arrêtent peut-être, aussi l'effet de la contraction du *myosyndesmium* est-il très différent de celui que produit la contraction des fibres musculaires striées. Comparée avec la contraction rapide d'une fibre musculaire qui s'étend dans la fibre entière, le même processus est très lent dans le réseau, vu que l'onde de contraction se propage à travers de nombreux éléments, dans lesquels le trajet des myofibrilles subit des changements de direction manifestes. La façon dont fonctionnent les réseaux musculaires, permet de comprendre la présence du tissu musculaire strié dans l'appareil digestif ou génital des Insectes, chez lesquels, d'après nos recherches actuelles, on ne trouve que du tissu musculaire strié qui prend la forme de cellules ou de fibres ramifiées et anasto-

mosées. Cette disposition rétiforme assure à l'appareil moteur des organes génitaux et digestifs la même contractilité dont ils disposent chez les Vertébrés, grâce aux cellules musculaires lisses.

Les points nodaux déjà mentionnés, qu'on trouve assez souvent dans le *mysyndesmium* d'une structure plus simple (v. la fig. 6), peuvent jouer un certain rôle dans la fonction de l'appareil contractile rétiforme. Nous avons décrit leur fonction et nous en avons donné des reproductions dans notre travail sur les éléments musculaires du foie des Araignées (8). Ces points nodaux qui ont la forme d'un champ polygonal et dont le sarcoplasme se distingue par une structure presque homogène, sont dépourvus de myofibrilles qui ne cheminent que séparées dans le champ et servent peut-être de fibrilles conductrices pour transmettre l'onde de contraction d'une cellule à l'autre. Ces champs peuvent jouer le rôle de petits tendons qui sont à l'état de repos, tandis que dans le voisinage les cellules se contractent et que cette contraction se propage ensuite dans des directions opposées. Un certain nombre de points morts pareils dans le réseau, limite l'étendue de la contraction à un certain territoire.

Nous voulons encore appeler l'attention sur la présence d'une fine membrane plissée qui entoure les prolongements cellulaires et qui d'après les caractères qu'elle manifeste dans les préparations, ne peut correspondre qu'au sarcolemme, cette membrane spéciale, propre aux fibres musculaires striées.

Des images pareilles ont été décrites par Gross (3) dans son mémoire sur l'histologie de l'ovaire des Insectes, où il a constaté la présence de réseaux musculaires constitués par des fibres ramifiées et anastomosées, puis nous les avons signalées nous-mêmes (6) dans notre étude sur les éléments contractiles des gaines ovariennes chez les Tipulides. Aussi bien dans les cas étudiés par Gross (c. l.) que dans nos propres observations les réseaux sont constitués de fibres musculaires, c'est pourquoi la présence du sarcolemme ne saurait nous étonner. Nous avons d'autre part pu constater sur le même matériel, que les faisceaux de myofibrilles différenciées dans les cellules ramifiées qui entrent dans la constitution de la tunique péritonéale, sont dépourvus de sarcolemme, quoiqu'ils rappellent des fibres, circonstance qui a prouvé qu'ils ne représentent pas encore des fibres musculaires arrivées à l'état définitif.

C'est pour cette raison que les images du sarcolemme plissé entourant certaines trabécules du *myosyndesmium* ne sauraient être facilement expliquées. Elles sont très nettes (v. la fig. 15) et quoique on ne les rencontre pas souvent, leur existence ne peut pas être mise en doute. Elles ne peuvent non plus être en rapport avec la fixation du matériel, ni avec l'état fonctionnel de certaines parties du *myosyndesmium*, car on constate aisément que les prolongements d'une cellule sont entourés d'un sarcolemme froncé, tandis que d'autres semblent être privés d'une membrane quelconque. On pourrait seulement supposer que certains prolongements ont pris plus d'indépendance par rapport à leurs cellules-mères et sont arrivés à l'état définitif d'une fibre musculaire.

Les faits observés que nous avons décrits plus haut nous amènent aux conclusions suivantes.

Le tissu contractile périovarien se présente chez les Coléoptères sous la forme d'un *myosyndesmium*, composé de cellules musculaires striées ramifiées et anastomosées. Celui-ci ne fait partie d'aucune membrane ovarique et n'appartient ni à la tunique propre des gaines ovariques, ni à la tunique péritonéale, mais se répand librement dans l'espace compris entre ces deux membranes avec lesquelles les éléments du *myosyndesmium* ne font que se rejoindre. La structure des myofibrilles différenciées dans les cellules et dans leurs prolongements ne permet pas de douter que nous ne soyons en présence d'éléments musculaires striés, contrairement à ce que dit Gross (l. c.), qui les a également décrits chez les Coléoptères, mais les a pris pour des muscles lisses, vu qu'il a expliqué par le froncement du sarcolemme la striation constatée par ses devanciers.

Les myofibrilles cheminent en différents sens sans interruption dans les trabécules du *myosyndesmium*, sans dépendre de n'importe quelle cellule; elles ne font que traverser les corps cellulaires et y pénètrent par l'intermédiaire de divers prolongements.

Les réseaux musculaires striés, si richement développés chez les Coléoptères, sont une formation spéciale; ils offrent toujours des images caractéristiques et sont composés de cellules d'une forme définie, disposées suivant certaines règles; enfin ils se distinguent par des rapports réciproques constants. Ces traits caractéristiques suffisent pour considérer l'amas de cellules ramifiées

anastomosées comme une modification du tissu musculaire strié, modification qui mérite d'être appelée »tissu myo-réticulé«, surtout si en examinant cette question on se place au point de vue histogénétique.

Le tissu myo-réticulé est une formation qui comme le tissu réticulé se développe d'éléments mésenchymateux, ce dont témoignent les recherches, peu nombreuses d'ailleurs, sur l'histogénèse du tissu musculaire mésenchymateux chez les Invertébrés et chez les Vertébrés. Chez les uns comme chez les autres, les éléments musculaires de provenance mésenchymateuse sont très répandus, et certains auteurs ont montré comment les cellules mésenchymateuses se transforment en éléments contractiles en différenciant la substance musculaire caractéristique.

La contractilité étant incontestablement une propriété de chaque protoplasme cellulaire, on peut admettre par conséquent que dans certaines conditions cette propriété devient dominante et que l'élément cellulaire se transforme en élément contractile dans le sens strict du terme, en différenciant dans son protoplasme les fibrilles caractéristiques pour la substance musculaire.

Chez les Insectes, notamment dans le mésenteron des larves de Lamellicornes, Mingazzini (9) a décrit des images qui à notre avis, fournissent la preuve de la transformation des cellules conjonctives ramifiées, par conséquent d'origine mésenchymateuse, en éléments musculaires. Ce tissu qui d'après Mingazzini (l. c.) se distingue plutôt par les caractères propres au tissu conjonctif que par les particularités du tissu musculaire, a été appelé par lui »tessuto connettivo-mioideo«. Les figures qu'il reproduit dans son étude rappellent jusqu'à un certain point les nôtres; l'auteur dessine les cellules ramifiées, anastomosées qui forment des réseaux (»gabbie«) par l'intermédiaire de prolongements. Leurs noyaux sont distincts, leur protoplasme homogène ou granuleux dans une partie, tandis qu'il est transversalement strié dans l'autre; néanmoins Mingazzini (l. c.) considère ces éléments comme cellules conjonctives, car leur striation ne correspond pas exactement à l'image de la striation typique de la fibre musculaire striée (manque de la ligne Z).

On ne peut évidemment guère se prononcer sur la signification des images que reproduit Mingazzini (l. c.); mais leur ressemblance avec les nôtres permet de supposer, que l'auteur

a observé les processus d'histogénèse de cellules musculaires striées de provenance mésenchymateuse et que les méthodes de coloration insuffisantes qu'il a employées (coloration au carmin boracique, au picrocarmin et à l'hématoxyline), n'ont pu donner des images aussi instructives que celles qu'on obtient en se servant d'hématoxyline ferrique.

Nous reviendrons encore sur ce sujet dans notre prochain travail sur le tissu musculaire du tube digestif des Coléoptères.

Dans notre précédent travail (6), nous avons décrit également des images qui ne correspondent pas à autre chose qu'à la formation de fibres musculaires aux dépens des cellules mésenchymateuses. Dans la fig. 6, pl. 9 de ce travail, nous voyons des cellules ramifiées et anastomosées, — que nous avons considérées comme un *syncytium* aux territoires cellulaires délimités —, dans lesquelles se différencient les myofibrilles transversalement striées, qui croissent dans diverses directions, pénètrent dans les ramifications cellulaires anastomosées et se rejoignent avec des myofibrilles différenciées dans d'autres cellules, pour constituer des faisceaux de différente grosseur, dont partent ensuite des fibres musculaires.

Il n'y a par conséquent pas de doute que les cellules mésenchymateuses peuvent se transformer aussi bien en cellules du tissu réticulé qu'en cellules du tissu myo-réticulé; elles gardent cependant leur forme ramifiée et leurs anastomoses intercellulaires et la substance fondamentale fait également défaut. Tous ces traits caractéristiques témoignent de la provenance mésenchymateuse des éléments de ces deux tissus. Les différences entre eux consistent dans le fait, que dans le tissu réticulé les cellules ramifiées et anastomosées différencient dans leur protoplasme de fines fibrilles composées de réticuline, qui peuvent s'émanciper aux stades plus avancés du développement, pour devenir des fibres libres et indépendantes qui constituent le réseau du tissu, tandis que dans le tissu myo-réticulé les mêmes cellules ramifiées et anastomosées différencient des fibrilles, transversalement striées chez les Insectes, soit les myofibrilles caractéristiques pour le tissu musculaire. Parfois ces myofibrilles peuvent s'émanciper, s'unir en faisceaux et donner naissance à des fibres musculaires pourvues de sarcolemme. Il faut considérer par conséquent le tissu myo-réticulé comme une formation dont le développement a conservé son caractère primitif.

Il nous faut conclure que cette transformation du même élément mésenchymateux dans deux directions différentes se produit grâce aux «actions morphogènes» et aux «excitations fonctionnelles», comme Roux a appelé les agents qui provoquent dans les cellules des changements de structure se manifestant par des différenciations sui generis de leur protoplasme.

Notons le fait très intéressant, que dans les cellules primitives du mésenchyme qui d'ordinaire se transforment en cellules conjonctives et produisent une substance fondamentale constituée de fibres collagènes et élastiques, on voit, grâce aux «actions morphogènes» se différencier des myofibrilles, élément caractéristique du tissu musculaire strié, soit d'un tissu dont le degré de différenciation est très élevé.

Nous avons l'intention d'entreprendre des recherches plus approfondies sur ce sujet, dès que nous pourrons disposer d'un matériel qui se prête mieux à ce genre d'investigations.

Nous ne pouvons qu'énoncer des hypothèses sur le rôle du tissu myo-réticulé périovarien. Dans notre précédent travail (6) nous avons admis chez les Tipulides dont l'ovaire appartient à un type tout à fait différent, la possibilité d'un concours des réseaux musculaires striés pendant la ponte. Ce concours nous paraît peu vraisemblable et de peu d'importance chez les Coléoptères, car le tissu myo-réticulé s'étendant dans les espaces libres entre deux tuniques de l'ovaire, ne peut exercer de pression sur les oeufs rangés dans les gaines ovariennes, vu qu'il manque de point fixe d'où l'onde de contraction pourrait se propager dans une certaine direction. Cette onde se propage dans le *mysyndesmium*, tel que nous l'avons décrit plus haut et s'étend en divers sens par l'intermédiaire de prolongements anastomosés et de myofibrilles qui y sont différenciées. C'est pourquoi la fonction de cet appareil contractile est très problématique en ce qui concerne l'expulsion des oeufs. Nous devons chercher par conséquent une autre explication de la fonction du tissu myo-réticulé.

Nous savons par d'autres recherches que le tissu conjonctif est très peu développé chez les Insectes, à tel point, qu'il n'existe pour ainsi dire pas du tout, aussi les fibres élastiques font-elles complètement défaut. La supposition suivant laquelle le tissu myo-réticulé pourrait ici remplacer le tissu conjonctif et surtout le tissu élastique, nous paraît donc tout à fait plausible. Les or-

ganes génitaux, tellement importants, doivent être protégés contre les divers agents souvent nocifs qui s'attaquent à l'organisme entier ou aux différents organes. Le tissu musculaire qui prend ici la forme de réseaux, dans lesquels l'onde de contraction se propage très irrégulièrement en divers sens, peut certainement remplacer le tissu conjonctif et élastique. En formant une enveloppe autour des gaines ovariennes, il peut remplir les fonctions d'un coussinet, car en changeant de position pendant les contractions partielles, les trabécules peuvent naturellement s'opposer aux agents nocifs auxquels sont exposés les organes génitaux.

D'autre part on peut considérer le tissu myo-réticulé comme un appareil réglant le transport de l'oxygène et la quantité de ce gaz, nécessaire aux processus d'assimilation pendant la croissance des oeufs. Cette supposition est confirmée par le fait que dans les mailles des réseaux musculaires on trouve un grand nombre de trachées de divers calibre dont les multiples ramifications entourent les chambres ovariennes en formant un réseau très délicat. L'onde de contraction qui se propage d'une trabécule à l'autre, rétrécit certaines parties des trachées et en dilate d'autres, réglant ainsi le transport et la quantité d'oxygène qui parvient aux gaines ovariennes.

Les recherches dont nous venons de résumer les plus importants résultats, sont d'une portée plus générale pour la classification systématique des Insectes.

Dans nos travaux sur le tissu musculaire des gaines ovariennes nous nous sommes entretenus jusqu'ici de deux classes d'Insectes: dans le premier, nous nous sommes occupés de la famille des Tipulides qui appartiennent à la classe des Diptères, tandis que dans la présente étude nous avons traité des Coléoptères. Nous appuyant sur les images observées, nous avons pu établir qu'il y a de profondes différences entre les premiers et les seconds insectes.

Nous avons constaté chez les Tipulides que les réseaux musculaires sont constitués d'éléments contractiles qui ont plutôt la forme de fibres transversalement striées et même de fibres qui rappellent les fibres cardiaques de Mammifères, tandis que chez les Coléoptères les réseaux (le *mysyndesmium*) se composent de cellules ramifiées anastomosées, transversalement striées. On ne saurait douter que les fibres musculaires striées ne fussent une

différenciation plus haute et plus parfaite de la substance musculaire, que les cellules musculaires ramifiées anastomosées qu'il y a lieu de considérer comme une différenciation d'un degré inférieur.

Or, comme nous le savons par les recherches des entomologistes français et allemands, les Diptères sont le groupe le plus spécialisé et appartiennent à une des classes qui occupent le rang le plus élevé dans la classification des Insectes, tandis que les Coléoptères sont placés à un rang inférieur. Nos recherches fournissent par conséquent des arguments à l'appui des thèses formulées par ces entomologistes; en effet, dans la classe inférieure du système de classification, notamment chez les Coléoptères, le tissu musculaire périovarien se compose de cellules ramifiées anastomosées, tandis que dans le groupe plus élevé (chez les Tipulides — Diptères), il est constitué par des fibres anastomosées.

Index bibliographique ¹⁾.

1. Berlese A. Gli Insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. T. I. 1909. T. II. 1914. Milano. — 2. Deegener P. Geschlechtsorgane. Im Handbuch der Entomologie, herausgegeben v. Prof. Dr. Chr. Schröder. Jena 1913. — 3. Gross J. Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zoolog. Jahrb. Abteil. f. Anat. u. Ontog. Bd 18. 1903. — 4. Henneguy L. F. Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogénie. Paris. 1904. — 5. Ide Manille. Le tube digestif des Édriophthalmes. Etude anatomique et histologique. La Cellule, 8. 1892. — 6. Maziarski S. Sur le tissu musculaires des Insectes. I. Les cellules et les fibres musculaires dans les gaines ovariées et dans la tunique péritonéale chez les Tipulides. Bullet. de l'Acad. Polon. des Sc. Série B, 1926, Cracovie. — 7. Maziarski S. Sur le tissu musculaire des Insectes. II. Les éléments contractiles dans les couches musculaires du tube digestif des Tipulines. Ibidem, 1928. — 8. Maziarski S. Les cellules musculaires striées ramifiées, dans le foie des Araignées. Ibidem, 1929. — 9. Mingazzini P. Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. Mitteil. d. Zoolog. Station Neapel, IX. 1889—1891. — 10. Studnička F. K. Die Plasmodiesmen und die Cytodesmen. Anat. Anzeiger, 40. 1912. — 11. Studnička F. K. Über verschiedene Formen des Protoplasma-Zusammenhangs. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 7. 1928.

¹⁾ Nous ne citons ici que les ouvrages ou les mémoires, concernant directement le sujet étudié. Le lecteur trouvera dans notre précédent mémoire (6), l'énumération des études en rapport avec la question qui nous intéresse.

Explication des figures dans les planches 42—43.

Toutes les figures ont été dessinées d'après des préparations que nous avons examinées en nous servant d'objectifs apochromatiques avec oculaires compensateurs de Zeiss à chambre claire d'Abbé; les images ont été projetées sur la table à dessiner à la hauteur de la platine du microscope. Toutes les figures représentent des préparations colorées à l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. Le grossissement est indiqué pour chaque figure.

Fig. 1. *Coccinella septempunctata* L. Coupe tangentielle d'un réseau périoarien, étalé dans un plan. Les cellules ramifiées et anastomosées, contenant des noyaux au milieu, forment un réseau (*mysyndesmium*) à mailles polygonales plutôt régulières, aux angles arrondis. On voit de fines fibrilles transversalement striées cheminer dans le sarcoplasme des cellules, ainsi que des prolongements s'étendant en divers sens, qui se divisent et se réunissent en faisceaux. Gross. $\times 575$.

Fig. 2. *Coccinella septempunctata* L. On voit l'ensemble d'une cellule ramifiée, avec des prolongements partant en divers sens du corps cellulaire, dans lequel on aperçoit un grand noyau avec un nucléole. Les myofibrilles striées, isolées ou réunies en petits faisceaux, cheminent dans différentes directions dans le sarcoplasme cellulaire, où elles ne font que s'anastomoser ou s'entrecroiser. Les myofibrilles pénètrent dans le corps cellulaire par l'intermédiaire de divers prolongements et le quittent ensuite. Le prolongement qu'on voit dans le haut, est traversé par un petit faisceau de myofibrilles provenant d'une autre cellule; elles sont en rapports plus étroits avec des myofibrilles qui cheminent dans le prolongement de la cellule dessinée. Gross. $\times 950$.

Fig. 3. *Carabus cancellatus* Illig. Coupe tangentielle d'un réseau constitué de deux couches superposées des cellules ramifiées et anastomosées par l'intermédiaire de gros prolongements. On voit des myofibrilles parcourir le sarcoplasme en différents sens et occuper les parties superficielles des corps cellulaires. On aperçoit également des myofibrilles isolées ou en faisceaux qui s'entrecroisent avec des cellules et avec leurs prolongements; elles proviennent sans doute d'autres cellules qui ne sont pas visibles sur la coupe. Gross. $\times 380$.

Fig. 4. *Serica brunnea* L. On aperçoit trois cellules richement ramifiées, avec des prolongements gros et fins, provenant d'un réseau composé de plusieurs couches superposées, ce dont témoignent l'anastomose et l'entrecroisement des cellules. Les très nombreuses myofibrilles striées occupent presque complètement les corps cellulaires et leurs prolongements. Gross. $\times 760$.

Fig. 5. *Coccinella septempunctata* L. Deux cellules ramifiées avec des prolongements en partie sectionnés, sont reliées par une anastomose constituée par un gros faisceau de myofibrilles striées. Le pont anastomotique est traversé par un petit faisceau de myofibrilles qui s'unissent par l'intermédiaire de fines myofibrilles à celles cheminant dans le pont intercellulaire. Gross. $\times 760$.

Fig. 6. *Coccinella septempunctata* L. Coupe tangentielle d'un fragment du réseau étalé à la surface de l'ovaire. On y voit trois cellules ramifiées et

anastomosées qui permettent de distinguer nettement le parcours des myofibrilles isolées ou réunies en faisceaux de différente grosseur. Très gros prolongements cellulaires se rejoignant et formant un champ hexagonal granuleux, dans lequel cheminent superficiellement de très fines myofibrilles. Ce champ constitue un point nodal, fonctionnellement passif lors de la contraction du *mysyndesmium*. Gross. $\times 760$.

Fig. 7 a et 7 b. *Coccinella septempunctata* L. Coupe longitudinale tangentielle intéressant le fil terminal de la gaine ovarique, autour duquel sont disposées les cellules ramifiées le long de l'axe du fil. Elles constituent un réseau à mailles allongées. Les cellules de forme plutôt fusiforme ont de petits corps cellulaires à grand noyau; les myofibrilles réunies en petits faisceaux semblent indépendantes de la cellule. Gross.: fig. 7 a—575 fois, fig. 7 b—950 fois.

Fig. 8. *Aromia moschata* L. Coupe tangentielle d'un réseau composé de deux couches superposées. Les cellules richement ramifiées, avec des prolongements longs et de diverse grosseur, s'anastomosent et s'entrecroisent, ce qui produit un changement de la forme des mailles. Les cellules et leurs prolongements sont remplis de myofibrilles à striation transversale très nette; les disques sont ici plus larges, ce qui prouve que le réseau a été fixé à l'état de contraction. Gross. $\times 760$.

Fig. 9. *Geotrupes silvaticus* Panz. Coupe tangentielle d'un réseau étalé à la surface d'une gaine ovarique (l'épithélium folliculaire sectionné superficiellement se voit au milieu de la figure) et dans l'espace libre entre la gaine et la tunique péritonéale. L'image du réseau est très compliquée (l'entrecroisement contribue également à le rendre complexe), les cellules indiquées par des noyaux, se ramifient et s'anastomosent pour former les trabécules du tissu myo-réticulé. Les myofibrilles isolées ou réunies en faisceaux de différente grosseur, cheminent en divers sens dans le sarcoplasme des trabécules. La striation est partout bien visible. Gross. $\times 380$.

Fig. 10. *Carabus cancellatus* L. Coupe du tissu myo-réticulé, étalé dans l'espace libre entre la gaine ovarique et la tunique péritonéale. Les éléments cellulaires sont ici moins distincts, les noyaux disséminés çà et là ne correspondent pas à des territoires cellulaires définis. Les mailles du réseau sont très irrégulières et d'une forme très variable. Des myofibrilles cheminent dans le sarcoplasme des trabécules, le plus souvent réunies en faisceaux, qui se divisent sur leur parcours et se rejoignent de nouveau, pour former un réseau de fibrilles très complexe. Gross. $\times 380$.

Fig. 11. *Geotrupes silvaticus* L. Coupe d'un fragment du réseau musculaire, représenté dans la fig. 9, dessinée à un plus fort grossissement (575 fois). On y aperçoit plus distinctement des cellules ramifiées et anastomosées qui contribuent à former le réseau. Les myofibrilles isolées ou réunies en faisceaux cheminent sans interruption en divers sens dans les trabécules du réseau. Certains prolongements cellulaires (en haut à gauche) font voir nettement le sarcolemme froncé.

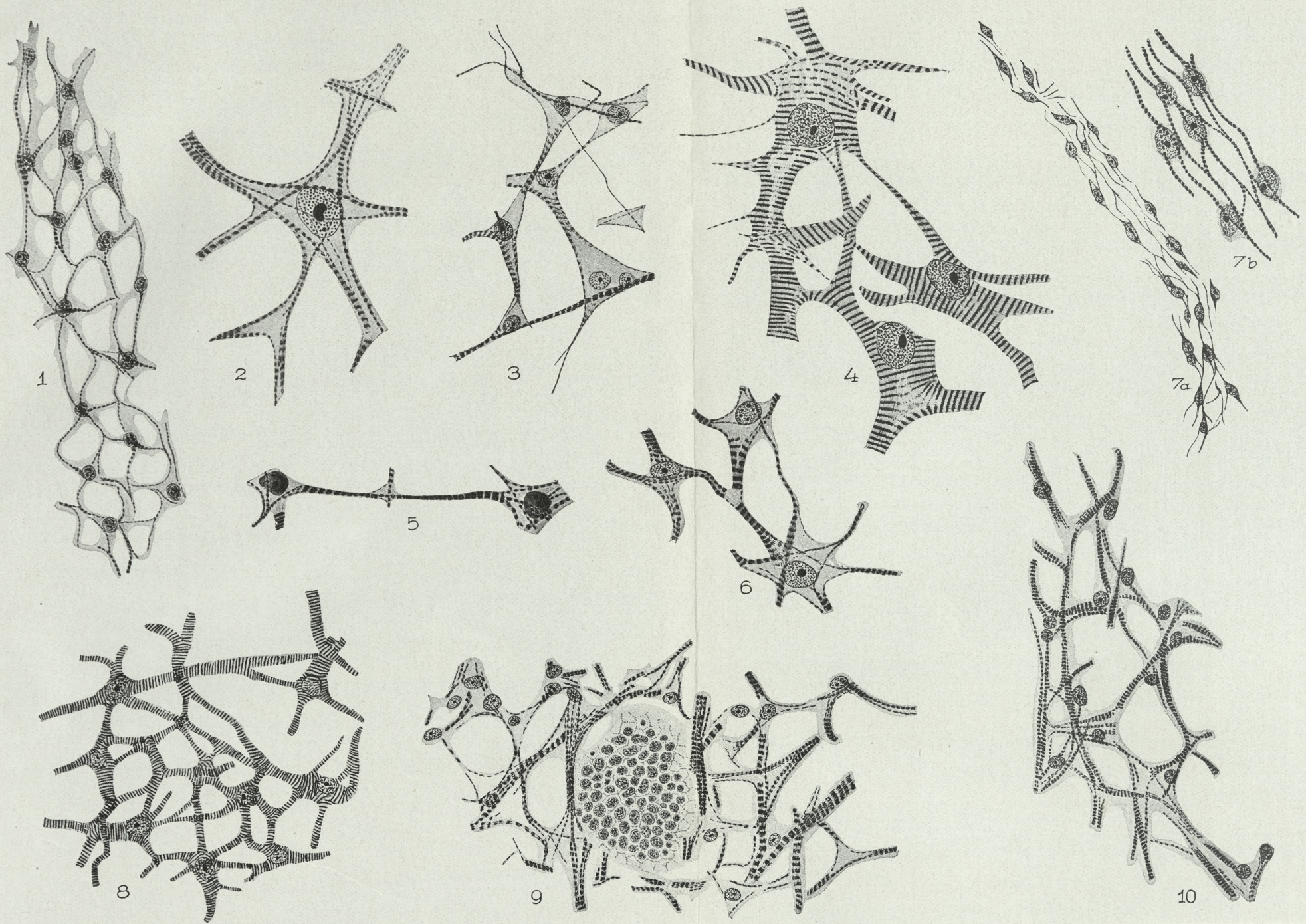
Fig. 12. *Geotrupes silvaticus* L. Coupe encore plus fortement grossie (760 fois) du réseau, reproduit dans les figures 9 et 11. On y distingue six cellules ramifiées et anastomosées par l'intermédiaire de gros prolongements

(la plupart des prolongements ont été coupés par la section); les myofibrilles à striation transversale très distincte, isolées ou réunies en faisceaux, cheminent en divers sens dans le sarcoplasme du myoréticulum.

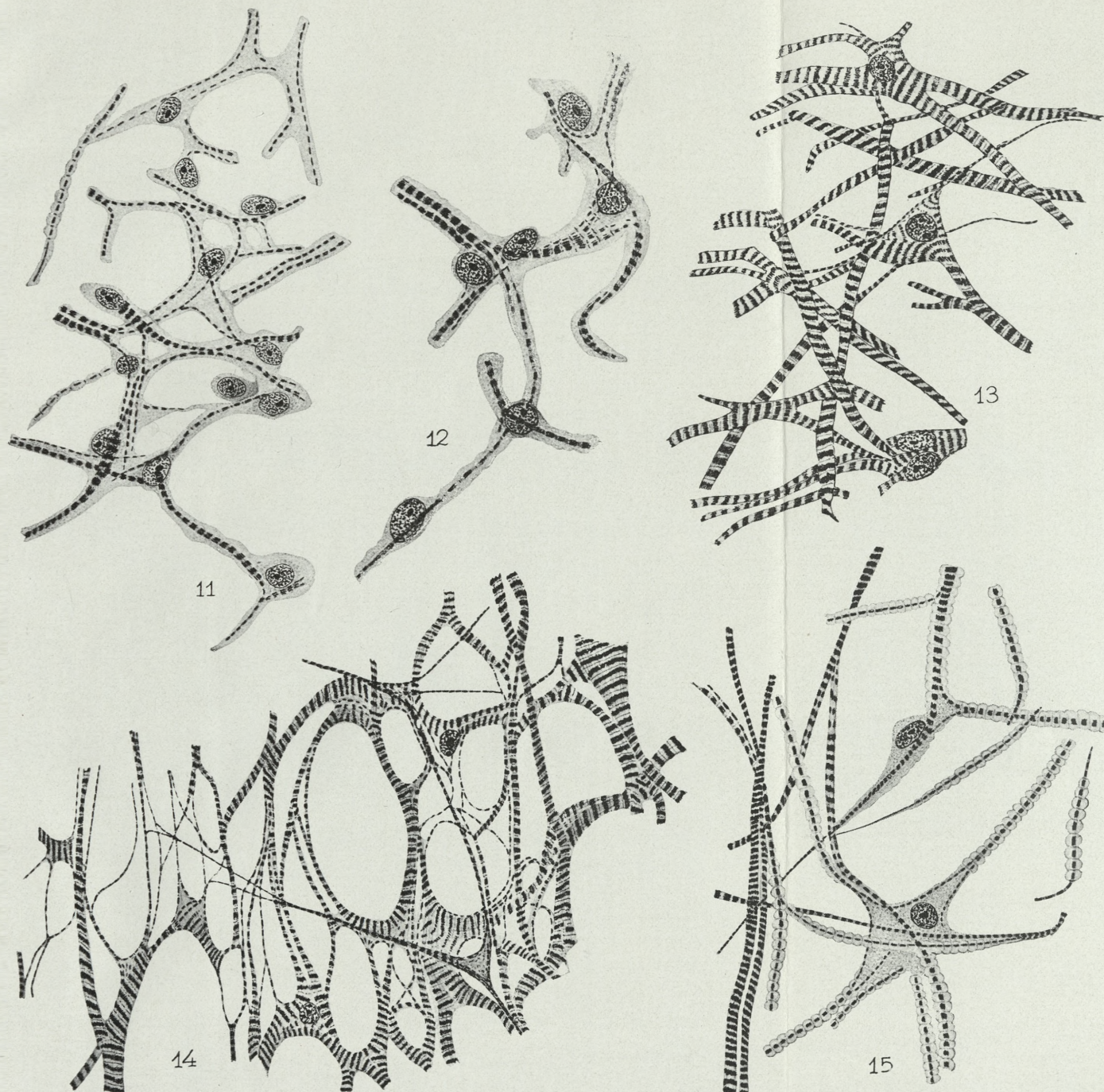
Fig. 13. *Leptura quadrifasciata* L. Coupe tangentielle d'un réseau pério-varien, composé de plusieurs couches d'éléments superposés. On y voit trois grandes cellules ramifiées ainsi que de nombreuses fibres épaisses et fines qui s'entrecroisent avec les cellules et leurs prolongements. Ces fibres sont sans doute des prolongements provenant de cellules sectionnées. Les myofibrilles différenciées en grande quantité dans les cellules et dans leurs prolongements, montrent une striation transversale très nette. Gross. $\times 575$.

Fig. 14. *Tenebrio molitor* L. Coupe tangentielle d'un magnifique réseau, étalé à proximité de l'ovaire. On y voit de nombreuses myofibrilles qui cheminent en divers sens, séparément ou en faisceaux de différente grosseur et délimitent des mailles de forme et grandeur très variables. La plupart des mailles sont rondes ou ovalaires; elles sont délimitées par de fines myofibrilles qui semblent représenter des unités de la substance musculaire. Dans certaines parties du réseau, on voit des champs de forme polygonale, constitués par un plus grand amas de sarcoplasme avec un noyau; on pourrait considérer ces champs comme des cellules très richement ramifiées. A la surface du réseau principal, on en aperçoit un autre très simple, plus fin, dont les ramifications très délicates semblent s'anastomoser(?) avec les myofibrilles du premier réseau. Gross. $\times 380$.

Fig. 15. *Carabus cancellatus* L. Coupe d'un réseau composé de plusieurs cellules ramifiées et de fibres qui s'anastomosent et s'entrecroisent. La plupart des prolongements font voir très nettement le sarcolemme froncé qui les entoure à partir d'une certaine distance du corps cellulaire. Vu l'état fonctionnel différent, la striation transversale des myofibrilles n'est pas partout la même. Gross. $\times 760$.



S. Maziariski.



S. Maziarski.

Badania nad strukturami cytoplazmatycznymi a w szczególności nad aparatem Golgi'ego i wakuomem podczas gametogenezy wyplawków Dendrocoelum lacteum Müll. i Planaria gonocephala Dug. — Studies on the cytoplasmic structures in the gametogenesis of Dendrocoelum lacteum Müll. and Planaria gonocephala Dug. (Tricladidea), with special reference to the Golgi apparatus and Vacuome

Mémoire

de M. K. SEMBRAT,

présenté dans la séance du 1 Décembre 1930, par M. J. Hirschler m. c.

(Planches 44—49)

- I. Introduction
- II. Material and methods
- III. Spermatogenesis
 1. Golgi apparatus. 2. Chondriome. 3. Vacuome. 4. Acrosome, chromatoid bodies
- IV. Oögenesis
 1. Golgi apparatus. 2. Chondriome. 3. Vacuome. 4. Yolk and vitellogenesis. 5. Marginal granules
- V. Discussion and conclusions
 1. Golgi apparatus. 2. Acrosome. 3. Chondriome. 4. Vitellogenesis. 5. Vacuome and hypothesis of Parat
- VI. Summary
- VII. Literature cited
- VIII. Explanation of plates

I. Introduction

The cytoplasmic structures of *Turbellaria* have been investigated, as yet, only in a fragmentary way. Most of the cytological research work on these animals has dealt with the chromosomes, behaviour during spermatogenesis and oögenesis, as well as with the histogenesis of the sperm. In certain of these studies also

some remarks on cytoplasmic structures may be found, but it is in the papers of Gelei (1913), Bloch (1913) and Rappeport (1915) that we find complete descriptions of some cytoplasmic constituents in the cells of *Tricladidea*.

Gelei, in his study on the oögenesis of *Dendrocoelum lacteum*, examined besides the chromosomes also the chromidia, mitochondria and other components of the protoplasm. In the same material Bloch described the mitochondria in both body and germ cells. In the spermatocytes and spermatids the author observed a few larger bodies distinct from mitochondria, although they showed the same staining reactions as the latter. According to Bloch's suggestions these larger bodies represent the Golgi apparatus, but the author did not consider the question as decided. Rappeport, at last, who was mainly occupied with the study of mitochondria in the spermatogenesis of *Planaria alpina* and of some related species, was of the opinion that the larger enigmatic structures, to which Bloch was inclined to ascribe the nature of Golgi apparatus, represent the mitochondrial bodies. Thus the only remark on the Golgi apparatus in *Tricladidea* was denied.

As one may see from this short review, we have known up to the present almost nothing about the Golgi apparatus in *Turbellaria*, and, as far as I know, in the class of *Platyhelminthes* in general. My first attempt, therefore, was to demonstrate the Golgi apparatus in this animal group, and especially in *Tricladidea*, but also other cytoplasmic constituents were taken into consideration. Moreover, I wished to examine my material with the vital staining methods in connection with the well known studies of Parat and his coworkers (1924—1928). Parat, as we know, affirms that the Golgi apparatus is homologous with the vacuolar system (vacuome) stainable *in vivo* with neutral red, and the structures described till now as Golgi apparatus by several authors, are after him either special chondriosomes or different kinds of artifacts respectively. During my studies I endeavoured to examine the relations which occur between the Golgi apparatus, vacuome and chondriome in order to verify the thesis of Parat in such primitive animals as *Tricladidea*.

A part of the results of the present study has already been published in short preliminary notes in *Compt. Rend. de la Soc. de Biologie* (1928—1930).

All my work was done in the Zoological Institute, Jan Kazimierz University of Lwów. Several times I have used the Biological Station of the Kopernik Society at Drozdowice as a center for fishing my material. It gives me pleasure to express my very best thanks to Professor Dr. J. Hirschler, the director of the Zoological Institute and of the Biological Station, for turning my attention to the very interesting group of *Tricladidea*, as well as for numerous and valuable hints during the course of my work. I also thank Professor Dr. G. Poluszyński for his precious counsel.

II. Material and methods

The male and female germ cells of *Dendrocoelum lacteum* Müll. and *Planaria gonocephala* Dug. examined in all seasons in both fresh and fixed preparations served as the material for the present study. The *intra vitam* observations were either effected without the aid of any vital dyes or neutral red, Janus green B, dahlia, and gentian violet respectively, were used. The method of keeping the animals in very dilute solutions of neutral red (1 in 100.000 or 1 in 200.000) proved unsatisfactory, and the animals died rather soon. Therefore, the vital preparations were prepared by teasing out a small piece of tissue in a drop of 0.65 per cent salt solution to which a few drops of the desired vital dye in saline solution were added. I have used mostly the »Microcolor« neutral red (L. Krall, Boulogne, Seine) diluted 1 in 1000, 1 in 2000 or 1 in 4000, and Janus green B (J. G. Farbenindustrie Aktiengesellsch., Hoechst a. M.) in salt solutions 1 in 5000 or 1 in 10.000. Also dahlia of Grübler (1 in 10.000), as well as gentian violet, Grübler (1 in 10.000, 1 in 20.000 or 1 in 40.000) were used, and sometimes two vital dyes, for instance neutral red and Janus green, were applied to the same preparation.

For the demonstration of the Golgi apparatus in fixed material different osmic and silver methods were used. In the female germ cells of *Dendrocoelum* satisfactory results were obtained with Sjövall's and Cajal's method respectively, while in the oöcytes of *Planaria* the Kolatchev-Hirschler method (Hirschler 1924 a) gave good effects. In the male germ cells the method

of Bowen (1919, best results after three days at 35° C.), Cajal, and Da Fano proved satisfactory; also the alcoholic hematein after Hirschler (1927 d), osmium-hematoxylin method of O. Schultze and some methods for mitochondria gave positive results.

The mitochondria were stained in Benda after fixation in Flemming-Meves, in Volkonsky (1928) after fixation in Smith-Dietrich-Parat (Parat 1926 a), in Regaud, in the alcoholic hematein according to Hirschler, etc. Moreover, Ciaccio's method was used, the original, as well as a slightly modified one according to Froboese and Spröhnle (1928), and Romeis' sudan III method for fats was applied to smears fixed in formalin. Also the fixing fluids of Flemming, Zenker, Helly, Bouin, Hollande, Carnoy, etc. were used, and the preparations stained in Prenant's triple stain or Fe-hematoxylin with, respectively without a counterstain.

III. Spermatogenesis

The male germ cells of the two examined species of *Tricladida* do not differ with regard to their cytoplasmic constituents, therefore, I shall describe these structures conjointly for both *Dendrocoelum* and *Planaria*. In the explanation of the plates one may find remarks explaining what species each figure refers to.

I. Golgi apparatus

The most beautiful preparations showing the Golgi apparatus in the male germ cells, were those treated with silver methods and counterstained with safranin-light green. After this procedure we see in the primordial spermatogonia (the so-called »Stammzellen« of German authors) a few tiny Golgi elements dispersed in the cytoplasm (pl. 44, fig. 1). In older generations of spermatogonia the Golgi elements are larger (pl. 44, fig. 2—4); they mostly retain their dispersed distribution, but sometimes they are grouped in a small cell territory (pl. 44, fig. 3, cell on the right side). The number of Golgi bodies in spermatogonia increases owing to fragmentation (pl. 44, fig. 2), and their accumulations, as seen on fig. 4 (pl. 44), seem to be the result of such a process.

The morphology of the Golgi elements is essentially the same during the whole period of spermatogenesis; they are chiefly

flat, plate-like or disc-shaped bodies of circular outlines (for instance, fig. 13, 16, etc. pl. 44), and sometimes little membranes of more irregular shape (for instance, fig. 11, 32, etc., pl. 44). Their rim is intensely blackened with silver methods either entirely or partially, while their center remains clear (for instance, fig. 16, 24, pl. 44, fig. 38, pl. 45) or only slightly blackened (compare fig. 5, 13, pl. 44) showing thus a characteristic ring appearance. In the edge view they look rod-like (for instance, fig. 3, 15, 30, pl. 44) or lens-like (compare fig. 31, 37, pl. 44).

The Golgi elements of the primary spermatocytes (fig. 5—11, pl. 44) are grouped in the same way as in the earlier stages of the spermatogenesis. They are mostly scattered, and their concentrations (see fig. 5, 7, 10, pl. 44) are accidental ones, similarly to those in spermatogonia. It seems that it is chiefly the shape of the cell body compressed by the neighbour cells, that determines the distribution of the Golgi elements in the cytoplasm (compare fig. 9—11, pl. 44). In the primary spermatocytes the Golgi elements undergo a fragmentation process as well (fig. 5, 9, pl. 44), and during the growth period they increase in size, as may be seen by comparison of the early spermatocytes (fig. 5, 6, pl. 44) with the grown-up ones (fig. 8, pl. 44).

Figures 13 and 14 (pl. 44) show the Golgi apparatus in the resting stages¹⁾ of the secondary spermatocytes. In fig. 14 we see a characteristic picture of a Golgi element undergoing fragmentation. In the maturation divisions the dictyosomes show a general tendency of placing themselves in the plane of the equatorial plate (fig. 12, 15—17, pl. 44). The dictyokinesis is not a very regular one as shown in fig. 18 and 21 (pl. 44), and the chromosomes are mostly the first to reach the poles of the spindle (fig. 18—21). During mitosis some of the Golgi bodies divide (pl. 44, fig. 17, middle cell, fig. 18, 19).

In the early spermatids (pl. 44, fig. 22, 23) the scattered Golgi elements are mostly smaller than those of the preceding stage. Soon they begin to concentrate near the proximal nucleus

¹⁾ It was Arnold (1909) who first described in *Tricladidea* the resting stage following the first maturation division of spermatocytes. Schleip (1907b) and Rappeport (1915), however, deny this observation, and the second of the authors quoted is of the opinion that Arnold's resting stages of the secondary spermatocytes represent early spermatids.

pole¹⁾, while the chromatin undergoes a condensation process (pl. 44, fig. 25—28). Subsequently the dictyosomes fuse and form a single acroblast. This latter lies at first at the proximal pole of the nucleus (pl. 44, fig. 29—31) which stains now red in safranin rather intensely because of the condensed chromatin. In later spermatids the nucleus grows longer and longer and pushes the acroblast aside (pl. 44, fig. 37, pl. 45, fig. 38—40, 42). Then the sperm nucleus slips back out of the cytoplasmic mass²⁾ in which the acroblast remains (pl. 45, fig. 41).

In some of the spermatids we may also see misshapen acroblasts (pl. 44, fig. 35, 36) or some elements of a »duplex structure« may be found (pl. 45, fig. 43—45, 48). As to these latter, they may be explained as follows. In the early spermatids (fig. 48) we may see two Golgi elements before their complete fusion into one acroblast; sometimes, however, such a fusion may not take place, and two acroblasts may appear in one spermatid. As shown in fig. 45, near each acroblast a vesicle may be formed which probably represents an acrosome. Nevertheless, I think that this duplex structure, as seen also by Bowen (1920) in *Hemiptera*, represents mostly a single Golgi body, and this »duplicity« appears as the result of inverted blackening with silver. The »duplex« elements were usually found on the periphery of the sections, and it is possible that in these conditions the rim of the Golgi element, the so-called *externum* of the Golgi apparatus, remains clear, while the *internum* of the lens-like acroblast looks intensely black. Similar inversion of blackening was observed by Sawczyńska (1928) after osmic methods. At any rate, I wish to remark that these duplex structures are not at all signs of division of a single element, as suggested by Rappoport.

The osmicated preparations confirm the results obtained with silver methods (pl. 45, fig. 46—54). Their only difference of but a quantitative nature, was, that the *internum* of the Golgi apparatus became always slightly blackened with osmium, while in silver preparations this occurred rather rarely, on the other hand,

¹⁾ Pole of the nucleus facing the cytophore (compare fig. 34, pl. 44).

²⁾ Arnold says that »the spermatid bores its way out of the cytoplasm by means of the archosome« (p. 446), while Rappoport describes the sperm nucleus as slipping backwards out of it.

however, only a partial blackening of the dictyosome rim (*externum* of the Golgi apparatus) was more frequently observed after the osmic method than after the silver ones.

The Golgi apparatus of the male germ cells, and especially of the spermatids, may be demonstrated also by other methods, and stained, for example, in acid fuchsin (pl. 45, fig. 63—66), in Fe-hematoxylin (pl. 45, fig. 71, 73), in Regaud (pl. 45, fig. 72), in alcoholic hematein according to Hirschler (pl. 45, fig. 74) etc., and even it stains red in Prenant's triple stain in the spermatids fixed in Hollande (pl. 45, fig. 75, 76). I wish to emphasize that the so-called *externum* of the Golgi apparatus, which becomes intensely black after osmic or silver impregnation, may be stained rather deeply in the acid fuchsin (Volkonsky's method), as seen in fig. 63—66 (pl. 45) and in Fe-hematoxylin (pl. 45, fig. 71) or in alcoholic hematein. We see that in these cases the *externum* of the Golgi apparatus may be easily distinguished from the *internum*, and it appears in forms of rings or half-rings, just as after metallic impregnations.

By using Ciaccio's method, the original one or the one modified according to Froboese and Spröhnle, the Golgi elements appear faintly orange-coloured. In the spermatids where this method gives some what better results, the acroblast looks like a pale orange-coloured spot lying near the nucleus (pl. 45, fig. 77). In Kultschitzky's hematoxylin (the method of Smith-Dietrich), after a fixation in Smith-Dietrich-Parat, the Golgi bodies stain black with a bluish tint.

It is difficult to observe the dictyosomes in the living male germ cells of *Tricladidea*, but sometimes they are visible as shown in fig. 108, 110, 112 (pl. 47) and fig. 142 (pl. 49). The Golgi elements appear *intra vitam* in the same forms as in the fixed preparations, yet their *interna* are usually invisible. They stain vitally neither in neutral red nor in Janus green, however, dahlia and gentian violet stain them rather faintly after a while when the cell seems to enter a mostly lethal state.

The described observations on the Golgi apparatus in the male germ cells of *Tricladidea* confirm the above mentioned suggestions of Bloch. They state also that the structures described under different names by Retzius (1905, »Nebenkerne«), Böhmig (1906, »idiozome«), Arnold (1909, »archoplasm«), Hofsten

(1909, »sphere«), and Rappeport (1915, »mitochondrial bodies«) are nothing but Golgi apparatus.

2. Chondriome

The chondriosomes are present in the spermatogonia (pl. 45, fig. 55) and early spermatocytes (pl. 45, fig. 56) as tiny granules, in later primary spermatocytes (pl. 45, fig. 57) and in the secondary ones (pl. 45, fig. 58) they appear mostly rod-like. They are scattered almost in the whole cytoplasm but their larger accumulations may be often observed round the nucleus. The mitochondria retain their scattered distribution during the maturation divisions¹), as shown in fig. 59—61 (pl. 45). In the spermatids the mitochondria assume the form of granules, and but rarely that of short rods. They concentrate mostly in the vicinity of the nucleus, while a part of them are moving in the direction of the cytophore (pl. 45, fig. 62, 72). In the spermatids with a round condensed nucleus the chondriosomes surround the latter showing in optic sections a characteristic perinuclear wreath (pl. 45, fig. 63, 64, 73). This perinuclear accumulation of the chondriosomes may be seen also in later spermatids with more and more elongated nuclei (pl. 45, fig. 65—69, 74). On the contrary to Rappeport's statement, a large part of mitochondria (if not all?) does not pass into the ripe sperm, but remains in the abandoned mass of the cytoplasm, as may be seen in fig. 69, 70 (pl. 45) and fig. 113 (pl. 47).

The chondriosomes are visible in living cells in the same forms as in fixed preparations (see fig. 141, pl. 49, and fig. 110—112, pl. 47). They stain in Janus green (pl. 49, fig. 140, 143, 144), dahlia or gentian violet, but swell rather quickly in these vital dyes.

Bloch's observations on the mitochondria in the male germ cells of *Dendrocoelum lacteum* are in general conformable to mine. The fact, that she has described in the spermatids mostly the rod-like chondriosomes, while Rappeport and I have usually observed in this stage a granular chondriome, may be ex-

¹) In my preparations for mitochondria I have found only the second maturation divisions, but it is probable that the chondriosomes behave in the same manner during the first divisions too.

plained by the use of different technics. I wish, at any rate, to emphasize the conformity of my vital observations with the results as obtained in fixed material. Finally, I wish to remark that Rappeport has observed the granule- or rod-like mitochondria only in the early spermatocytes and in spermatids, while in the intermediary stages she has merely succeeded in demonstrating a few larger elements which she considers to be »mitochondrial bodies«, and which represent the Golgi apparatus according to the right suggestions of Bloch. This question will be discussed in short later on (see chapter V).

3. Vacuome

It is difficult to stain *intra vitam* the male germ cells of *Tricladidea* in neutral red. However, I have succeeded in demonstrating with this vital dye a few vacuoles in the spermatogonia and spermatocytes. These vacuoles which I consider to be the vacuome of these cells, are either scattered or concentrated as shown in fig. 104—107 (pl. 47). They have nothing in common with the Golgi apparatus, as I could state in those cases in which the Golgi elements were visible in living cells. In the spermatids which stain better, the vacuome is represented by a group of elements stainable with neutral red that usually lies between the acrosomal vesicle and the cytophore (pl. 47, fig. 108—112); the acroblast (Golgi apparatus) which may be sometimes observed *intra vitam*, shows a different position, as may be seen in fig. 108, 110, 112 (pl. 47).

The elements of the vacuolar system may be blackened, in certain conditions, with silver or osmium. There is no doubt that the group of impregnated granules which are seen in fig. 33 (pl. 44), fig. 39, 49—53 (pl. 45), corresponds to the vacuome as demonstrated with neutral red. In the spermatocytes, however, there is no criterion of topography with regard to the vacuome, therefore, the blackened granules depicted in fig. 9, 11, 12, 18—20, pl. 44, fig. 46, 47, pl. 45, may be taken for the vacuolar system only with a certain amount of probability. These granules are quite distinct from the Golgi bodies, and they stick to the latter only rather rarely; during the maturation divisions (pl. 44, fig. 12, 18—20) they behave in general like the Golgi apparatus.

4. Acrosome, chromatoid bodies

In the living spermatids, above the proximal pole of the nucleus and above the acroblast, a refringent ball may be easily observed (pl. 47, fig. 108—112, pl. 49, fig. 143, 144). This ball stains vitally neither in neutral red nor in Janus green, and presents no visible relations with the vacuome; it may be stained, however, with dahlia or gentian violet, but only when the nucleus also takes these dyes. This refringent body takes no part in the formation of the ripe sperm, and remains in the abandoned cytoplasmic mass (pl. 47, fig. 113).

It is rather difficult to demonstrate this body in the fixed preparations; it appears there as a light vesicle, and only in Prenant's triple stain it stains a more intense green¹⁾ (pl. 45, fig. 75, 76). In the early spermatids this vesicle usually lies above the acroblast intimately adhering to it (pl. 45, fig. 72, 73); very rarely a tiny granule seems to lie inside the vesicle (fig. 72). The relations that occur between this vesicle and the Golgi apparatus, remind us of the process of formation of acrosome in connection with acroblast, as described by Bowen (1920); therefore, I consider this vesicle to be the acrosomal vesicle (Bowen 1922 a), and the little granule inside of it (if there is any at all?) the acrosomal granule (Bowen). After a period of an intimate juxtaposition of the acroblast and acrosome (pl. 44, fig. 35, 36, pl. 45, fig. 43, 49, 51, 54), the latter, sooner or later, begins slightly to move away from the acroblast in the direction of the cytophore (pl. 45, fig. 50, 74) and, finally, remains in the cytoplasmic mass, while the sperm nucleus slips back and out of it (pl. 45, fig. 75, 76). We must not exclude, however, that the acrosomal granule may remain in the ripe sperm, as suggested by Arnold (1909), but I wish to remark that I did not observe anything like acrosome on the top of the sperm head, as it has been described by that author in *Dendrocoelum lacteum* (see his »archosome«). Also neither Ballowitz (1907, 1908), Hammerschmidt (1908) nor Rappoport (1915) observed an acrosome in the sperm of *Tricladidea*, and Böhmig (1906), like me, has seen in the cast-off cytoplasm a clear ball surely representing the acrosomal vesicle, but it has

¹⁾ In one case this vesicle(?) has stained blue after Volkonsky's method (pl. 45, fig. 65).

seemed also to him that in rare cases, at least a part of the ball may form the top of the sperm head.

In the spermatocytes and spermatids of *Dendrocoelum* Arnold has described the so-called chromatoid bodies (his »chromatin« or »chromatic bodies«) which, according to him, fragment in the spermatid into numerous granules which come to lie on the »archoplasmic vesicle«, and then fuse. It is probable, however, that these granules of Arnold are structures independent of chromatoid bodies, but representing the mitochondria that lie on the perinuclear vacuole formed in the spermatid during the condensation process of chromatin (Rappeport). I have not examined the chromatoid bodies with a special care, but I could state that they are blackened, more or less, with silver or osmium (pl. 44, fig. 28—30, 32, pl. 45, fig. 39, 42, 45, 49, 52—54), and stain blue after Volkonsky's method (pl. 45, fig. 63—66). In Fehematoxylin they stain intensely black (pl. 45, fig. 71(?), fig. 73).

IV. Oögenesis

The oöcytes of *Dendrocoelum lacteum* differ slightly from those of *Planaria gonocephala*. In the oöcytes of *Dendrocoelum*, beginning with the second period of growth, the so-called marginal granules appear (Gelei 1913), while in the female germ cells of the second triclad I examined, the yolk is formed. Both species differ also, to a certain point, with regard to the behaviour of some other cytoplasmic components during the oögenesis.

In the later oöcytes of *Dendrocoelum* and *Planaria*, observed *intra vitam*, a very delicate membrane may be seen (pl. 47, fig. 122, pl. 48, fig. 132, 135) which disappears as soon as the process of swelling begins. Fuliński (1914) has stated that one cannot demonstrate an egg membrane in *Dendrocoelum*, and has referred to similar observations made by Metchnikoff, Iijima, Hallez and Mattiesen. Gelei (1913), however, did not decide the question whether the membrane that envelops the normal oöcytes, is a well differentiated one or if it represents only a thin layer of a denser protoplasm. The Hungarian author considers the irregularities of the nuclear membrane in later oöcytes (compare fig. 132, 135, pl. 48) as an artifact, but my vital observations prove that this is not so; hence, in this case, I am in-

clined to consider the irregular membrane as a sign of an intense interchange of substances between the nucleus and the protoplasm, as a number of writers do in other cases.

1. Golgi apparatus

In the oögonia of *Dendrocoelum* the Golgi apparatus is present in the form of a few scattered elements as shown in fig. 78 (pl. 45). Besides the Golgi apparatus also a part of mitochondria are more or less blackened, as it was normal in this material when treated with Sjövall's method (compare fig. 79—81, pl. 45); the mitochondria, however, may be in general easily distinguished from the Golgi bodies. In both earlier and later oöcytes the Golgi elements retain their scattered distribution, but they are much more numerous and mostly larger than those of oögonia (pl. 45, fig. 79—81). The Golgi elements of the female germ cells are plate- or membrane-like structures, sometimes bent in different ways. Viewed on edge they look like rods. Their rim, the so-called *externum* of the Golgi apparatus, is intensely blackened either entirely or partially; their center, or *internum*, is only slightly blackened. The misshapen elements may be seen rather often.

The morphology and distribution of the Golgi elements, as seen after osmic methods in the female germ cells of *Planaria gonocephala*, recall in general the conditions described in *Dendrocoelum* (compare fig. 82—84, pl. 45, and fig. 85—88, 90—92, pl. 46); it seems, however, that the Golgi bodies are less numerous in the early oöcytes (pl. 46, fig. 85—88). Here and there a Golgi element undergoing fragmentation may be seen (compare pl. 46, fig. 86, in the upper part of the oöcyte). In late oöcytes of *Planaria*, as shown in fig. 91, 92 (pl. 46), the Golgi bodies show some tendency to concentrate near the cell periphery.

After the silver methods the Golgi elements of the female germ cells are more often misshaped than after the osmic methods. Nevertheless, when using the silver methods we may demonstrate the same scattered distribution of the Golgi bodies in both young (pl. 46, fig. 93, 94) and later oöcytes (pl. 46, fig. 96), and also, in many cases, the same structure of the Golgi elements as demonstrated with osmic methods. It must be noted that the

internum of the Golgi elements was almost always blackened with silver (pl. 46, fig. 94, 96), while in the male germ cells it seldom happened.

The methods for the detection of lipoids have given, in some cases, positive results with regard to the Golgi apparatus which stains, however, very faintly. Fig. 103 (pl. 46) shows a sector of a late oöcyte with two Golgi elements which were slightly orange-coloured with sudan III according to Ciaccio's method modified by Froboese and Spröhnle.

One cannot see, as a rule, the Golgi elements in the living oöcytes, though they may be visible in exceptional cases, as shown in the lower part of the oöcyte in fig. 119 (pl. 47). The Golgi elements stain neither in neutral red nor in Janus green; it seems that they may stain in gentian violet, but it could not be ascertained because of the swelling chondriome that made the observations very difficult.

2. Chondriome

In the oögonia the mitochondria are present as granules showing sometimes a linear arrangement (pl. 46, fig. 97, 98), rather rarely they appear as short rods. In the early oöcytes the rod-like chondriococts prevail (pl. 46, fig. 99), but in some places also granules may be found. During the growth period the mitochondria show a tendency to form one or two large accumulations near the nucleus (pl. 46, fig. 99, 101). In fig. 101 we may see a slightly later oöcyte of *Planaria* showing rod-, thread-like and granular chondriosomes, the latter appearing rather often in linear arrangement. In the corresponding stages of *Dendrocoelum* we find more rod-, and thread-like elements than in *Planaria*, in the oöcytes of which the granular mitochondria play an important rôle during vitellogenesis. In the grown-up oöcytes we see all three forms of scattered chondriosomes, with a preponderancy of granules in *Planaria* (pl. 46, fig. 102).

In the living oöcytes the chondriosomes appear mostly as rods or short threads (compare, for example, pl. 47, fig. 116, 117, etc.), though in late oöcytes of both examined species, as well as in the early oöcytes of *Planaria*, also granule-like mitochondria may be seen (see, for example, pl. 47, fig. 126, 127). The chondriosomes

stain vitally in gentian violet (pl. 49, fig. 139) as well as in Janus green (pl. 47, fig. 136—138); however, it must be noted that they swelled in Janus green very soon and appeared mostly as granules (fig. 136—138).

The results obtained by Bloch (1913) and Gelei (1913) on fixed material, are in general conformable with mine. In his later paper Gelei (1921) has depicted elliptic chondriosomes that look rod-like when viewed on edge.

3. Vacuome

In the oögonia the vacuoles stainable in neutral red form usually one group composed of two (pl. 47, fig. 114), three or more elements. In some cases a single element may lie apart (pl. 47, fig. 123) or even all the vacuoles may be scattered. In the oöcytes too, during a considerable part of their growth period, the vacuolar system appears as one compact group of elements (pl. 47, fig. 116, 118, 119, 124, 126—129, pl. 48, fig. 130, 133). There were several cases in which besides this group of vacuoles a few single elements lay separately (pl. 47, fig. 116, 126, pl. 48, fig. 134), and rather rarely several vacuome groups could be observed in the early oöcytes (pl. 47, fig. 117) or even all the vacuoles were scattered as shown in fig. 125 (pl. 47). In later oöcytes the single, as yet, group of vacuoles begins to divide (pl. 48, fig. 131), and the vacuome becomes more and more dispersed. In the late oöcytes of *Dendrocoelum*, however, the vacuolar system shows a tendency to form numerous compact groups of elements (pl. 47, fig. 120, 121), and only in the grown-up eggs the vacuoles are scattered more uniformly (pl. 47, fig. 122). It must be noted that in the late oöcytes of *Planaria* this tendency of the vacuome to form large compact groups of elements disappears rather soon (pl. 48, fig. 132) as compared with the corresponding stage in *Dendrocoelum* (see fig. 121, pl. 47).

In the fixed preparations the elements of the vacuolar system may be blackened with silver or osmium. Fig. 95 (pl. 46), for instance, shows an early oöcyte of *Dendrocoelum* with its vacuome blackened electively according to Cajal's method; the blackened vacuoles resemble remarkably those stained in neutral red. In fig. 89 (pl. 46) we see the osmicated group of vacuoles and a few

Golgi elements in the early oöcyte of *Planaria*. In later oöcytes of *Dendrocoelum* several groups of vacuome may already be seen (pl. 46, fig. 96, *w*) besides the plate-like Golgi elements, scattered mitochondria, and slightly coloured groups of marginal granules. Fig. 88 (pl. 46), finally, shows a scattered vacuome and several Golgi elements, both blackened with osmium; besides, in fig. 86, 91, 92 (pl. 46) the blackened vacuoles may be seen here and there.

4. Yolk and vitellogenesis

In the early oöcytes of *Planaria gonocephala* a few refringent spherical bodies appear which represent the yolk elements. The time of their appearance is not strictly determined, and, therefore, they may be either present or absent in the early oöcytes of the same development stage (compare fig. 126 and 127, pl. 47). During the growth of the oöcytes the yolk elements increase in size and number (pl. 48, fig. 132—134) and present a tendency to concentration (pl. 48, fig. 132, 134), though not as a rule (see fig. 137, pl. 49). The yolk spheres may fuse, as seen in fig. 133 (pl. 48) in the lower part of the oöcyte. In certain cases this process of fusing may go rather far, thus producing large irregular lumps of yolk (pl. 48, fig. 135). It often occurs, however, that the yolk spheres do not fuse, although they stick together. It seems, therefore, that the yolk spheres in this material are, according to the case, either of a rather solid state or more of a semi-liquid one.

The yolk spheres of *Planaria* stain vitally in gentian violet or in Janus green (pl. 49, fig. 136, 137). The neutral red usually does not stain the immature yolk spheres (pl. 47, fig. 124, 127—129, pl. 48, fig. 130, 133, 134) or it stains them only a faint rose (pl. 48, fig. 131, 133, 134), but if the yolk elements grow larger, they begin to stain more intensely (pl. 48, fig. 133—135). This mode of staining, however, is not a rule, as may be seen from fig. 131, 132 (pl. 48). It must be concluded, therefore, that in this case the physico-chemical nature of yolk, on which depends its property of staining in neutral red, is not always the same in the elements of equal size.

The yolk elements of *Planaria* are preserved in all fixing fluids I used, among others also in Carnoy and in Hollande.

The yolk spheres stain intensely in Fe-hematoxylin, in crystal violet (pl. 46, fig. 100—102) or eosin; when treated with Volkonsky's method the large yolk spheres lose the acid fuchsin during the differentiation process much sooner than the tiny ones. In the osmic preparations the yolk spheres appear light brown, in Smith-Dietrich they stain brown or black-brown, while sudan III after Ciaccio does not stain them at all. They do not stain any more in sudan III after Romeis when used on smears fixed in formalin. When applying this method one may prove the existence of a few tiny fat droplets in some of the oöcytes, while Gelei (1913) did not succeed in demonstrating the genuine fats in the female germ cells of *Dendrocoelum*. In conclusion, we may state that the yolk spheres of *Planaria* are of an albuminous nature, though it is probable that some quantity of lipoids may also take a part in forming the yolk material, as it might be judged from the ability of the yolk spheres of staining in Janus green¹); these lipoids, however, are either very scanty or they are so intimately related to the albuminous component that they cannot be demonstrated with the Ciaccio method I used.

When observing the early oöcytes of *Planaria* stained vitally in neutral red, I could state that there exist no direct relations between the yolk spheres and the vacuome. I have observed that very often the first yolk elements appear rather far from the vacuome group as shown in fig. 124, 127 (pl. 47), and, in a number of cases, the yolk spheres may appear at the same time in different distant territories of the cytoplasm, while the vacuome is still present in form of a single group of vacuoles (pl. 47, fig. 128, 129). In these cases the yolk does not stain at all in neutral red. The topographical relations between the yolk spheres and the vacuome, as seen in fig. 130, 132 (pl. 48), must be considered only accidental ones. As it has been mentioned above, the yolk, and especially its larger elements, attains the ability of staining in neutral red. Nevertheless, this staining reaction is not effected because of any relation with the vacuolar system, because, during the transformation process of a vacuole

¹) Janus green dissolves easily in lipoids. Compare Moellendorff 1918 b.

into a yolk granule it is the youngest yolk elements that stain in neutral red, while they lose this ability, as the process of condensation and dehydration of the vacuole contents advances (Parat and others). The ability of staining in neutral red of both vacuome and yolk, does not indicate their genetic affinity, as may be seen from fig. 131, 133, 134 (pl. 48); in these figures we cannot see any transition images between a vacuole and a yolk sphere nor anything like the »grains rhagiocrines« of the French authors (Renaut) that might prove in this material the formation of yolk from the vacuoles, and I wish to add that I have never observed any »grains rhagiocrines« in this material during the course of my observations.

In the fixed preparations, however, stained in crystal violet (Benda), one may easily observe all transition stages between a chondriosome granule and a yolk sphere (pl. 46, fig. 100—102). The same results were obtained with Volkonsky's method, but only the little yolk spheres were stained red like mitochondria, while the larger elements appeared a yellowish grey. It results from these observations that the yolk of *Planaria* is formed by a transformation process of the mitochondria; however, it is probable that a part of the material used in the vitellogenesis, is supplied by the nucleus in form of nucleolar extrusions, as described in *Planaria gonocephala* by Schleip (1907 a). Schleip's statement was corroborated by Gelei (1913) who has described the so-called chromidia in the oöcytes of *Dendrocoelum lacteum*. It seems also that the Golgi elements take a part in the yolk formation, as it might be concluded from the topographical relations between the Golgi bodies and yolk spheres, as shown in pl. 46, fig. 90, 91 d, 92 (see the large yolk sphere on the right of the oöcyte). It must be noted, however, that these contacts of the Golgi apparatus with yolk elements do not appear always at all, though observed rather often.

In the oöcytes of *Dendrocoelum* no yolk is formed, as stated by Gelei (1913) and Fuliński contrary to Mattiesen and Arnold. Stoppenbrink, however, has seen the yolk spheres in the oöcytes of *Planaria gonocephala*, and his statement supports my observations described above. It seems also that the »vacuoles« observed by Schleip in later oöcytes of the same triclad, represent the yolk spheres. Finally, Metchnikoff (quoted after

Fuliński) has described the yolk in the eggs of *Planaria polychroa*, while Fuliński considers it improbable, and Böhmig has mentioned the existence of yolk granules in the oöcytes of the marine *Tricladidea*. We see, then, that one cannot deny the existence of yolk in the eggs of *Tricladidea*, if one concludes from the observations made in one species only. During the course of my studies I have examined two species, and I could state the presence of yolk spheres in the oöcytes of *Planaria gonocephala*, as observed by Stoppenbrink, while I did not find the yolk in the oöcytes of *Dendrocoelum*, conforming to the descriptions of Gelei and Fuliński.

5. Marginal granules

It is under the name of marginal granules («Randkörnchen») that Gelei (1913) has described tiny refringent bodies which appear in groups at the beginning of the second growth period of the oöcytes (compare fig. 118, pl. 47), and then wander to the cell periphery (compare fig. 120—122, pl. 47). Their rôle is not known, but Gelei supposes that they are either excretory granules or substances, by aid of which the eggs may influence the yolk-cells in the cocoon. It seems that the substances which would play such a rôle, ought to be present also in the eggs of other *Tricladidea*, however, I did not find them in the oöcytes of *Planaria gonocephala*. The fact, that there is yolk formed in the oöcytes of *Planaria*, and no marginal granules are present, while in *Dendrocoelum* there is a lack of yolk, and the marginal granules appear, may suggest that these two inclusions are, to a certain point, vicarious ones.

I did not examine the marginal granules with a special care, nevertheless, I was able to state that they do not stain in neutral red (pl. 47, fig. 118—122), while Janus green stains them faintly. No genetic relation between the marginal granules and vacuome could be observed, and the fact, that they appear in different cell territories, while the vacuome is still forming a single compact group of elements (pl. 47, fig. 118, 119), seems to speak against the existence of such a relation. The genesis of the marginal granules is not yet known, it is probable, however, that they arise from mitochondria.

V. Discussion and conclusions

From the above described observations it results that in the germ cells of *Tricladidea* the Golgi apparatus, chondriome and vacuome may be easily distinguished. Rappeport, however, who has mostly worked with the methods for mitochondria, has described in the male germ cells of *Tricladidea*, as it has been already mentioned above, only the chondriome and the »mitochondrial bodies« as arising from it. In the spermatid, according to this author, the granular mitochondria split anew from the »mitochondrial body« which, nevertheless, does not diminish during this process. Rappeport denies Bloch's suggestions, according to which the larger bodies staining like mitochondria represent the Golgi apparatus, and, concluding from their staining reactions, as well as from their supposed genetic relations with the chondriome, she ascribes to them a mitochondrial nature. I think, however, that my present studies prove clearly that Rappeport's »mitochondrial bodies« have nothing in common with the chondriome, and are to be considered as the Golgi apparatus. During the whole process of spermatogenesis, as it has been described above, both Golgi apparatus and chondriome are present (compare also the paper of Bloch), and I did not observe any sign of splitting of the mitochondria from the Golgi apparatus, as suggested by Rappeport. The ability of the Golgi elements to stain with certain mitochondrial methods cannot be considered as sufficient for homologising of both structures, especially as one may usually find a number of methods distinguishing between them; one has, of course, to apply more numerous and more different methods than Rappeport has done. I shall return to this question of staining the dictyosomes with the mitochondrial methods later on when discussing Parat's theory of lepidosomes, for the moment, I wish only to remark that Janus green stains in *Tricladidea* only the chondriome, but does not stain at all the Golgi apparatus, while the latter may easily be electively blackened with silver or osmium. Moreover, I did not observe any facts that might prove the genetic relations between the Golgi apparatus and the chondriome, and at any rate, my observations do not allow any identification of these structures.

The Golgi apparatus, chondriome, and vacuome of the germ cells of *Tricladidea* differ with regard to their morphology, staining reactions, and, in some cases at least, in their topography in the cell. As to their morphology the Golgi elements are membrane- or plate-like bodies, the mitochondria appear as granules, threads or rods, and the elements of the vacuolar system only as granules (vacuoles). The Golgi apparatus stains vitally neither in neutral red nor in Janus green, the chondriome stains in Janus green, but does not stain in neutral red, the vacuome, at last, stains in neutral red, while usually it does not stain in Janus green. There exist, then, (as proved also by some other methods) certain physico-chemical differences between the three mentioned structures. In the preceding chapters the distribution of the Golgi apparatus, chondriome, and vacuome during the spermatogenesis and oögenesis was described in a rather detailed manner, but I wish to call attention to two cases of different topography of the structures we are discussing. Thus, in the early oöcytes the Golgi elements are scattered, while the vacuome appears usually as a single compact group of vacuoles, which perfectly proves a coexistence of the two structures. In the spermatids the Golgi apparatus (acroblast) that arose by the process of fusion of several dictyosomes, lies at the proximal pole of the nucleus, the vacuome group lies before the acroblast and the acrosomal vesicle, while the mitochondria form a perinuclear accumulation. It thus results that the Golgi apparatus, the chondriome and the vacuome represent three distinct structures, and there is no doubt that they coexist in the germ cells of *Tricladidea*, as I have already shown in the preliminary notes published in 1928--1930.

In the now following chapters I wish to discuss some problems related to the structures mentioned, together with a special reference to the vacuome theory of Parat.

1. Golgi apparatus

Several students of the Golgi apparatus have expressed the opinion that the shape of this structure is only of a secondary interest, while it is its substance that plays the chief rôle (compare the papers of Poluszyński 1911, Bowen 1926 a, Tretjakoff 1928, Glasunow 1929, etc.). This view being certainly

quite a correct one, we must, however, take into consideration morphological criteria as well, in order to distinguish the Golgi apparatus from the other cell constituents.

The membrane- or plate-like Golgi elements, as seen in the germ cells of *Tricladidea*, appear in general very often in the animal cells (Hirschler 1916, 1918 etc., Bowen 1920, 1922 b, 1924, etc., Zakolska 1920, Sokólska 1923, 1924, etc., Wasilewska 1925, Harvey 1925, Chickering 1927, Golański 1929, Chudoba 1930, Monné 1930, Weiner 1930, and many others), and the vesiculous Golgi apparatus that was so commonly observed (compare Hirschler 1927 a) may, be also brought under this type. The vital observations of the dictyosomes in the male germ cells of *Tricladidea* support the results obtained in fixed preparations, though it must be noted that the *internum* of the Golgi apparatus usually was not to be seen in the living cells. The Golgi apparatus of the oöcytes was observed *intra vitam* only in exceptional cases. These vital observations prove that we are not dealing with artifacts. The dictyosomes, as is well known, were rather often observed in the living germ cells of both vertebrates and invertebrates (Avel 1925 a, Karpova 1925, Rau, Brambell and Gatenby 1925, Wasilewska 1925, Sokolow 1926, 1929, Voinov 1927, Hirschler 1927 b, 1928 a, Grabowska 1927, 1929, Monné 1927, 1930, Sokólska 1928 b, Steopoe 1928, Golański 1929, Hirschler and Hirschlerowa 1930, Hirschlerowa 1930, and many others), and they were seen *intra vitam* also in the oöcytes (Gatenby and Nath 1926, Hirschlerowa 1928, Nath 1929, 1930, Weiner 1930, Bhandari and Nath 1930, etc.) and body cells of the invertebrates (Hirschler and Hirschlerowa 1928, Krjukowa 1929, Monné 1930). Finally, the observations of Bergen 1904, Zawarzin 1909, Champy 1926, Champy and Morita 1928, and Alexenko 1930 seem to show that the net-like Golgi apparatus, too, may be detected *intra vitam*, at least in some cases.

It must be noted that the so-called *internum* and *externum* of the Golgi apparatus ¹⁾ (Hirschler 1927 a) called by Hirsch-

¹⁾ These two substances were distinguished by Gatenby (1917, 1919) and Bowen (1920) as the chromophilic and chromophobic part, while the

ler in 1918 as »Apparathülle« and »Apparatinhalt«, were always clearly visible in the Golgi elements of *Tricladidea*. I wish to emphasize this fact, for Weiner (1930), similarly to Nassonowa (1927), Morelle (1927) and others, does not accept the existence of the two substances. Weiner considers the intensely blackened rim of the Golgi element to be the result of an optic section (compare also Nassonowa), and claims that the *internum* of the Golgi apparatus is to be seen neither *intra vitam* nor in the Golgi apparatus of some fixed material. Nevertheless, neither these nor other objections of Weiner are sufficiently strong to overthrow Hirschler's view. I was able to state in my material that the intensely blackened rim of the Golgi element actually represents a different substance from the center, and stains deeply red in acid fuchsin according to Volkonsky's method, while the center stains very slightly and in another tint. Similar results were obtained with Fe-hematoxylin, or alcoholic hematein used according to Hirschler. Also Voinov (1925, 1927) and Parat (1928, »lepidosomes« in *Helix*) have intensely stained the *externum* of Golgi apparatus in acid fuchsin, and all these results prove that the *externum* differs from the *internum* with regard to its physico-chemical properties, and that the differences of blackening of the two substances cannot be always explained by an optical delusion. We must also emphasize that such a delusion may be possible only by vesiculous or hemispheric bodies, but that it is not possible in the case of plate-like Golgi elements as found, for example, in the spermatids of *Tricladidea*. Moreover, contrary to Weiner's statement, the *externum* as well as the *internum* of the Golgi apparatus may be visible *intra vitam* in some material (Hirschler 1928 a, *Palomena*, Hirschler and Hirschlerowa 1930), and in spite of the fact that the two substances do not appear always in fixed preparations, their existence cannot be denied, as it has been emphasized by Bowen (1926 b). The presence of the *externum* and *internum* was also clearly demonstrated by Sawczyńska (1928) who succeeded in staining intensely either exclusively the *inter-*

latter was also called either idiosomic substance (compare Bowen 1922 c, 1926 b, etc.) or archoplasm. Jacobs (1927) does not homologise the idiosomic substance with Hirschler's *internum*, and says that probably different substances were called »Apparathülle«.

num or the *externum* of the Golgi apparatus. The two substances were also demonstrated by Bowen (1920, 1922 b, 1924, etc.), Hyman (1923), Sokólska (1923, 1924, etc.), Wasilewska (1925), Sokolow (1926, 1929), Kopsch (1926), Chickering (1927), Tuzet (1927—1930), Grabowska (1927—1930), Hirschler (1929 a, etc.), Hirschler and Hirschlerowa (1928), Hirschlerowa (1928, 1930), Golański (1929), Nath (1929, 1930), Bhandari and Nath (1930), Monné (1930), Ostrouch (1930), and many others, and they are to be found in the *Protozoa* too (compare Hirschler 1924 b, 1927 a).

A characteristic feature of the Golgi apparatus in *Tricladidea*, during a long period of spermatogenesis and during the oögenesis, is its scattered distribution which may be compared, with the conditions as found in *Ascaris* (Hirschler 1913), showing thus no relation with the central bodies. In the majority of the observed cases, however, during the spermatogenesis (compare, for example, the papers of Bowen 1920, 1922 b, Gatenby 1922, Sokolow 1926, 1929), as well as during the oögenesis (Sjövall 1906, Weigl 1912, Hirschler 1916, Zakolska 1920, Weiner 1925 a, b, 1930, Gatenby and Nath 1926, and many others) the Golgi elements are concentrated, at least in some stages. In the *Tricladidea* it is only in the spermatids that a regular concentration process of the Golgi apparatus occurs which leads to a formation of a single acroblast, as it is usual in many other cases.

The Golgi elements of *Tricladidea* grow in size during both spermatogenesis and oögenesis (compare Hirschler 1913, Bowen 1920, Sokolow, Mc. A. Kater, etc.), and they multiply by a fragmentation process, as described by Bowen (1920), Sokolow, Steopoe (1926) and others. The Golgi elements undergoing fragmentation, may be observed in both resting and dividing cells, it seems, therefore, that the fragmentation process of the Golgi elements is, in this material, independent of the mitosis. During the latter (in the dividing spermatocytes) the dictyosomes show a general tendency of accumulating in the equatorial plane of the metaphase, as described by Chudoba (1930) in *Dytiscus*. Finally, it must be noted that no facts were observed that would prove either a *de novo* origin of the Golgi apparatus (compare Harvey 1925, Hirschler 1929 a—c, and

others) or any genetic relations between the nucleus and the Golgi bodies, as suggested by Saguchi and Hirschler (1929 a - c).

When treating my material with either Ciaccio's method or Smith-Dietrich's, I could state, as has been mentioned above, that the Golgi elements show in certain cases a positive reaction. Parat and Bergeot (1925), however, have categorically denied the presence of any lipoidal material in the Golgi substance. According to Parat (1928) the lipoids are characteristic only for chondriome and, moreover, they surround, in a diffused state, the vacuoles lying in the Golgi region. It must be remembered that the lepidosomes of Parat reckoned by him among the chondriome, are considered to be Golgi elements by a majority of authors; therefore, the existence of lipoids in these structures, as stated by Parat and his coworkers (Parat and Painlevé 1926, Parat and Gambier 1926, Parat 1928), together with the results obtained by Ciaccio (1910, 1927, 1928), Karpova (1925), Weiner (1926, 1928, 1930) and Ostrouch (1930), strongly support the ancient views about the lipoidal nature of a part, at least, of the Golgi material (compare Weiner 1930). It must be also noted that the Golgi element in the spermatids of *Tricladidea* stains entirely in a characteristic manner; this might prove that in this case the lipoids are distributed in both *internum* and *externum* of the Golgi apparatus, and not only in the latter, as has been accepted by Hirschler (compare, for example, his paper published in 1925) and other writers. Of course, this question requires to be thoroughly examined, while in the present work I could study it in only a fragmentary way.

Finally, I wish to say that my observations do not support the view of Voinov (1928) according to which the Golgi apparatus and the dictyosomes (called by him »ergastoblasts«) represent two distinct cell constituents.

2. Acrosome

The acrosome of the examined *Tricladidea* appears in an intimate connection with the Golgi apparatus, as described by Bowen in *Hemiptera* (1920) and other animal groups. The acrosomal vesicle, as mentioned above, does not pass into the ripe spermato-

zoon, though we must not exclude that the acrosomal granule (if there is any?) may take a part in the formation of the sperm. It must be remembered that in marsupials one has described a casting off of the acrosome (Fürst 1887, Korff 1902, *pro parte* Duesberg 1920) although in this case too, the question has not been definitely decided (compare Binder 1927). I wish to emphasize that *Turbellaria* in general are not a good material for the study of acrosome, and in one and the same species some writers describe this structure, while others deny its existence (compare, for example, the papers of Weygandt 1907 and Böhmg 1908).

Parat and Gambier (1926) and Parat (1928) have claimed that the acrosome is formed from the vacuome like a secretory granule. Sokólska (1928 a) seems to accept this view, and Hirschler and Monné (1928 a) have described the acrosome in the idiosome, the content of which they have identified with the vacuome and the *internum* of the Golgi apparatus; nevertheless, their comparative studies on the spermatogenesis of several mammals (Hirschler and Monné 1928 b), as well as the investigations of Hirschler (1927 b, c, 1928 a), Gatenby (1929), Hirschler and Hirschlerowa (1930) do not confirm the above mentioned thesis of Parat. In *Tricladidea* examined by me, the vacuolar system does not take any part in the acrosome formation, neither alone nor coacting with any other cell constituents¹). The acrosome in *Tricladidea* does not stain in neutral red like that of *Macrothylacia* (Hirschler 1927 b) and *Tenebrio* (Hirschler 1928 a), though even the fact that it may stain in this vital dye, as has been shown in numerous cases (Hirschler 1928 a, Hirschler and Monné 1928 b, Steopoe 1928, Hirschler and Hirschlerowa 1930, Monné 1930, Tuzet 1930), does not prove its origin from the vacuome, because the neutral red is not specific for the vacuolar system. In connection with these considerations it must be stated that the acrosome formation from the vacuome has not yet been proved, and, at any rate, such a mode of the acrosome formation is not to be accepted for certain animal groups, such as *Tricladidea* examined by me.

¹) Compare Voinov (1927) and Steopoe (1928).

3. Chondriome

The mitochondria appear in the spermatogenesis and oögenesis of *Tricladidea* in the form of granules, rods or threads, as it has been described above. This plastic nature of the chondriome is a well known fact (compare the papers of Hyman 1923, Voinov 1925, Chickering 1927, etc.), though one must be very cautious in interpreting it because of the high susceptibility of the chondriosomes to the changes of the environing medium. When staining the living oöcytes I could state that the chondriosomes swelled sooner in Janus green than in gentian violet, as Parat and Painlevé (1924 a) have seen in the cells of the salivary glands in *Chironomus* larvae stained in Janus green and dahlia respectively; it is possible that the differences in pH of the dyes used might be responsible for these facts (compare Rumjantzew 1927). In the fresh unstained cells of *Tricladidea* one may observe both the rod- and the granule-like chondriosomes, and their shapes are in general conformable to those in fixed preparations, therefore, I consider both of them as normal with exclusion, of course, of all granular forms caused by a process of swelling either *in vivo* or in fixed preparations.

I wish to remark that most of the chondriosomes (if not all?) remain in the cytoplasmic mass and do not pass into the ripe sperm as Rappeport has suggested. Montgomery (1912) has described such a complete discharge of the chondriome from the spermatozoa of *Peripatus*, but Gatenby (1925) considers it as doubtful. Finally, it must be noted that I have not observed any facts that might prove either a nuclear origin of the chondriome (compare the papers of Gatenby 1920 b, Dehorne 1923, Dehorne and Hosselet 1928, Hosselet 1930 a-c, and many others), or its origin *de novo* as suggested by Nath (1924), Morelle (1925) and others.

4. Vitellogenesis

The process of yolk formation belongs to the most complicated problems of cytology. A number of authors have stated that the yolk elements are formed by a direct transformation of the mitochondria (Loyez 1909, Fauré-Fremiet¹⁾, Russo 1910,

¹⁾ Quoted after Hirschler (1916).

Hirschler 1913, 1916, Gajewska 1917, 1919, Nusbaum-Hilarowicz 1917, Zakolska 1920, and others), while others have accepted only their indirect rôle during the process of vitellogenesis (Bluntschli 1904, Van der Stricht¹⁾, Lams 1907, Konopacki 1927, and others. On the contrary Levi (1912) and Parat (1928) oppose the view according to which the chondriome takes a part in vitellogenesis. The Golgi apparatus may also play a rôle in the process of yolk formation, as described by Hirschler (1916), Gatenby (1919), Ludford (1921), Wheeler (1924), Weiner (1925 b), Steopoe (1926), and others, while during the last years Parat (1927, 1928), Marguerite Parat (1927), Hibbard (1927, 1928), Hibbard and Parat (1927, 1928), Steopoe (1929) and some others have claimed that the yolk elements are formed in the vacuoles (which they identify with the Golgi elements) by a dehydration and condensation process of their content. Finally, several writers have expressed the opinion that the yolk is formed either in connection with the nuclear extrusions or from them (Gatenby 1922, Dehorne 1923, Nath 1924, 1925, Bhandari and Nath 1930, and others), or that it appears directly in the protoplasm without visible coaction of any cytoplasmic structure (Gatenby 1920 a, Harvey 1925²⁾, Nath 1928). Undoubtedly the process of yolk formation is surely much more uniform, as claimed by Bowen (1926 a) and Parat (1928), than it might be supposed from this short review, nevertheless, one has also to take into consideration the heterogeneity of substances defined as yolk (compare Wilson 1925), which probably is the result of a heterogeneous origin of the deutoplasm too (see Hirschler 1916).

In connection with the papers of Parat, Hibbard and others I have examined with special care the relations of the vacuome to the yolk elements, and I could state that the vacuolar system plays no visible rôle in the formation of yolk in *Planaria*. While examining the fixed preparations I have easily found many transition stages between a chondriome granule and a yolk sphere, and I could notice, contrary to the observations of Parat (1928)

¹⁾ Quoted after Hirschler (1916).

²⁾ Weiner (1930) claims that the yolk elements described by Harvey, represent the fat droplets, while Nath (1930) considers them to be »Golgi vesicles« not properly impregnated by osmium.

and Steopoe (1929), that the small yolk spheres stain as deeply in acid fuchsin (Volkonsky's method) as the mitochondria, while the larger yolk elements appear yellowish. Moreover, Janus green stains both mitochondria and yolk. All these observations, I think, prove the arising of the yolk in *Planaria* by a transformation process of the chondriome.

It must be also remembered that the small yolk spheres of *Planaria* usually do not stain *intra vitam* in neutral red, while the large spheres stain more or less deeply, which gives evidence against the vitellogenesis from the vacuome. Similar observations have also been made by Hirschler (1913) in *Ascaris*, the yolk of which is formed from the mitochondria, as well as by Parat and Bhattacharya (1926) who have confirmed Hirschler's statement regarding the mitochondrial origin of the yolk in *Ciona*. Recently Tachoire (1930) has examined the same material, and says that the chondriome and vacuome take a part independently and simultaneously in the process of yolk formation. It must be noted, moreover, that the yolk of certain animals does not stain at all in neutral red (for instance, the albuminous yolk in *Scolopendra* after Nath and Husain 1928), thus contradicting the view of Parat, although it is not to be excluded that in certain animal groups the yolk may be formed in the vacuolar system. Finally, I wish to remark that Bloch (1913) has described a transformation of the chondriosomes into the yolk spheres in the *vitellaria*¹⁾ of *Dendrocoelum*, thus supporting my results as obtained in the eggs of *Planaria*.

As it has been mentioned above, it seems probable that some nuclear substances may be used up in the vitellogenesis of *Planaria*, especially the nucleolar extrusions described by Schleip (1907 a) in the oöcytes of *Planaria gonocéphala*. On the other hand, the intimate relations which occur in several cases between the Golgi elements and the yolk spheres (compare chapter IV, 4), might also be taken as a sign of a participation of the Golgi apparatus in the process of vitellogenesis, if we judge by the above-mentioned investigations which prove that the Golgi apparatus takes a part in yolk formation, as well as by a number

¹⁾ The cells of *vitellaria* are commonly considered as being germ cells differentiated in some other way.

of papers dealing with its rôle in secretory processes. These suppositions according to which the Golgi apparatus takes a part in the vitellogenesis in *Planaria* besides the chondriome that is chiefly engaged in this process, are supported, to a certain point, by the observations of several authors made on other material (compare the papers of Hirschler 1916, Gatenby and Woodger 1920, Harvey 1927, Gardiner 1927, McA. Kater 1929, and others). They are supported, too, by a coaction of different cell constituents in the formation of secretory products, as has been suggested by Morelle (1925), Ludford (1925), Rogosina (1928), Ostrouch (1930), and others, for vitellogenesis is to be regarded as nothing but some special kind of secretion. In conclusion, I entirely agree with Ludford (1925) who says that »undoubtedly, as in oögenesis, so in secretion, each of the cell organs contributes its part« (p. 369).

5. Vacuome and hypothesis of Parat

When examining different animal cells stained in neutral red, several authors such as Chlopin (1923—1927, quoted after Chlopin 1927) and Parat with his coworkers (Bergeot, Bourdin, Gambier, Godin, Painlevé 1924—1928) have observed the existence of an intimate relation between the Golgi apparatus and the neutral red vacuoles, a relation which had not escaped the previous writers, either (compare, for example, the paper of Zawarzin). Parat and his coworkers following the conclusions of Guillermond and Mangenot (1922), consider the neutral red vacuoles as being a preexisting vacuolar system (»vacuome«) which is the homologue of that of the plant cells, as well as of the Golgi apparatus obtained in fixed preparations. Many structures described as Golgi apparatus, represent after Parat either the impregnated chondriome or mere artifacts. In conclusion to his studies Parat has stated that in each animal cell, just as in the plant cells (Guillermond), there exist only two categories of cell constituents, i. e., the chondriome and the vacuome. Independently of Parat, Corti (1924) has claimed that the Golgi apparatus appears in the form of vacuolar spaces which he called »lacunoma«. Subsequently, several authors have accepted the view of Parat (e. g. Zweibaum and Elkner 1926—1930, Marguerite

Parat 1927, 1928, Hibbard 1927, 1928, Covell and Scott 1928, Feyel 1928, 1929, Dornesco 1928—1930, Steopoe 1929, Volkonsky 1929, Dornesco and Valverde 1930, Granel 1930, Hosselet 1930 b, etc.), although numerous observations have not proved it (compare the papers of Avel 1925, Karpova 1925, Hirschler 1927 b, c, 1928 a, b, Monné 1927, 1930, Voinov 1927, Chlopin 1927, Tuzet 1927—1930, Grabowska 1927—1930, Hirschler and Hirschlerowa 1928, 1930, Hirschler and Monné 1928, Hirschlerowa 1928, 1930, Sembrat 1928—1930, Sokólska 1928—1930, Sawczyńska 1928, Champy and Morita 1928, Rumjantzew 1928, Poluszyński 1928, 1929, Golański 1929, Gatenby 1929, Mukerji 1929, Weiner 1930, Janowski 1930, Chudoba 1930, Alexenko 1930, Nath 1930, and others). Also Nassonov (1926) Bowen (1927), Morelle (1927), Jacobs (1927), Hertwig (1928), Gatenby (1930) and others have not accepted the homology of the Golgi apparatus with the structures stained in neutral red.

As mentioned above, Parat accepts the preexistence of the vacuoles stainable in neutral red (compare Moellendorff 1918). It must, however, be noted that according to the observations of numerous writers (Avel 1925 a, Chlopin 1927, Feyel 1928, 1929 b, Krjukowa 1929, Weiner 1930, Nassonov 1930) the neutral red vacuoles or granules may appear *de novo* in the cytoplasm, which was already presupposed by Moellendorff (1918 b). Krjukowa, and Weiner consider that the intimate relations which exist between the newly formed neutral red vacuoles and the Golgi apparatus, depend upon the secretory function of the latter. Jasswoin (1925), Nassonov (1926) and Glasunow (1928) have come to the same conclusion, judging by the distribution of trypan blue granules in different animal cells. In his last paper, however, Glasunow (1929) has expressed the opinion that probably the Golgi apparatus does not play an active rôle in the storing process of the trypan blue in the connective tissue cells.

It is a matter of course that many of the preexistent vacuoles or granules can stain in neutral red, however, they are mostly structures of a metaplastic nature (Moellendorff 1918 a, Chlopin 1927, Gatenby 1929, Mukerji 1929 b, etc.); there-

fore, Chlopin, and Hertwig have expressed the right view that neutral red does not stain any special cell organ, as accepted by Parat, especially as neutral red is not a specific stain, as it may be concluded from the papers of Moellendorff and Chlopin, and as Avel (1925 a), Covell and Scott (1928), Poluszyński (1928); Grabowska (1929), Tuzet (1929), Monné (1930) and others have claimed. In connection with this unspecific quality of neutral red it may be remembered that the acrosome or yolk spheres stain in this dye in certain animals, while they do not stain in others, which depends, in the first place, on the chemical, or physico-chemical nature respectively, of the given structures (Moellendorff, Chlopin). The differences in the staining ability with neutral red of the yolk spheres of different size, as described above in the oöcytes of *Planaria* may also be explained by a change of physico-chemical properties of the growing yolk sphere. One cannot, therefore, define the category of any cell constituents concluding only from their ability of staining in vital dyes (Tuzet 1929).

It results, then, from these considerations that neutral red may either evoke, in the protoplasm, the formation of non-preexisting structures, or stain preexisting cell constituents of different nature, or that it may stain them both (compare Weiner 1930). Moreover, if we consider the fact that in certain cases the granules described as vacuome, do not stain vitally at all in neutral red (Golański 1929), we shall meet some difficulty in determining what kind of structures have to be considered as the vacuome. Although Hertwig has proposed to erase from the cell nomenclature the term »vacuome« as a quite needless one, nevertheless, I am using it in the present paper in order to define the sum of the preexistent granules (vacuoles) which stain vitally in neutral red in the germ cells of *Tricladidea*, with exclusion, of course, of the yolk spheres. I wish to emphasize, in this way, that these vacuoles probably represent a homologue of a part, at least, of vacuolar systems described in the germ cells of other animals, though, in the present state of the question, the homologising of the diverse structures described as vacuome in different animal cells, is not yet justified enough.

As to the vacuoles stainable in neutral red, which I have defined as the vacuome of the germ cells of *Tricladidea*, they

represent in their majority the preexisting structures, as it may be concluded from their ability of blackening with silver or osmium in fixed preparations. The vacuome coexists in the germ cells of *Tricladidea* with the Golgi apparatus and chondriome, as has been described above, and differs from these structures with regard to their morphology, certain staining reactions, and, in some stages, with regard to their distribution in the cell. Hence, in this case the vacuome cannot be homologised with the Golgi apparatus according to the hypothesis of Parat, as it has been proved before in other cases by Hirschler (1927 b, c, 1928 a, b), Monné (1927, 1930), Hirschlerowa (1928, 1930) and many others.

The topographical relations of the Golgi apparatus with the vacuoles or granules stainable in neutral red, vary on a large scale, as it results from a number of investigations made by different authors. In the cells in which the Golgi apparatus appears in the form of a single element (the acroblast in the spermatids of *Tricladidea*, for instance) or in form of a complex of elements forming a whole (such as the idiosome in the germ cells of certain molluscs) we may distinguish the following three types: 1) either the structures stainable in neutral red lie inside of the idiosome, 2) or they lie both inside and outside of it, 3) or, finally, they lie all outside the idiosome, or apart from the acroblast. In type 1 either the whole idiosome content stains uniformly red (for instance, spermatozoa of *Astacus*, Grabowska¹⁾ 1927, 1929), or in the idiosome several neutral red

¹⁾ Grabowska considers the *internum* of the Golgi apparatus as corresponding to the vacuome, and Monné (1927) as well as Hirschler and Monné (1928 a) have come to the same conclusion. However, in examining the same material as in 1927 (spermatocytes of molluscs), Monné (1930) has recently distinguished the Golgi apparatus and the vacuome as two quite distinct cell constituents. I wish to note in this place the possibility that the idiosome content which stains in neutral red, as described by Grabowska, Hirschler and Monné (1928 a) and others, may not correspond to the vacuome substance as found, for example, in the spermatids of *Tricladidea*. Such a possibility might be taken into consideration because of the unspecific quality of the neutral red, and especially because Hirschler and Monné (1928 b), as well as Gatenby (1929), have demonstrated in the male germ cells of some mammals the existence of neutral red granules lying apart from the idiosome staining red, and which are considered by Gatenby as the vacuolar system.

granules may be distinguished (for instance, spermatocytes of *Helix*, Monné¹) 1927, 1930, Gatenby 1929). Type 2 is represented by the spermatocytes of *Cerithium* (Monné 1927, 1930); here the staining stages are the same as observed in *Helix* [see foot-note (2)]. In type 3 the elements of the vacuome are either scattered in the whole cytoplasm (e. g. in certain connective-tissue cells in *Helix*, Monné 1930) or they appear in the form of a more or less localised group of vacuoles, as I have described above in the spermatids of *Tricladidea* (compare also the papers of Hirschler 1926 c, 1928 a, Steopoe 1928, Volkonsky²) 1929, and others). In the cells with the Golgi elements scattered almost all over in the cytoplasm, the vacuome is present 1) either in a scattered condition like the Golgi apparatus, 2) or it appears in form of one (or more) group of vacuoles. In the first case the vacuoles, or at least part of them, may either stick to the dictyosomes, as has been described, for example, by Hirschler and Hirschlerowa (1928), Hirschlerowa (1928), and Monné (1930), or they may lie apart (compare Sawczyńska 1928). The second case is represented in most of the insect spermatocytes (Hirschler 1927 b, 1928 b, Steopoe 1928, Poluszyński 1929, Gatenby 1929, Hirschler and Hirschlerowa 1930, Hirschlerowa 1930, Chudoba 1930), and was observed by the writer in the early oöcytes of *Tricladidea*. If the dictyosomes are localised in a certain cell territory, the vacuome may appear either in the same region (compare, for example, the intestinal epithelium in some ascidians, Sokólska 1930 b),

¹) It must be noted that in this case, too, the idiosome content stains uniformly rose at the beginning of the staining process (compare also, for example, the papers of Avel 1925 a, and Hirschler 1928 a), and soon afterwards there appear several red granules, while the background loses the stain. Monné (1927), like Hirschler (1928 a), considers the appearance of these red granules to be a result of an artificial alteration due to an unmasking process. In his recent paper, however, Monné (1930) says that he has succeeded in staining these granules with alcoholic hematein proving thus their preexistence.

²) Volkonsky has called »corps apical« the Golgi element in the choanocytes of sponges, described by Hirschler in 1914, and he compares it with the parabasal apparatus in flagellates; it is well known, however, that Duboscq and Grassé have defined this body as the Golgi apparatus.

and in some cases its elements may adhere to the dictyosomes (e. g. the spermatids in *Triton*, Hirschler 1928 a), or the vacuolar system lies apart from the Golgi apparatus as observed, for example, in the rectum of *Molgula oculata* (Sokólska 1930 b). Finally, as to the net-like Golgi apparatus described mainly in the vertebrate cells, two different opinions were expressed (with exclusion of Parat's hypothesis) regarding its relation to the vacuome. According to Hirschler (1927 a) the neutral red granules (vacuome) represent the *interna* of the Golgi apparatus, while the vesiculous *externa* are blackened in osmic acid, their whole forming a net-like structure. A similar opinion was expressed by Alexenko (1929) and Gatenby (1930), though in his recent paper Alexenko (1930) refers with a certain reserve to this view, being doubtful of the preexistence of the neutral red granules. Avel (1925 a), on the other hand, has stated the independence of the Golgi apparatus from the inclusions staining in neutral red which lie in his vicinity. Discussing the papers of Parat and Painlevé, Nassonov (1926) has expressed the same opinion. Finally, Janowski (1930) has stated in the intestinal epithelium of *Ascaris* an independence and co-existence of the vacuome and the Golgi apparatus which resembles certain of the net-like apparatus in vertebrates.

The above quoted facts regarding the topography in the resting cell of the Golgi apparatus and the vacuome, do not comprise all known variations, but I do not mention the mediate types, for they add nothing new to the question spoken about.

In the metaphase four types of the distribution of the two discussed structures have been described. In the first type the vacuoles lie in the equatorial plane of the spindle, while the dictyosomes take a parapolar position (Hirschler 1928 b, Gatenby 1929, Hirschler and Hirschlerowa 1930, Hirschlerowa 1930). In the second type the vacuome lies in the metaphase on the poles of the spindle, and the Golgi elements mainly show the parapolar position (Poluszyński 1929). Finally, the distribution of the two structures may be, more or less, the same, and they may lie both either in the equatorial plane (Chudoba 1930) or near the poles of the spindle (Sokólska 1928 a, b).

From this short and rather incomplete review one may see that the Golgi apparatus and the inclusions which stain vitally

in neutral red, may show either a similar topography or a different one in both resting and dividing animal cells. Taking no notice whether these inclusions staining in neutral red either correspond, in all quoted cases, to the preexistent structures, or not, respectively, if they may all be defined with the common term »vacuome«, we may state, at any rate, that these structures cannot be identified with the Golgi apparatus as claimed by Parat's hypothesis. It must be finally remembered that one has also demonstrated the existence of structures distinct from the vacuolar system, and probably corresponding to the Golgi apparatus, in the plant cells (Bowen, »osmiophilic platelets«, 1928; Patten, Scott and Gatenby 1928 quoted after Nath 1930) which have first given the basis for homologising of the vacuome with the Golgi apparatus. Guillermond (1930) considers that the osmiophilic platelets of Bowen represent the swollen chondriosomes, however, his opinion is contradicted by the fact, that they may be demonstrated in the same cell simultaneously with the plastidome and pseudochondriome (Bowen).

Studying the male germ cells, Parat (Parat and Painlevé 1926, Parat and Gambier 1926) was also able to observe the Golgi apparatus *intra vitam*, and to state its not staining in neutral red, as it is distinct from the vacuoles; but, since the dictyosomes may be stained with the methods for mitochondria, and especially since Parat has stained them with Janus green, he has concluded that in the male germ cells, as well as in all other animal cells, only two fundamental cell constituents are present, viz.: the chondriome and the vacuome. The chondriome, however, appears in the male germ cells in two categories; one of them being slightly hypertrophic, has been defined by Parat (1926 b) as »lepidosomes«¹⁾, and corresponds to the Golgi apparatus of other authors. In his further studies Parat (1928) has proved the existence of a special chondriome in the oöcytes as well as in the body cells. According to the French author the vacuome is generally localised in the so-called »Golgi zone« which is characterized by the presence of diffuse lipoids; in the »Golgi zone« there lies also the so-called »active

¹⁾ Called also »lepitchondriosomes« or »false dictyosomes«, while after Parat the »true dictyosomes« correspond to the vacuoles stainable in neutral red.

chondriome«, the elements of which show a tendency to hypertrophy, and may change their shape (lepidosomes) and their physical properties, while in the rest of the cytoplasm the »ordinary chondriome« is present.

It must be noted, however, that the property of the lepidosomes to stain with the mitochondrial or microchemical methods (reactions for lipoids) in the same way as the chondriome, is not sufficient, as yet, for identifying of the two structures. Concluding from these staining reactions one might only admit a similar chemical nature of the two cell constituents, but, as it has been emphasized by Weiner (1930), this long-known fact did not prevent students from considering the dictyosomes and the chondriome to be two quite different structures. It must be emphasized that although, in certain cases, we may demonstrate with the same method both the Golgi apparatus and the chondriome, there exist, on the other hand, a number of methods which when applied show electively one of these structures only, and but when modified may stain also another one. Thus for instance, the dictyosomes in the male germ cells stain easily with the mitochondrial methods, but in a number of cases it is impossible to demonstrate the Golgi apparatus when using this procedure. Moreover, although the dictyosomes may stain in Janus green, as described by Parat (Monné denies it, Karpova (1925), Tuzet (1929, 1930) and others, in the majority of cases they do not stain vitally in this dye, as I could affirm in the cells of *Tricladidea*, and as has been observed by Hirschler (1927 b, c, 1928 a, b), Monné (1927, 1930), Voinov (1927), Tuzet (1927), Hirschler and Hirschlerowa (1928, 1930), Hirschler and Monné (1928 b), Sokólska (1928 b), Nath and Husain (1928), Krjukowa (1929), Volkonsky (1929 b, »corps apical«), Hirschlerowa (1930), Weiner (1930), and others. These facts prove that the Golgi apparatus and the chondriome represent two different cell constituents, and the differences are the stronger when we consider the morphology of both structures. Although Parat (1928) claims that there exist all transition stages between the lepidosomes and the ordinary chondriosomes (see also Kolatchev), and although Gambier describes the differentiation process of the latter as giving rise to the lepidosomes, these views were not corroborated

by the majority of authors, even of those who have worked on the same or related material, as emphasized by Weiner.

As a matter of course, one must not exclude the possibility of certain genetic relations between the Golgi apparatus and the chondriome. However, even if such relations could be demonstrated, it does not seem appropriate to substitute the terms »lepidosomes« or »active chondriome« for the term »Golgi apparatus« that subsists in the cytological literature for over thirty years, as has been emphasized by Professor Hirschler during the discussion in the Thirteenth Congress of Polish Physicians and Naturalist (Wilno 1929), as well as by Gatenby (1930) and Monné (1930).

If we conclude from the results of this present study, as well as from the quoted data of other writers, we are obliged to affirm the coexistence in animal cells of Golgi apparatus, chondriome and inclusions which stain vitally in neutral red (*pro parte vacuome*). The lepidosomes, however, and a part at least of the active chondriome of Parat, are to be considered as Golgi apparatus. As to the diffuse lipoids that appear in the Golgi zone according to Parat, the question cannot be, as yet, considered to be proved, because of the possibility that the diffuse lipoids may represent the partially altered lipoids of the Golgi apparatus (Weiner 1930).

Although the hypothesis of Parat cannot be upheld, we have to emphasize, with the majority of writers, the merits of the French author whose vital studies influenced a number of animal cytologists.

As to the vacuome, I wish to add that certain investigators have supposed the existence of genetic relations between the Golgi apparatus and the vacuolar system (e. g. Hirschler 1928 b), which might explain, in certain cases, the same topography of both structures (see the paper of Hirschler 1929 b). In connection with these presuppositions an observation made by Hirschlerowa (1930) is worth noting; this author has stated that in the early spermatogonia of *Phryganea grandis* the vacuoles adhere to the Golgi elements, while in the later cell generations the distribution of these two cell constituents is quite a different one. Finally, I wish to remark that Gatenby (1929) does not believe the vacuome to represent »a third cytoplasmic inclusion«, but says that »the vacuolar system is produced by the Golgi apparatus and

is of a lower status than the latter« (p. 318). On the other hand, however, the behaviour of the vacuome during mitosis, as described by Hirschler (1927 b, 1928 b), Poluszyński (1929) and others, differs from that of the metaplastic structures usually observed. It is a matter of course that one cannot discuss this question largely, until the homologising of the structures defined as vacuome, has been proved more certainly. At any rate, one has to take into consideration the metaplastic nature of the inclusions staining in neutral red, as well as the view of certain writers (Morelle 1927, Hertwig 1928, Gatenby 1929, 1930) according to which the vacuome might be considered as the product of the Golgi apparatus.

Since we cannot, as yet, consider the question of the vacuome in animal cells as being solved, as Guillermond (1930) does for the plant cells, it is also impossible to get a synthetic view about the rôle of the vacuome, the investigation of which is in a beginning stage, and which certainly is a very important one, as it seems to result from the studies of Parat and other writers. The more we cannot, in the present state of the question, homologise both vacuolar systems of animal and plant cells, until the morphological studies, and above all, the physico-chemical investigations of the cell will enable a more thorough analysis of these structures.

VI. Summary

The male and female germ cells of *Dendrocoelum lacteum* and *Planaria gonocephala* have been examined both vitally and in fixed preparations.

In the oögenesis, as well as during nearly the whole period of spermatogenesis the Golgi apparatus appears in the form of scattered elements which are plate- or membrane-like. In the spermatids the dictyosomes fuse forming a single acroblast. In the Golgi element it is easy to distinguish the two forming substances, i. e. the so-called *externum* and *internum* of the Golgi apparatus. In the male germ cells, in certain cases, the Golgi elements may be seen *intra vitam*; they stain, like those in the oöcytes, neither in neutral red nor in Janus green.

The Golgi elements may be easily distinguished from the mitochondria which appear in form of granules, threads or rods.

The mitochondria are visible *intra vitam* and may be stained vitally in Janus green, gentian violet and dahlia respectively.

The elements of the vacuolar system may be demonstrated in both male and female germ cells stained vitally in neutral red. The vacuoles are structures entirely distinct from the Golgi apparatus, and in certain stages they have a completely different topography in the cell. The elements of the vacuome may be blackened with silver or osmium, which proves their preexistence.

The vacuome plays no visible rôle in the formation of the acrosome which arises in relation with the acroblast. The acrosome stains vitally neither in neutral red nor in Janus green; it does not pass into the ripe sperm, like that of marsupials, though one cannot exclude the possibility that, at least, a part of the acrosome (the acrosomal granule?) may remain in the sperm.

The vacuome takes no visible part in the vitellogenesis process (oöcytes in *Planaria*); the yolk is formed by a direct transformation of mitochondria, though the Golgi apparatus may possibly play a rôle in this process as well. It seems probable that the nucleolar extrusions described in the oöcytes of *Planaria gonocephala* by Schleip, may be used up in the vitellogenesis. The yolk elements stain vitally in Janus green; the tiny yolk spheres usually do not stain vitally in neutral red, but as they grow larger they begin to stain. In the oöcytes of *Dendrocoelum* no yolk is formed, but there appear the so-called marginal granules described by Gelei, and since there are no marginal granules in *Planaria*, it seems that, to a certain point, they might play the rôle of yolk in the oöcytes of *Dendrocoelum*. The marginal granules do not stain vitally in neutral red, but Janus green stains them slightly. Their genesis is not yet known, it is possible, however, that they arise from mitochondria.

The results of the present study, as well as the quoted data of other writers, prove that the Golgi apparatus, the chondriome and the inclusions which stain vitally in neutral red (*pro parte vacuome*) coexist in the animal cells, contrary to the hypothesis of Parat.

Lwów, November 1930.

VII. Literature cited

(Papers marked with an asterisk(*) were not accessible in the original to the writer)

1. Alexenko B. (1929): Vergleichende Untersuchungen der osmierten und vital gefärbten Strukturen in den Neuroblasten des Hühnerembryos. Acad. d. Sc. de l'Ukraine. Mém. Classe d. Sc. Phys. et Math. 12. — 2. Alexenko B. (1930): Die Morphogenese des »Apparato reticolare interno« Golgi der Nervenzellen der Rückenmarksganglien des Hühnchens. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 11. — 3. Arnold G. (1909): The prophase in the ovogenesis and the spermatogenesis of *Planaria lactea* O. F. M. (*Dendrocoelum lacteum* Oerst.). Arch. f. Zellforsch., 3. — 4. Avel M. (1925 a): Appareil de Golgi et vacuome. Bull. d'Histol. Appl., 2. — 5. Avel M. (1925 b): Vacuome et appareil de Golgi chez les Vertébrés. Cmp. Rend. Acad. Sc., 180. — 6. Ballowitz E. (1907): Über den feineren Bau der Spermien der Turbellarien. Anat. Anz., 30. Ergänzungsheft. — 7. Ballowitz E. (1908): Über den feineren Bau der eigenartigen, aus drei freien dimorphen Fasern bestehenden Spermien der Turbellarien. Arch. f. mikr. Anat., 71. — 8. Bergen F. v. (1904): Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (»Netzapparate«, »Saftkanälchen«, »Trophosporgien«) im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. f. mikr. Anat., 64. — 9. Bhandari K. G. and Nath V. (1930): Studies in the origin of yolk. V. Oögenesis of the red cotton bug, *Dysdercus cingulatus*. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 10. — 10. Binder S. (1927): Spermatogenese von *Macropus giganteus* mit Berücksichtigung einiger allgemeiner Fragen der Säuger-spermatogenese. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 5. — 11. Bloch R. (1913): Materialien zur Histologie und Cytologie der Süßwassertricliden (*Dendrocoelum lacteum* Müll.). Bull. d. Acad. d. Sc. et d. Lt., Cracovie, Ser. B. — 12. Bluntschli H. (1904): Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie *Cynthia microcosmus*. Morphol. Jahrb., 32. — 13. Bowen R. H. (1919): New methods for the analysis of cytoplasmic structures. Proceed. of the Soc. for Exp. Biol. and Med., 17. — 14. Bowen R. H. (1920): Studies on insect spermatogenesis. I. The history of the cytoplasmic components of the sperm in *Hemiptera*. Biol. Bull., 39. — 15. Bowen R. H. (1922 a): On the idiosome, Golgi apparatus and acrosome in the male germ cells. Anat. Rec., 24. — 16. Bowen R. H. (1922 b): On certain features of spermatogenesis in amphibia and insects. Amer. Journ. of Anat., 30. — 17. Bowen R. H. (1922 c): Studies on insect spermatogenesis. V. On the formation of the sperm in *Lepidoptera*. Quart. Journ. of Micr. Sc., 66. — 18. Bowen R. H. (1924): Studies on insect spermatogenesis. VI. Notes on the formation of the sperm in *Coleoptera* and *Aptera*, with a general discussion of flagellate sperms. Journ. of Morphol. and Physiol., 39. — 19. Bowen R. H. (1926 a): The Golgi apparatus — its structure and functional significance. Anat. Rec., 32. — 20. Bowen R. H. (1926 b): Studies on the Golgi apparatus in gland-cells. IV. A critique of the topography, structure and function of the Golgi apparatus in glandular tissue. Quart. Journ. of Micr. Sc., 70. — 21. Bowen R. H. (1927): Golgi apparatus and

vacuome. Anat. Rec., 35. — 22. Bowen R. H. (1928): Studies on the structure of plant protoplasm. I. The osmiophilic platelets. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 6. — 23. Böhmig L. (1906): Tricladestudien. I. *Tricladida maricola*. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., 81. — 24. Böhmig, L. (1908): Bemerkungen, den Bau und die Entwicklung der Spermien von *Plagiostoma girardi* (O. Schm.) betreffend. Zool. Anz., 33. — 25. Champy C. (1926): Sur les cultures d'épithélium germinatif *in vitro* Cmpt. Rend. Soc. Biol., 94. — 26. Champy C. et Morita J. (1928): Recherches sur les cultures des tissus. Observations sur les cultures de testicules et d'ovaire chez les Mammifères, les Oiseaux et les Batraciens. Arch. f. exp. Zellforsch., 5. — 27. Chickering A. M. (1927): Spermatogenesis in the *Belostomatidae*. II. The chromosomes and cytoplasmic inclusions in the male germ cells of *Belostoma flumineum* Say, *Lethocerus americanus* Leidy, and *Benacus griseus* Say. Journ. of Morphol. and Physiol., 44. — 28. Chlopin N. G. (1927): Experimentelle Untersuchungen über die sekretorischen Prozesse im Zytoplasma. I. Über die Reaktion der Gewebeelemente auf intravitale Neutralrotfärbung. Arch. f. exp. Zellforsch., 4. — 29. Chudoba S. (1930): Appareil de Golgi, vacuome et chondriome pendant la spermatogenèse de *Dytiscus marginalis* L. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 104. — 30. Ciaccio C. (1910): Contributo alla distribuzione ed alla fisio-patologia cellulare dei lipoidi. Arch. f. Zellforsch., 5. — 31. Ciaccio C. (1927): Sul significato de l'idiosoma e delle formazioni periidiosomiche. Boll. d. Soc. Ital. d. Biol. Sperim., 2. — 32. Ciaccio C. (1928): Costituzione e significato dell'ergoplasto. Cmpt. Rend. Associat. Anat. — 33. Corti A.* (1924): Studi di morfologia cellulare. Lacunoma apparato interno de Golgi (Trofospongi) condrioma idiosoma. Ricerche di Morfologia, 4. — 34. Covel W. P. and Scott G. H. (1928): An experimental study of the relation between granules stainable with neutral red and the Golgi apparatus in nerve cells. Anat. Rec., 38. — 35. Dehorne A. (1923): Suite de phénomènes figurés dans la vitellogénèse de l'ovocyte de *Lanice conchylega*. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 89. — 36. Dehorne A. et Hosselet C. (1928): Le nucléo-rouge dans les cellules séricigènes des Phryganides donne naissance au chondriome. Ibid., 99. — 37. Dornesco, G. T. (1928): Recherches sur les constituants morphologiques des cellules fibrillaires de l'hépatopancréas de l'Ecrevisse, et en particulier sur les relations de l'appareil de Golgi et du vacuome. Cmpt. Rend. Acad. Sc., 186. — 38. Dornesco G. T. (1929): Constitution de la zone de Golgi de la cellule hépatique des Poissons osseux. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 101. — 39. Dornesco G. T. (1930): La pluripolarité de de la zone de Golgi des cellules hépatiques de la Souris blanche. Ibid., 104. — 40. Dornesco G. T. et Valverde R. E. (1930): La cellule muqueuse intestinale du Rat blanc. Ibid., 103. — 41. Duboscq O. et Grassé P. (1925): L'appareil parabaasal des Flagellés et sa signification. Cmpt. Rend. Ac. Sc., 180. — 42. Duesberg J.* (1920): Cytoplasmic structures in the seminal epithelium of the opossum. Carn. Inst. of Washington, Contr. to Embr., 28. — 43. Feyel P. (1928): Contribution à l'étude des constituants de la cellule rénale chez quelques vertébrés (Amphibiens et Poissons lophobranches). Arch. d'Anat. Micr., 24. — 44. Feyel P. (1929 a): L'appareil de

- Golgi dans les cellules rénales des Batraciens. Résultats des techniques convergentes. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 101. — 45. Feyel P. (1929 b): L'appareil de Golgi dans les cellules rénales des Batraciens. Action des colorants vitaux basiques et acides. Ibid. — 46. Froboese C. und Spröhnle G. (1928): Untersuchungen zur Theorie und Technik der Sudanfärbung. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., 14. — 47. Fuliński B. (1914): Die Entwicklungsgeschichte von *Dendrocoelum lacteum* Oerst. I. Teil: Die erste Entwicklungsphase vom Ei bis zur Embryonalpharynxbildung. Bull. d. Acad. d. Sc. et d. Lt., Cracovie, Ser. B. — 48. Fürst C. M. (1887): Über die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beuteltieren. Arch. f. mikr. Anat., 30. — 49. Gajewska H. (1917): Über die morphologischen Veränderungen der Kern- und Plasmasubstanzen im Verlaufe des Wachstums der Oocyten. (Zugleich ein Beitrag zur Deutoplasmabildung). Arch. f. Zellforsch., 14. — 50. Gajewska H. (1919): Über den sogenannten Dotterkern der Amphibien. Ibid., 15. — 51. Gambier E. (1928): Sur la constitution de l'idiosome de la cellule sexuelle mâle de *Discoglossus pictus* Otth. La spermatogonie. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 98. — 52. Gardiner M. S. (1927): Oögenese in *Limulus polyphemus*, with especial reference to the behaviour of the nucleolus. Journ. of Morphol. and Physiol., 44. — 53. Gatenby J. B. (1917): The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part I. *Lepidoptera*. Quart. Journ. of Micr. Sc., 62. — 54. Gatenby J. B.* (1919): The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part V. The gametogenesis and early development of *Limnaea stagnalis* (L.), with special reference to the Golgi apparatus and the mitochondria. Ibid., 63. — 55. Gatenby J. B.* (1920 a): The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part VIII. *Grantia compressa*. Journ. Linnean Soc. — 56. Gatenby J. B. (1920 b): Further notes on the oögenese and fertilisation of *Grantia compressa*. Journ. of the Roy. Micr. Soc. — 57. Gatenby J. B. (1922): The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part X. The gametogenesis of *Saccocirrus*. Quart. Journ. of Micr. Sc., 66. — 58. Gatenby J. B. (1925): A reinvestigation of the spermatogenesis of *Peripatus*. Ibid., 69. — 59. Gatenby J. B. (1929): Study of Golgi apparatus and vacuolar system of *Cavia*, *Helix* and *Abraaxas*, by intra-vital methods. Proceed. of the Roy. Soc., Ser. B, 104. — 60. Gatenby J. B. (1930): Cell nomenclature. Journ. of the Roy. Soc., 50. — 61. Gatenby J. B. and Nath V. (1926): The oögenese of certain *Invertebrata*, with special reference to *Lumbricus*. Quart. Journ. of Micr. Sc., 70. — 62. Gatenby J. B. and Woodger J. H. (1920): On the relationship between the formation of yolk and the mitochondria and Golgi apparatus during oögenese. Journ. of the Roy. Micr. Soc. — 63. Gelei J. (1913): Über die Ovogenese von *Dendrocoelum lacteum*. Arch. f. Zellforsch., 11. — 64. Gelei J. (1921): Weitere Studien über die Oögenese des *Dendrocoelum lacteum*. II. Die Längskonjugation der Chromosomen. Ibid., 16. — 65. Glasunow M. (1928): Beobachtungen an den mit Trypanblau vitalgefärbten Meerschweinchen. I. Mitt. Morphologie der Trypanblauablagerungen in einigen Epithelzellen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 6. — 66. Glasunow M. (1929): Beobachtungen an den mit Trypanblau vitalgefärbten Meerschweinchen. II. Mitteilung. Morphologie der Trypanblauablagerungen in mesenchymatö-

sen Zellen (nebst einigen Bemerkungen über den Golgi-Apparat in denselben). *Ibid.*, 9. — 67. Golański K. (1929): Composants plasmatiques des cellules sexuelles mâles chez *Lithobius forficatus* L. (Myriapode). *Cmpt. Rend. Soc. Biol.*, 100. — 68. Grabowska Z. (1927): L'appareil de Golgi dans les spermatozoïdes des Crustacés, (*Astacus fluviatilis* et *Astacus leptodactylus*). *Ibid.*, 97. — 69. Grabowska Z. (1929): Über die Plasmakomponenten (Golgi-Apparat u. a.) in den männlichen Geschlechtszellen von *Potamobius astacus* L. *Bull. d. Acad. Polonaise d. Sc. et d. Lt., Ser. B.* — 70. Grabowska Z. (1930): Constituants plasmatiques (appareil de Golgi et vacuome) de la glande verte chez l'Ecrevisse (*Potamobius astacus* L.). *Cmpt. Rend. Soc. Biol.*, 103. — 71. Granel F. (1930): Le vacuome de la cellule granuleuse du poumon des Mammifères. *Ibid.* — 72. Guillermond A. (1927): Recherches sur l'appareil de Golgi dans les cellules végétales et sur ses relations avec le vacuome. *Arch. d'Anat. Micr.*, 23. — 73. Guillermond A. (1930): Le vacuome des cellules végétales. *Protoplasma*, 9. — 74. Guillermond A. et Mangenot G.* (1922 a): Sur la signification des canalicules de Holmgren. *Cmpt. Rend. Acad. Sc.*, 174. — 75. Guillermond A. et Mangenot G.* (1922 b): Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi. *Ibid.* — 76. Hammerschmidt J. (1908): Über den feineren Bau und die Entwicklung der Spermien von *Planaria lactea* O. F. Müller. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, 91. — 77. Harvey L. A. (1925): On the relation of the mitochondria and Golgi apparatus to yolk-formation in the egg-cells of the common earthworm, *Lumbricus terrestris*. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, 69. — 78. Harvey L. A. (1927): The history of the cytoplasmic inclusions of the egg of *Ciona intestinalis* (L.) during oögenesis and fertilisation. *Proceed. of the Roy. Soc., B*, 101. — 79. Hertwig G. (1928): Allgemeine mikroskopische Anatomie der lebenden Masse. *Handbuch d. mikr. Anat. des Menschen*. Herausgegeben v. W. v. Möllendorff. I. Bd., I. Teil. Berlin. — 80. Hibbard H. (1927): Rôle des constituants cytoplasmiques dans la vitellogenèse d'un Amphibien, *Discoglossus pictus* Otth. *Cmpt. Rend. Soc. Biol.*, 97. — 81. Hibbard H. (1928): Contribution à l'étude de l'ovogenèse, de la fécondation, et de l'histogenèse chez *Discoglossus pictus* Otth. *Arch. d. Biol.*, 38. — 82. Hibbard H. et Parat M. (1927): L'ovogenèse de certains Téléostéens. Caractères spéciaux du chondriome, du vacuome et formation du vitellus. *Cmpt. Rend. Assoc. Anat.* — 83. Hibbard H. et Parat M. (1928): Nature et évolution des constituants cytoplasmiques de l'ovocyte de deux Téléostéens. *Bull. d'Histol. Appl.*, 5. — 84. Hirschler J. (1913): Über die Plasmastrukturen (Mitochondrien, Golgischer Apparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden (Spermato- u. Ovogenese). *Arch. f. Zellforsch.*, 9. — 85. Hirschler J. (1914): Über Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten-, Spongien- und Protozoenzellen. *Anat. Anz.*, 47. — 86. Hirschler J. (1916): Über die Plasmakomponenten (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) der weiblichen Geschlechtszellen (zytologische Untersuchungen am Ascidiennovarium). *Arch. f. mikr. Anat.*, 89. — 87. Hirschler J. (1918): Über den Golgischen Apparat embryonaler Zellen. Untersuchungen an Embryonen von *Limnaeus*

stagnalis L. *Mollusca*. Ibid., 91. — 88. Hirschler J. (1924 a): Sur une méthode de noircissement de l'appareil de Golgi. *Cmpt. Rend. Soc. Biol.*, 90. — 89. Hirschler J. (1924 b): Sur les composants lipoïdifières du plasma des Protozoaires. Ibid. — 90. Hirschler J. (1925): Sur une certaine ressemblance entre le noyau cellulaire, l'appareil de Golgi et les mitochondries. Ibid., 93. — 91. Hirschler J. (1927 a): Studien über die sich mit Osmium schwärzenden Plasmakomponenten (Golgi-Apparat, Mitochondrien) einiger Protozoenarten nebst Bemerkungen über die Morphologie der ersten von ihnen im Tierreiche. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, 5. — 92. Hirschler J. (1927 b): Appareil de Golgi-vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Macrothylacia rubi* L. (Lépidoptère). *Cmpt. Rend. Soc. Biol.*, 98. — 93. Hirschler J. (1927 c): O składnikach plazmatycznych spermatyd pluskwiaka *Palomena viridissima* Poda. (Über die Plasmakomponenten der Spermatiden von der Wanze *Palomena viridissima* Poda). *Polskie Pismo Entomol. (Bull. Entomol. d. l. Pologne)*, 6. — 94. Hirschler J. (1927 d): Über ein einfaches Vorgehen zur Darstellung des Golgi-Apparates und der Mitochondrien bei Wirbellosen. *Zeitschr. f. wissensch. Mikr. u. f. mikr. Techn.*, 44. — 95. Hirschler J. (1928 a): Studien über die Plasmakomponenten (Golgi-Apparat u. a.) an vitalgefärbten männlichen Geschlechtszellen einiger Tierarten. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, 7. — 96. Hirschler J. (1928 b): Relations topographiques entre l'appareil de Golgi et le vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Phalera bucephala* L. et *Dasychira selenitica* Esp. (*Lepidoptera*). *Cmpt. Rend. Soc. Biol.*, 98. — 97. Hirschler J. (1929 a): Sur un appareil de Golgi primaire et secondaire dans les spermatides de *Palomena viridissima* Poda (Rhynchote-Pentatomide). Ibid., 101. — 98. Hirschler J. (1929 b): Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareil de Golgi, vacuome) dans les spermatoocytes des Lépidoptères. Ibid. — 99. Hirschler J. (1929 c): Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareil de Golgi) dans les spermatoocytes de *Palomena viridissima* Poda (Rhynchote-Pentatomide). Ibid. — 100. Hirschler J. et Hirschlerowa Z. (1928): L'appareil de Golgi et le vacuome dans une certaine catégorie de cellules somatiques chez la larve de *Phryganea grandis* L. (*Trichoptera*). Ibid., 98. — 101. Hirschler J. et Hirschlerowa Z. (1930): Sur la coëxistence de l'appareil de Golgi, du vacuome et des mitochondries dans les cellules sexuelles mâles chez *Gryllus campestris* L. (Orthoptères). Ibid., 104. — 102. Hirschler J. et Monné L. (1928 a): Comportement de l'idiosome au cours de la spermatogenèse chez le Lapin (*Lepus cuniculus*). Ibid., 98. — 103. Hirschler J. und Monné L. (1928 b): Studien über die Plasmakomponenten (Golgi-Apparat u. a.) an vitalgefärbten männlichen Geschlechtszellen einiger Säuger (*Cavia*, *Lepus*, *Mus*). *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, 7. — 104. Hirschlerowa Z. (1928): Les composants plasmatiques des cellules génitales femelles de *Phryganea grandis* L. (*Trichoptera*). *Cmpt. Rend. Soc. Biol.*, 99. — 105. Hirschlerowa Z. (1930): Sur les composants plasmatiques des cellules sexuelles mâles chez *Phryganea grandis* L. (*Trichoptères*). Ibid., 104. — 106. Hofsten N. v. (1909): Über die frühzeitige Besamung der Eizellen bei *Otomesostoma auditivum* (Förel und du Plessis). Zugleich ein

- Beitrag zur Kenntnis der Turbellarienspermien. Zool. Anz., 34. — 107. Hosselet C. (1930 a): Le chondriome et les enclaves de la cellule adipeuse chez *Culex* et quelques Phryganides. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 104. — 108. Hosselet C.: (1930 b): Observations cytologiques sur le tube de Malpighi de *Culex* et de quelques Phryganides. Ibid. — 109. Hosselet C. (1930 c): Aspects du chondriome dans les cellules folliculaires, les cellules nourricières et l'ovocyte chez les Culicides et chez *Setodes*. Ibid. — 110. Hyman O. W. (1923): Spermic dimorphism in *Fasciolaria tulipa*. Journ. of Morphol., 37. — 111. Jacobs W. (1927): Der Golgische Binnenapparat, Ergebnisse und Probleme. Ergebnisse d. Biol., 2. — 112. Janowski J. (1930): Vacuome, appareil de Golgi et mitochondries dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen chez *Ascaris megalcephala*. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 104. — 113. Jasswoin G. (1925): Zur Histophysiologie der *Tubuli contorti* der Amphibienniere. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 2. — 114. Karpova L. (1925): Beobachtungen über den Apparat Golgi (Nebenkernel) in den Samenzellen von *Helix pomatia*. Ibid. — 115. Kater J. McA. (1929): Morphological aspects of protoplasmic and deutoplasmic synthesis in oögenesis of *Cambarus*. Ibid., 8. — 116. Kolatchev A. (1916): Recherches cytologiques sur les cellules nerveuses des Mollusques. Arch. Russes d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., 1. — 117. Konopacki M. (1927): Sur le comportement des mitochondries au cours du développement de la grenouille. Bull. d'Histol. Appl., 4. — 118. Kopsch F. (1926): Das Binnengerüst in den Zellen einiger Organe des Menschen. Zeitschr. f. mikr-anat. Forsch., 5. — 119. Korff K. v. (1902): Zur Histogenese der Spermien von *Phalangista vulpina*. Arch. f. mikr. Anat., 60. — 120. Krjukowa Z. I. (1929): Observations cytologiques sur les glandes salivaires de la larve du Chironome. Arch. Russes d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., 8. — 121. Lams M. H.* (1907): Contribution à l'étude de la genèse ud vitellus dans l'ovules des Amphibiens (*Rana temporaria*). Arch. d'Anat. Micr., 9. — 122. Levi G. (1912): I condriosomi nell'ocite degli Anfibi. Monitore Zool. Ital., 23. — 123. Loyez M. (1909): Les premiers stades de la vitellogénèse chez quelques Tuniciers. Cmpt. Rend. Assoc. Anat. — 124. Ludford R. J. (1921): Contributions to the study of the oögenesis of *Patella*. Journ. of the Roy. Micr. Soc. — 125. Ludford R. J. (1925): Cell organs during secretion in the epididymis. Proceed. Roy. Soc., B, 98. — 126. Mattiesen E. (1904): Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 77. — 127. Moellendorff W. v. (1918 a): Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikr. Anat., 90. — 128. Moellendorff W. v. (1918 b): Die Bedeutung von sauren Kolloiden und Lipoiden für die vitale Farbstoffbindung in den Zellen. Ibid. — 129. Monné L. (1927): Observations sur les spermatoocytes des Mollusques après coloration vitale (Appareil de Golgi-vacuome). Cmpt. Rend. Soc. Biol., 97. — 130. Monné L. (1930): Vergleichende Untersuchungen über den Golgi-Apparat und das Vacuome in Soma- und Geschlechtszellen einiger Gastropoden (*Helix*, *Paludina*, *Cerithium*). Bull. d'Acad. Polonaise d. Sc. et d. Lt., Ser. B. — 131. Montgomery T. H.* (1912): Complete discharge of the mitochondria from the spermatozoon of *Peripa-*
49*.

- tus. Biol. Bull., 22. — 132. Morelle J. (1925): Les constituants du cytoplasme dans le pancréas et leur intervention dans le phénomène de sécrétion. Cellule, 37. — 133. Morelle J. (1927): Remarques sur la structure et le fonctionnement de l'appareil de Golgi. Annales d. Soc. Sc. d. Bruxelles, 47. — 134. Mukerji R. N. (1929 a): Later stages in the spermatogenesis of *Lepisma domestica*, with a note on its vacuolar system. Journ. of the Roy. Micr. Soc., 49. — 135. Mukerji R. N. (1929 b): Effect of X-radiation on the spermatogenesis of *Lepisma domestica*. Proceed. of the Roy. Soc., B, 105. — 136. Nasonov D. (1926): Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparates im Lichte der Vitalfärbungsmethode. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 3. — 137. Nasonov D. (1930): Über den Einfluss der Oxydationsprozesse auf die Verteilung von Vitalfarbstoffen in der Zelle. Ibid., 11. — 138. Nasonowa S. (1927): Der Golgi-Apparat in einigen somatischen *Hirudinea*-Zellen. Arch. Russes d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., 6. — 139. Nath V. (1924): Oögenesis of *Lithobius forticatus*. Proceed. of the Cambridge Philosoph. Soc., Biol. Sc., 1. — 140. Nath V. (1925): Cell inclusions in the oögenesis of Scorpions. Proceed. of the Roy. Soc., B, 98. — 141. Nath V. (1928): Studies in the origin of yolk. I. Oögenesis of the Spider *Crossopriza lyoni* Blackwall. Quart. Journ. of Micr. Sc., 72. — 142. Nath V. (1929): Studies on the shape of the Golgi apparatus. I. Egg-follicle of *Culex*. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 8. — 143. Nath V. (1930): Studies on the shape of the Golgi apparatus. II. Observations on the fresh egg of the Indian Earthworm, *Pheretima posthuma*. Quart. Journ. of Micr. Sc., 73. — 144. Nath V. and Husain M. T. (1928): Studies on the origin of yolk. II. Oögenesis of the Scolopendra, *Otostigmus Feae* (Pocock). Ibid., 72. — 145. Nusbaum-Hilarowicz J. (1917): Über das Verhalten des Chondrioms während der Eibildung bei *Dytiscus marginalis* L. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., 117. — 146. Ostrouch M. (1930): Chondrjom i aparat Golgi'ego w komórkach gruczołów dna żołądka (Chondriome et l'appareil de Golgi dans les cellules des glandes du fond de l'estomac). Sprawozd. Tow. Nauk. Warszawskiego (Cmpt. Rend. Soc. Sc. et Lt. de Varsovie), wydź. IV., 23. — 147. Parat M. (1926 a): Mise en évidence du chondriome et des lipoides cellulaires. Bull. d'Histol. Appl., 3. — 148. Parat M. (1926 b): Sur la constitution de l'appareil de Golgi et de l'idiosome; vrais et faux dictyosomes. Cmpt. Rend. Acad. Sc., 182. — 149. Parat M. (1927): Évolution du vacuome au cours de l'ovogenèse et de l'ontogenèse. Son importance physiologique chez l'adulte. Cmpt. Rend. Assoc. Anat. — 150. Parat M. (1928): Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. Arch. d'Anat. Micr., 24. — 151. Parat M. et Bergeot P. (1925): Sur le prétendu contenu lipoidique de l'appareil de Golgi. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 92. — 152. Parat M. et Bhattacharya D. R. (1926): Les constituants cytoplasmiques de la cellule génitale femelle. L'ovocyte de *Ciona intestinalis* L. Ibid., 94. — 153. Parat M. et Bourdin J. (1925): Observations cytologiques sur l'épiderme d'embryons et d'alevins de Truite: vacuome et appareil de Golgi. Ibid., 93. — 154. Parat M. et Gambier E. (1926): L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles du Discoglosse et du Cobaye.

- Ibid., 94. — 155. Parat M. et Godin M. R. (1925): Remarques cytologiques sur la constitution de la cellule cartilagineuse: Chondriome, vacuome et appareil de Golgi. Ibid., 93. — 156. Parat M. et Painlevé J. (1924 a): Constitution du cytoplasme d'une cellule glandulaire: la cellule des glandes salivaires de la larve du Chironome. Cmpt. Rend. Acad. Sc., 179. — 157. Parat M. et Painlevé J. (1924 b): Observation vitale d'une cellule glandulaire en activité. Nature et rôle de l'appareil réticulaire interne de Golgi et de l'appareil de Holmgren. Ibid. — 158. Parat M. et Painlevé J. (1924 c): Appareil réticulaire interne de Golgi, trophosponge de Holmgren et vacuome. Ibid. — 159. Parat M. et Painlevé J. (1926): L'appareil de Golgi des cellules génitales mâles d'*Helix* et des autres Pulmonés. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 94. — 160. Parat Marg. (1927): Le vacuome (appareil de Golgi) au cours de l'ovogenèse et du développement de l'Oursin *Paracentrotus lividus* Lk. Ibid., 96. — 161. Parat Marg. (1928 a): Contribution à l'étude cytologique de la glande pelvienne du Triton marbré. Ibid., 98. — 162. Parat Marg. (1928 b): Vacuome et appareil de Golgi de la glande pelvienne du Triton marbré au cours de l'évolution glandulaire. Ibid. — 163. Poluszyński G. (1911): Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Crustaceen. Bull. d. Acad. d. Sc. et d. Lt., Cracovie, Ser. B. — 164. Poluszyński G. (1928): Cytologiczne badania nad gametogenezą owadów. I. Spermatogeneza muchówek z rodziny *Ephydriidae* (*Diptera*). (Cytologische Untersuchungen über die Gametogenese der Insekten. I. Die Spermatogenese einiger Ephydriden (*Diptera*). Kosmos, Ser. A, 53. — 165. Poluszyński G. (1929): Vacuome et appareil de Golgi au cours de la spermatogénèse chez la Panorpe (*Panorpa communis* L.). Cmpt. Rend. Soc. Biol., 100. — 166. Rapport T. (1915): Zur Spermatogenese der Süßwasser-Tricladen. Arch. f. Zellforsch., 14. — 166. Rau A. S., Brambell F. W. R. and Gatenby J. B. (1925): Observations on the Golgi bodies in the living cell. Proceed. of the Roy Soc. London, B, 97. — 167. Retzius G. (1905): Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. II. Biol. Untersuch., neue Folge, 12. — 168. Rogosina M. (1928): Beiträge zur Kenntnis des Verdauungskanals der Fische. I. Über den Bau des Epithels im Pylorusabschnitt des Magens von *Acipenser ruthenus* L. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., 14. — 169. Rumjantzew A. (1927): Der Einfluss der Reaktion des Mediums auf zytoplasmatische Strukturen. 1. Die Veränderung der zytoplasmatischen Struktur überlebender Gewebe von parenchymatösen Organen bei Veränderung der Reaktion der physiologischen Lösung. Arch. f. exper. Zellforsch., 3. — 170. Rumjantzew A. (1928): Cytologische Studien an den Gewebekulturen. IV. Über den »Golgischen Apparat« in den mesenchymatösen Zellen, nebst Bemerkungen über den »Golgischen Apparat« im allgemeinen. Ibid., 7. — 171. Russo A. (1910): Sui mutamenti che subiscono i mitocondri ed i materiali deutoplasmici dell'oozite di Coniglia in diversi periodi di inanizione. Arch. f. Zellforsch., 5. — 172. Saguchi S. (1928): Untersuchungen über die Wechselbeziehung zwischen Karyo- u. Zytoplasma. 2. Das argentophile Gebilde im Kern u. seine Beziehung zum Zytoplasma. Zytologische Studien, 2, Kanazawa. — 173. Sawczyńska J.

- (1928): Appareil de Golgi et vacuome dans les cellules sexuelles mâles de *Phyllodromia germanica* L. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 99. — 174. Schleip W. (1907 a): Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Planaria gonocephala* Dug. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., 23. — 175. Schleip W. (1907 b): Die Samenreifung bei den Planarien. Ibid., 24. — 176. Sembrat K. (1928): Recherches sur les composants plasmatiques des cellules génitales femelles de *Dendrocoelum lacteum* Müll. (*Turbellaria Tricladidea*). Cmpt. Rend. Soc. Biol., 99. — 177. Sembrat K. (1929): Appareil de Golgi et vacuome des cellules sexuelles mâles de *Dendrocoelum lacteum* Müll. et de *Planaria gonocephala* Dug. (*Turbellaria Tricladidea*). Ibid., 102. — 178. Sembrat K. (1930): Vitellogenèse et vacuome dans les ovocytes de *Planaria gonocephala* Dug. Ibid., 103. — 179. Sjövall E. (1906): Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anat. Anz., 28. — 180. Sokolow I. (1926): Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. II. Über die Spermatogenese der Pseudoskorpione. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 3. — 181. Sokolow I. (1929): Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. III. Über die Spermatogenese von *Nemastoma lugubre* (*Opiliones*). Ibid., 8. — 182. Sokólska J. (1923): Aparat Golgi'ego w komórkach somatycznych i płciowych (spermato- i owogeneza) pająka domowego (*Tegenaria domestica* Cl.). (Golgi apparatus in the germ and body cells of *Tegenaria domestica* Cl.). Arch. Tow. Nauk. w Lwowie, dz. III, 3. — 183. Sokólska J. (1924): Über Ausbleiben der Teilung, respective über ungleiche Teilung des Golgischen Apparates während der Spermatogenese bei der Hausspinne (*Tegenaria domestica* Cl.). Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech., 103. — 184. Sokólska J. (1928 a): Vacuome et appareil de Golgi pendant la première division de maturation chez l'Araignée *Tegenaria domestica* Cl. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 99. — 185. Sokólska J. (1928 b): Appareil de Golgi et vacuome au cours de la spermatogénèse chez l'Araignée *Tegenaria domestica* Cl. après coloration vitale. Ibid. — 186. Sokólska J. (1930 a): Sur les constituants cytoplasmiques (appareil de Golgi, vacuome et chondriome) des cellules de divers organes chez quelques Ascidies. Ibid., 104. — 187. Sokólska J. (1930 b): Sur les constituants cytoplasmiques (appareil de Golgi, vacuome et chondriome) dans l'épithélium du tube digestif chez quelques Ascidies. Ibid. — 188. Steopoe I. (1926): L'appareil de Golgi dans la vitellogenèse chez la *Nepa cinerea*. Ibid., 95. — 189. Steopoe I. (1928): Appareil de Golgi et vacuome des cellules sexuelles mâles de *Pyrhocoris apterus*. Ibid., 99. — 190. Steopoe I. (1929): Les constituants cytoplasmiques et la vitellogenèse chez *Ligia oceanica*. Ibid., 102. — 191. Stoppenbrink F. (1905): Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 79. — 192. Tachoire J. (1930): L'origine de vitellus dans les ovocytes de *Ciona intestinalis*. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 104. — 193. Tretjakoff D. (1928): Das Zytozentrum und der Liparosma- (Golgi-) Stoff. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 7. — 194. Tuzet O. (1927): Sur la double spermatogénèse du Mollusque Prosobranchie *Pisania maculosa* Lamarck. Arch. d. Zool. Expér. et Génér., 67. —

195. Tuzet O. (1928): Observation, sur le vivant, des composants cytoplasmiques des éléments mâles typiques du Mollusque Prosobranchie *Politia orbigny* Payraudeau. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 98. — 196. Tuzet O. (1929): Spermiogénèse et colorations vitales chez la Tubulaire (*Tubularia mesembryanthemum* Allm.). Ibid., 102. — 197. Tuzet O. (1930): Sur la spermatogénèse de l'Eponge *Reniera simulans*. Ibid., 103. — 198. Voinov D. (1925): Les éléments sexuelles de *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Arch. de Zool. Expér. et Génér., 63. — 199. Voinov D. (1927): Le vacuome et l'appareil de Golgi dans les cellules génitales mâles de *Notonecta glauca* L. Ibid., 67. — 200. Voinov D. (1928): Deux constituants cellulaires: l'appareil de Golgi et les dictyosomes. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 99. — 201. Volkonsky M. (1928): Sur une nouvelle modification de la technique d'Altmann. Bull. d'Histol. Appl., 5. — 202. Volkonsky M. (1929 a): Les choanocytes des Eponges calcaires. Résultats de quelques techniques cytologiques et particulièrement des imprégnations métalliques. Cmpt. Rend. Soc. Biol., 102. — 203. Volkonsky M. (1929 b): Les choanocytes des Eponges calcaires. Le »corps apical«, organite cellulaire nouveau. Ibid. — 204. Wasilewska S. (1925): Aparat Golgi'ego u drewniaka *Lithobius forficatus* L. (Golgi apparatus in *Lithobius forficatus* L.). Arch. Tow. Nauk. we Lwowie, dz. III, 3. — 205. Weigl R. (1912): Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi Kopschischen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. d. Acad. d. Sc. et d. Lt., Cracovie, Ser. B. — 206. Weiner P. (1925 a): Der Golgische Apparat bei der Ovogenese. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., 4. — 207. Weiner P. (1925 b): Contributions à l'étude des noyaux vitellins (*Tegebaria*, *Lithobius*). Arch. Russes d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., 4. — 208. Weiner P. (1926): Sur la résorption des graisses dans l'intestin. Ibid., 5. — 209. Weiner P. (1928): Über Fettablagerung und Fettresorption im Darm. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch., 13. — 210. Weiner P. (1930): Vitale Beobachtungen über den Golgi-Apparat bei der Ovogenese der Regenwürmer *Allobophora calliginosa* und *Eisenia rosea*. Ibid., 20. — 211. Weygandt C. (1907): Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei *Plagiostoma girardi*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 88. — 212. Wheeler J. F. G. (1924): The growth of the egg in the Dab (*Pleuronectes limanda*). Quart. Journ. of Micr. Sc., 68. — 213. Wilson E. B. (1925): The cell in development and heredity. 3 Edit., New York. — 214. Zakolska Z. (1920): Studja nad owogenezą *Dixippus morosus*. (Owady, Prostokrzydle) (mitochondrja, aparat Golgi'ego). [L'ovogenèse chez *Dixippus morosus* (Mitochondries, Appareil Golgi)]. Kosmos. — 215. Zawarzin A. (1909): Beobachtungen an dem Epithel der Descemetschen Membran. Arch. f. mikr. Anat., 74. — 216. Zweibaum J. et Elkner A. (1926 a): Sur l'appareil de Golgi (vacuome) dans les fibroblastes cultivés *in vitro*. Bull. d'histol. Appl., 3. — 217. Zweibaum J. et Elkner A. (1926 b): Sur le système vacuolaire dans les éléments cellulaires de tissu conjonctif cultivé *in vitro*. Arch. f. exper. Zellforsch., 3. — 218. Zweibaum J. i Elkner A. (1929): Struktury cytoplazmatyczne a aparat Golgi'ego w komórkach hodowanych *in vitro*. (Les structures cytoplasmiques et l'appareil de Golgi dans les

cellules cultivées *in vitro*). Folia morphologica, 1. — 219. Zweibaum J. et Elkner A. (1930): Les structures cytoplasmiques et l'appareil de Golgi dans les cellules cultivées *in vitro*. Arch. f. exper. Zellforsch., 9.

Explanation of plates 44—49

All figures have been outlined with the *camera lucida* at the table level. By use of a Zeiss oil-immersion 120 (1.5 mm apochromatic objective, n. a. 1:30) and of a Zeiss K 7 \times ocular the enlargement obtained was approximately 1400 diameters, with a Zeiss K 10 \times ocular — approximately 2000 diameters, with a Leitz 12 \times periplan. ocular — approximately 2480 diameters, with a Zeiss K 15 \times ocular — approximately 3170 diameters.

Plate 44.

All figures were outlined with a Zeiss oil-immersion 120 and a Zeiss K 15 \times ocular. Fig. 1—28 and 31—37: Cajal's method; fig. 29, 30: Da Fano; all preparations were counterstained with safranin-light green. All figures are from *Dendrocoelum lacteum*.

Fig. 1. Primordial spermatogonia. Golgi apparatus.

Fig. 2—4. Spermatogonia. Golgi apparatus.

Fig. 5—11. Primary spermatocytes. Golgi apparatus.

Fig. 12. Two equatorial plates of the first maturation division. Golgi apparatus, a few blackened elements of the vacuome(?).

Fig. 13, 14. Secondary spermatocytes. Golgi apparatus.

Fig. 15, 16. Metaphases of the second maturation division. Golgi apparatus.

Fig. 17. Three equatorial plates of the second maturation division. Golgi apparatus.

Fig. 18, 19. Anaphases of the second maturation division. Golgi apparatus, elements of the vacuolar system(?).

Fig. 20, 21. Telophases of the second maturation division. Golgi apparatus.

Fig. 22, 23. Early spermatids. Golgi apparatus.

Fig. 24—28. Spermatids. Gradual process of concentration and fusion of the Golgi elements. In fig. 28 two chromatoid bodies are to be seen.

Fig. 29—31. Spermatids. Acroblast. In fig. 29, 30 chromatoid body is also to be seen.

Fig. 32. Spermatid. A bent acroblast, chromatoid body.

Fig. 33. Spermatid. Acroblast, vacuome.

Fig. 34. Later spermatid affixed to the cytophore. Acroblast. Granules near the cytophore are not defined (vacuome?).

Fig. 35, 36. Later spermatids. Misshaped acroblast, acrosomal vesicle.

Fig. 37. Late spermatid. A lens-like acroblast viewed on edge.

Plate 45.

All figures were outlined with a Zeiss oil-immersion 120; fig. 38—77, 82—84 were outlined with a Zeiss K 15× ocular, fig. 78—81 — with a Leitz 12× periplan. ocular. Fig. 38—45: Cajal's method with counter-staining in safranin-light green; fig. 46—54: Bowen; fig. 55—66, 69, 70: Dietrich-Parat, Volkonsky; fig. 67, 68, 72: Regaud; fig. 71, 73: Flemming, Fe-hematoxylin; fig. 74: Zenker-formol, postchrom., alcoholic hematein after Hirschler; fig. 75, 76: Hollande, Prenant's triple stain; fig. 77: Ciaccio's method modified according to Froboese and Spröhnle; fig. 78—81: Sjövall; fig. 82—84: Kolatchev-Hirschler. Fig. 38—45, 71, 73, 74, 78—81 are from *Dendrocoelum lacteum*; fig. 46—70, 72, 75—77, 82—84 are from *Planaria gonocephala*.

Fig. 38, 39. Later spermatids. Acroblast. In fig. 39, on the left of the acroblast, vacuome is to be seen, on the right — a chromatoid body.

Fig. 40. Late spermatid. Acroblast.

Fig. 41. Sperm nucleus has almost entirely slipped out of the cytoplasmic mass in which the acroblast remains.

Fig. 42. Sections across two late spermatids. Acroblast, chromatoid body.

Fig. 43, 44. Spermatids. »Duplex« acroblast. In fig. 43 an acrosomal vesicle is to be seen too.

Fig. 45. Spermatid. Double acroblast, two acrosomal vesicles(?) and two chromatoid bodies.

Fig. 46, 47. Primary spermatocytes. Golgi apparatus, vacuoles or chromatoid bodies(?).

Fig. 48. Spermatid. Two Golgi elements before complete fusion into a single acroblast.

Fig. 49—54. Spermatids. Acroblast. In fig. 49—53 vacuome is to be seen too, in fig. 49—51, 54 — acrosomal vesicle, in fig. 49, 52—54 — chromatoid bodies.

Fig. 55. Spermatogonium. Chondriome.

Fig. 56. Early spermatocyte. Chondriome.

Fig. 57. Later spermatocyte. Chondriome.

Fig. 58. Secondary spermatocyte. Chondriome.

Fig. 59. Metaphase of the second maturation division. Chondriome.

Fig. 60, 61. Telophases of the second maturation division. Chondriome.

Fig. 62. Early spermatid. Chondriome.

Fig. 63—69. Spermatids. Perinuclear chondriome. In fig. 63—66 acroblast and chromatoid bodies are also to be seen, and in fig. 65 — the acrosomal vesicle(?).

Fig. 70. Sperm nucleus has markedly slipped from the cytoplasmic mass in which the mitochondria remain.

Fig. 71. Primary spermatocyt. Golgi apparatus, chromatoid bodies(?), faint mitochondria.

Fig. 72. Spermatid. One part of the mitochondria near the nucleus, another one apart from it; above the proximal nucleus pole the acroblast is to be seen, as well as the clear acrosomal vesicle with an acrosomal granule(?).

Fig. 73. Spermatid. Centrosome (near the cipher »73«), perinuclear chondriome, acroblast, acrosomal vesicle, two chromatoid bodies.

Fig. 74. Later spermatid. Chondriome, acroblast, acrosomal vesicle.

Fig. 75, 76. Sperm nucleus has almost entirely slipped out; in the cytoplasmic mass remains the acroblast and the acrosomal vesicle (the latter is more deeply stained).

Fig. 77. Spermatid. Acroblast stained with sudan III, acrosomal vesicle.

Fig. 78, 83, 84. Oögonia. Golgi apparatus. In fig. 78, 84 a part of the chondriome is also to be seen.

Fig. 79, 80. An early (fig. 79) and a slightly later oöcyte (fig. 80). Golgi apparatus, chondriome.

Fig. 81. Later oöcyte. Golgi apparatus; groups of faintly stained marginal granules and dispersed mitochondria are also to be seen.

Fig. 82. Primordial oögonium. Golgi apparatus.

Plate 46.

All figures were outlined with a Zeiss oil-immersion 120; fig. 85—89, 91—95, 97—99, 101—103 were outlined with a Zeiss K 15× ocular, fig. 90, 96, 100 — with a Zeiss K 10× ocular. Fig. 85—92: Kolatchev-Hirschler; fig. 93—96: Cajal's method with counterstaining in safranin-light green; fig. 97, 98, 100—102: Flemming-Meves, Benda; fig. 99: Dietrich-Parat, Volkonsky; fig. 103: Ciaccio's method modified according to Froboese and Spröhnle. Fig. 85—92, 97, 98, 100—103 are from *Planaria gonocephala*; fig. 93—96, 99 are from *Dendrocoelum lacteum*.

Fig. 85—88. Early oöcytes. Golgi apparatus; here and there faintly stained mitochondria are to be seen. In fig. 86, 88 the dispersed vacuoles may be seen.

Fig. 89. Early oöcyte. Vacuome and a few Golgi elements.

Fig. 90. Early oöcyte. Golgi elements which surround a yolk sphere in the upper part of the oöcyte. Faintly stained mitochondria.

Fig. 91, 92. Two sections through the same late oöcyte. Golgi apparatus, vacuoles (in fig. 91 in the upper part of the oöcyte, on the right, a larger group of vacuoles may be seen), yolk spheres, faintly stained mitochondria. In fig. 91 *d* a yolk sphere partially surrounded by a Golgi element may be seen; in fig. 92 two Golgi elements are sticking to the largest yolk sphere.

Fig. 93, 94. Early oöcytes. Golgi apparatus.

Fig. 95. Early oöcyte. Vacuome.

Fig. 96. Later oöcyte. Golgi apparatus, vacuome groups (*w*), faintly stained groups of marginal granules, mitochondria almost invisible.

Fig. 97, 98. Oögonia. Chondriome.

Fig. 99. Early oöcyte. Chondriome, spherical chromidia of Gelei.

Fig. 100, 101. Slightly later oöcytes. Chondriome, yolk spheres.

Fig. 102. Portion of a grown up oöcyte. Chondriome, yolk.

Fig. 103. Sector of a late oöcyte. Golgi elements stained with sudan III.

Plate 47.

All figures were outlined with a Zeiss oil-immersion 120; fig. 104, 112, 115 were outlined with a Leitz 12 \times periplan. ocular, fig. 105—111, 113 — with a Zeiss K 15 \times ocular, fig. 114, 116—129 — with a Zeiss K 10 \times ocular. All figures represent living cells; fig. 104—112, 114, 116—129 — cells stained vitally in neutral red, fig. 115 — cell stained in both neutral red and Janus green. Fig. 104—113, 123—129 are from *Planaria gonocephala*; fig. 114—122 are from *Dendrocoelum lacteum*.

Fig. 104, 105. Spermatogonia. Vacuome.

Fig. 106, 107. Primary spermatocytes. Vacuome.

Fig. 108—112. Spermatids. Vacuome, acrosomal vesicle, perinuclear chondriome; in fig. 108, 110, 112 acroblast is to be seen too.

Fig. 113. Sperm nucleus has markedly slipped out of the cytoplasmic mass in which the acrosomal vesicle and chondriome remain.

Fig. 114, 123. Oögonia. Vacuome.

Fig. 115. Early oöcyte. Vacuome, chondriome.

Fig. 116, 117. Early oöcytes. Vacuome, chondriome.

Fig. 118, 119. Slightly later oöcytes. Vacuome, marginal granules; in fig. 119 chondriome and four Golgi elements (in the lower part of the oöcyte) are also to be seen.

Fig. 120, 121. Later oöcytes. Vacuome, marginal granules, chondriome.

Fig. 122. Sector of a grown-up oöcyte. Vacuome, marginal granules.

Fig. 124, 127—129. Early oöcytes. Vacuome, yolk spheres; in fig. 127—129 the chondriome is to be seen too.

Fig. 125, 126. Early oöcytes. Vacuome; in fig. 126 the chondriome may also be seen.

Plate 48.

All figures were outlined with a Zeiss oil-immersion 120; fig. 130—134 were outlined with a Zeiss K 10 \times ocular, fig. 135 — with a Zeiss K 7 \times ocular. All figures represent living cells of *Planaria gonocephala* stained in neutral red.

Fig. 130. Early oöcyte. Vacuome, chondriome, yolk.

Fig. 131. Slightly later oöcyte. Vacuome, chondriome, yolk; the smallest yolk element is stained a faint rose.

Fig. 132. Oöcyte almost grown up. Vacuome, the largest yolk element is stained a somewhat deeper rose.

Fig. 133, 134. Early oöcytes. Vacuome, chondriome, part of the yolk is stained in neutral red.

Fig. 135. Oöcyte almost grown-up. Yolk intensely stained in neutral red; chondriome almost invisible.

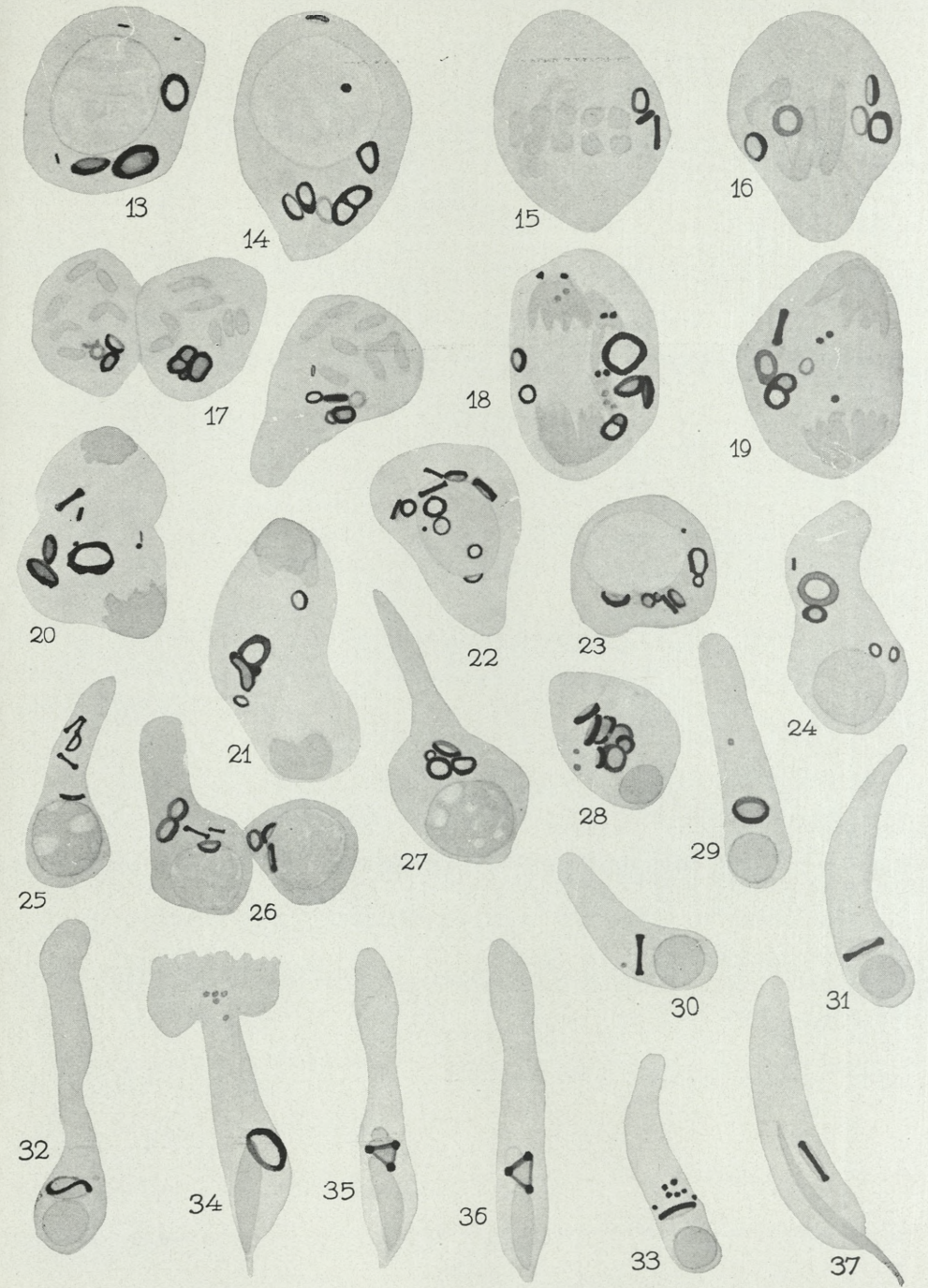
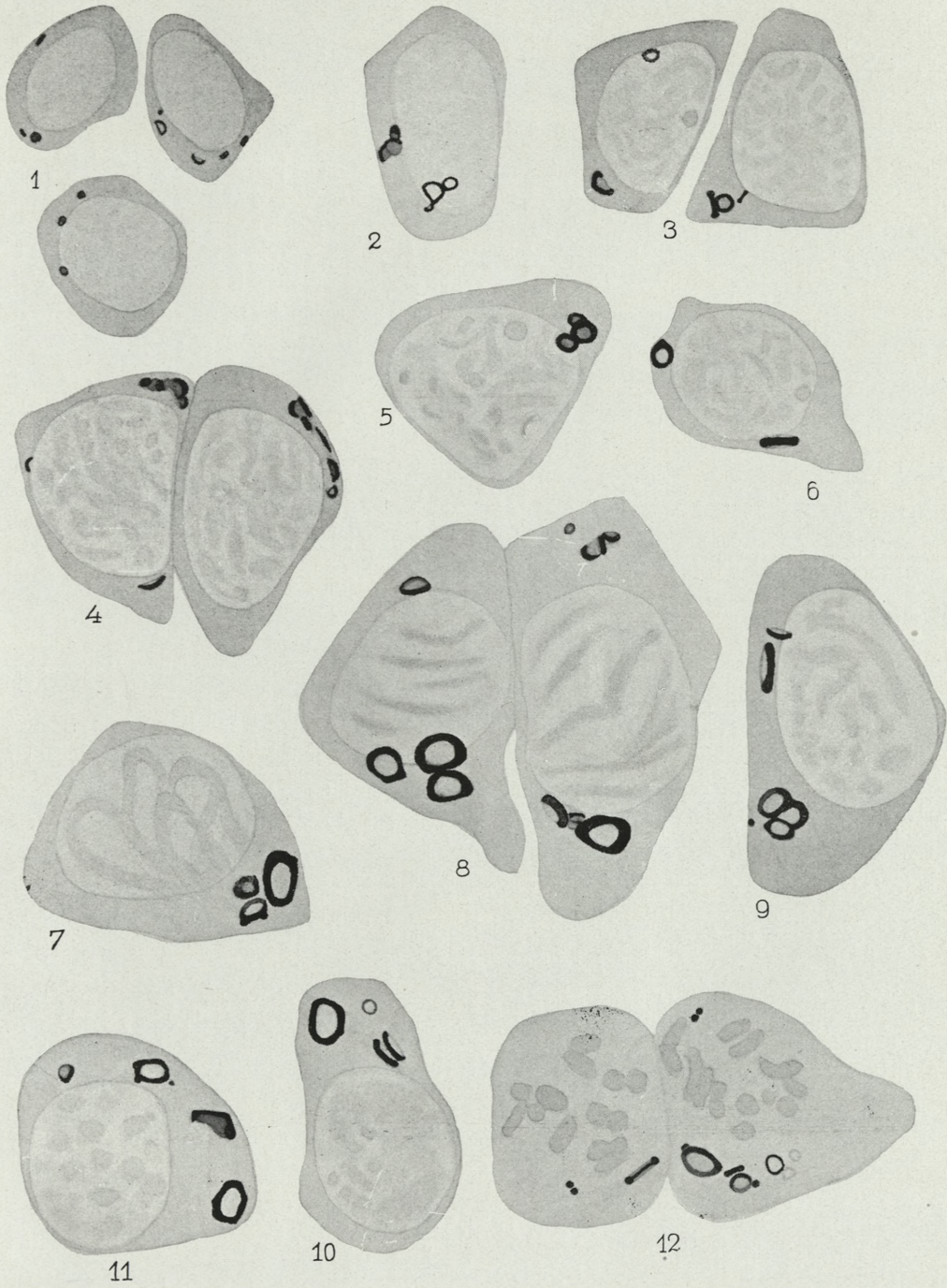
Plate 49.

All figures were outlined with a Zeiss oil-immersion 120; fig. 136, 137 were outlined with a Zeiss K 10 \times ocular, fig. 138, 139 — with

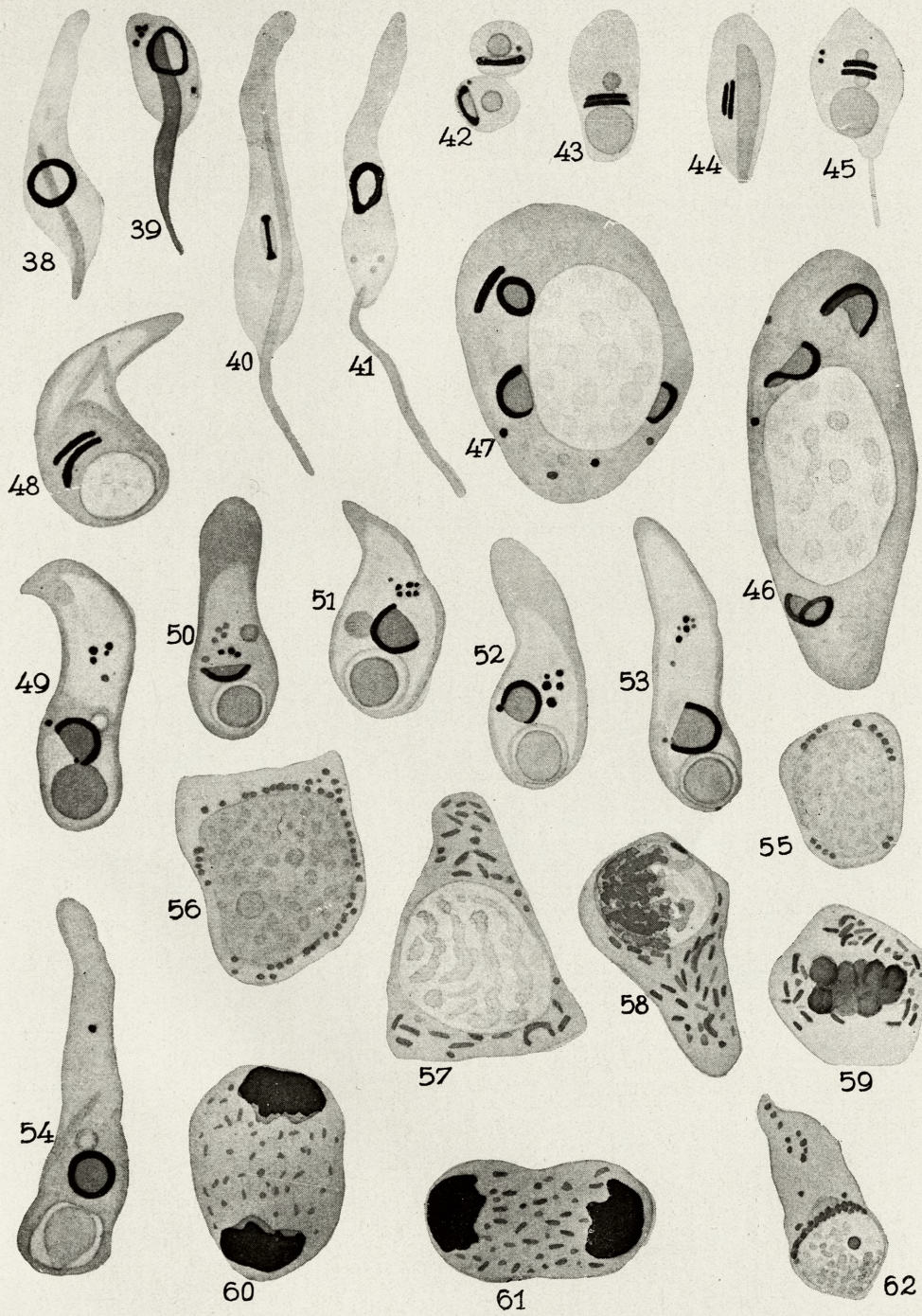
a Leitz 12 X periplan. ocular, fig. 140—144 — with a Zeiss K 15 X ocular. All figures represent living cells; fig. 136—138, 140, 143, 144 — cells stained in Janus green, fig. 139 — cell stained in gentian violet. Fig. 136, 137, 140—144 are from *Planaria gonocephala*; fig. 138, 139 are from *Dendrocoelum lacteum*.

- Fig. 136, 137. Oöcytes. Chondriome, yolk.
- Fig. 138, 139. Oöcytes. Chondriome.
- Fig. 140. Early spermatocyte. Chondriome.
- Fig. 141. Later spermatocyte. Chondriome.
- Fig. 142. Later spermatocyte. Golgi apparatus.
- Fig. 143, 144. Spermatids. Chondriome, acrosomal vesicle.

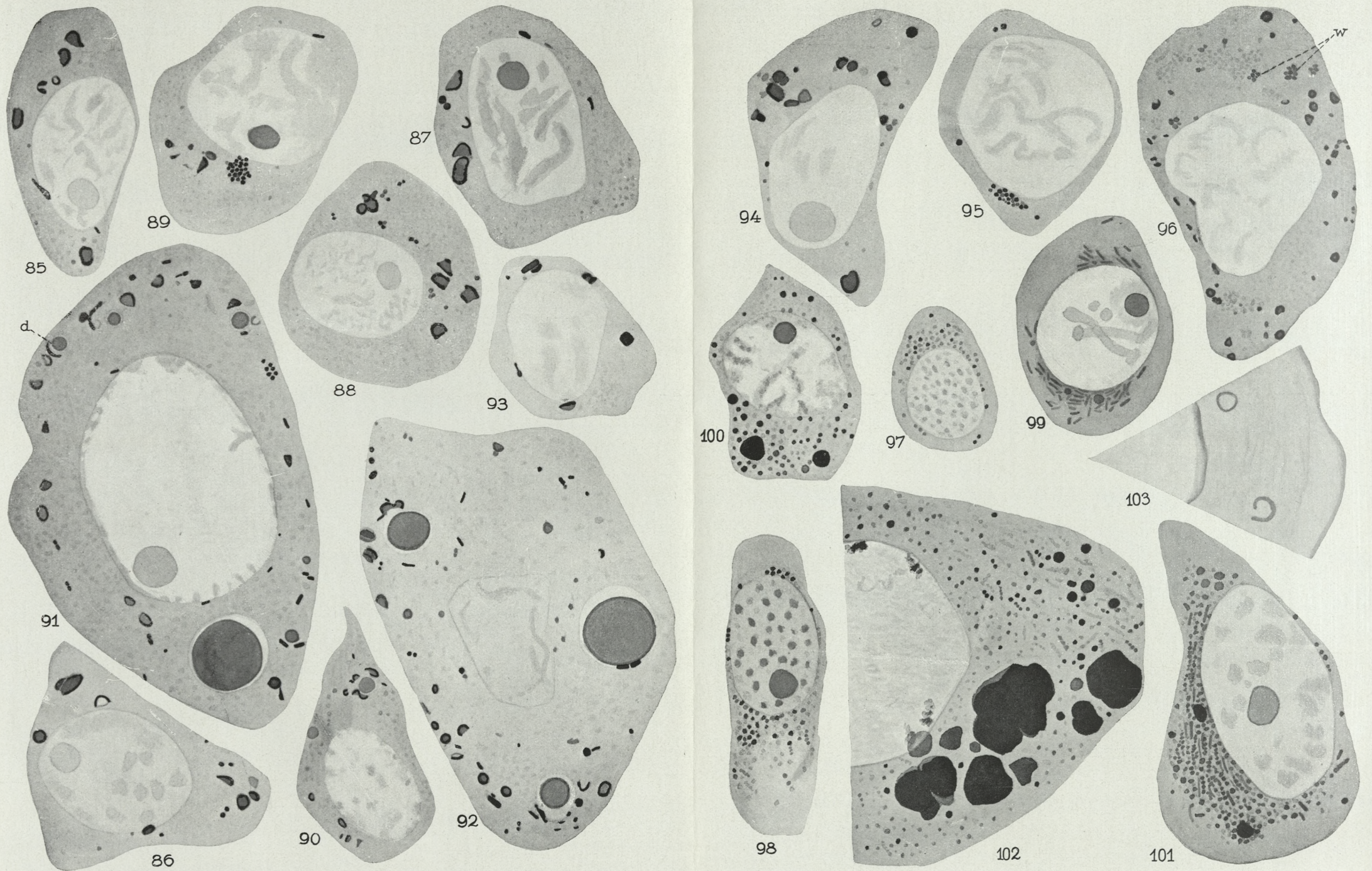
Zoological Institute of the Jan Kazimierz University, Lwów.



K. Sembrat del.

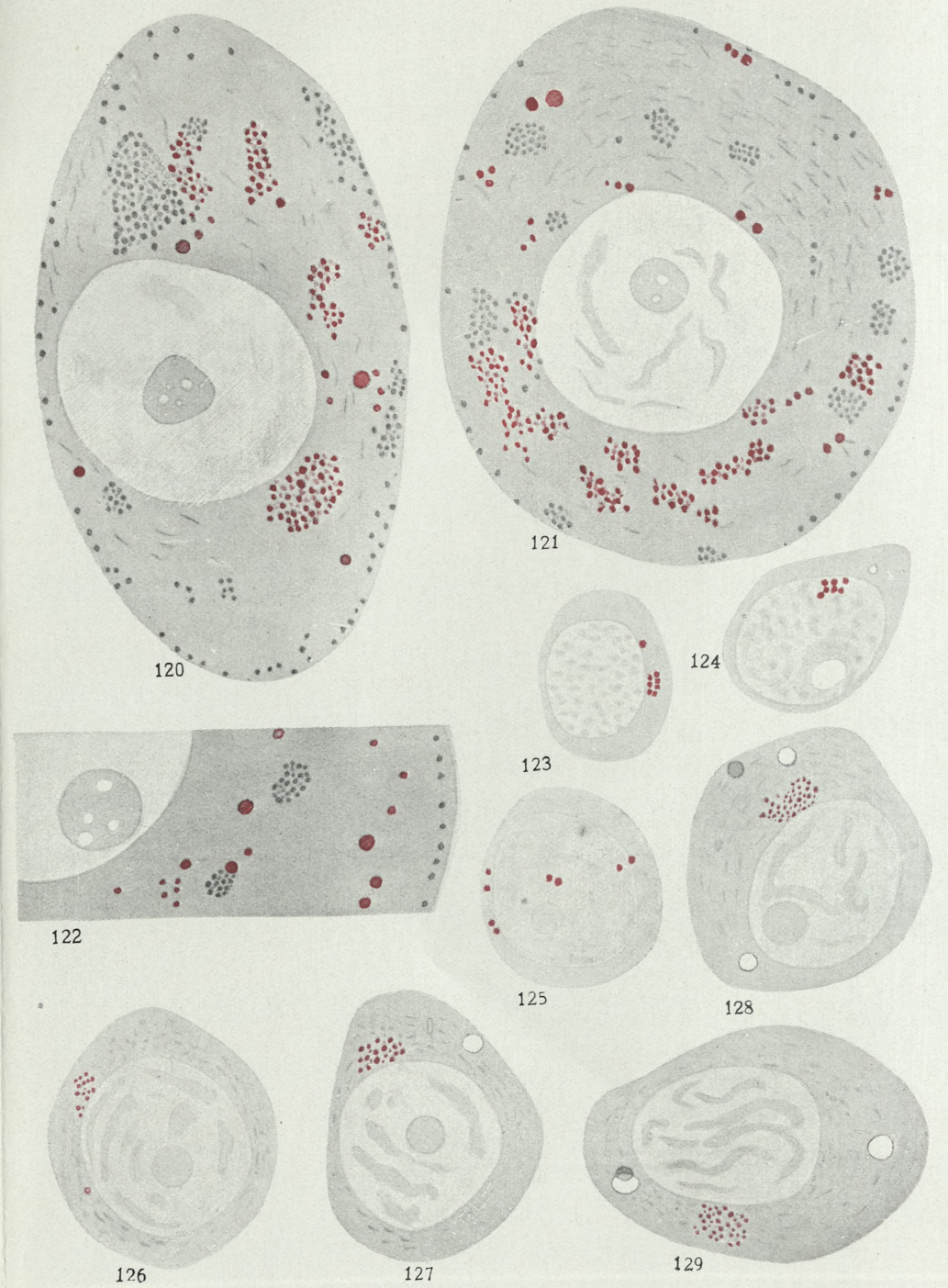
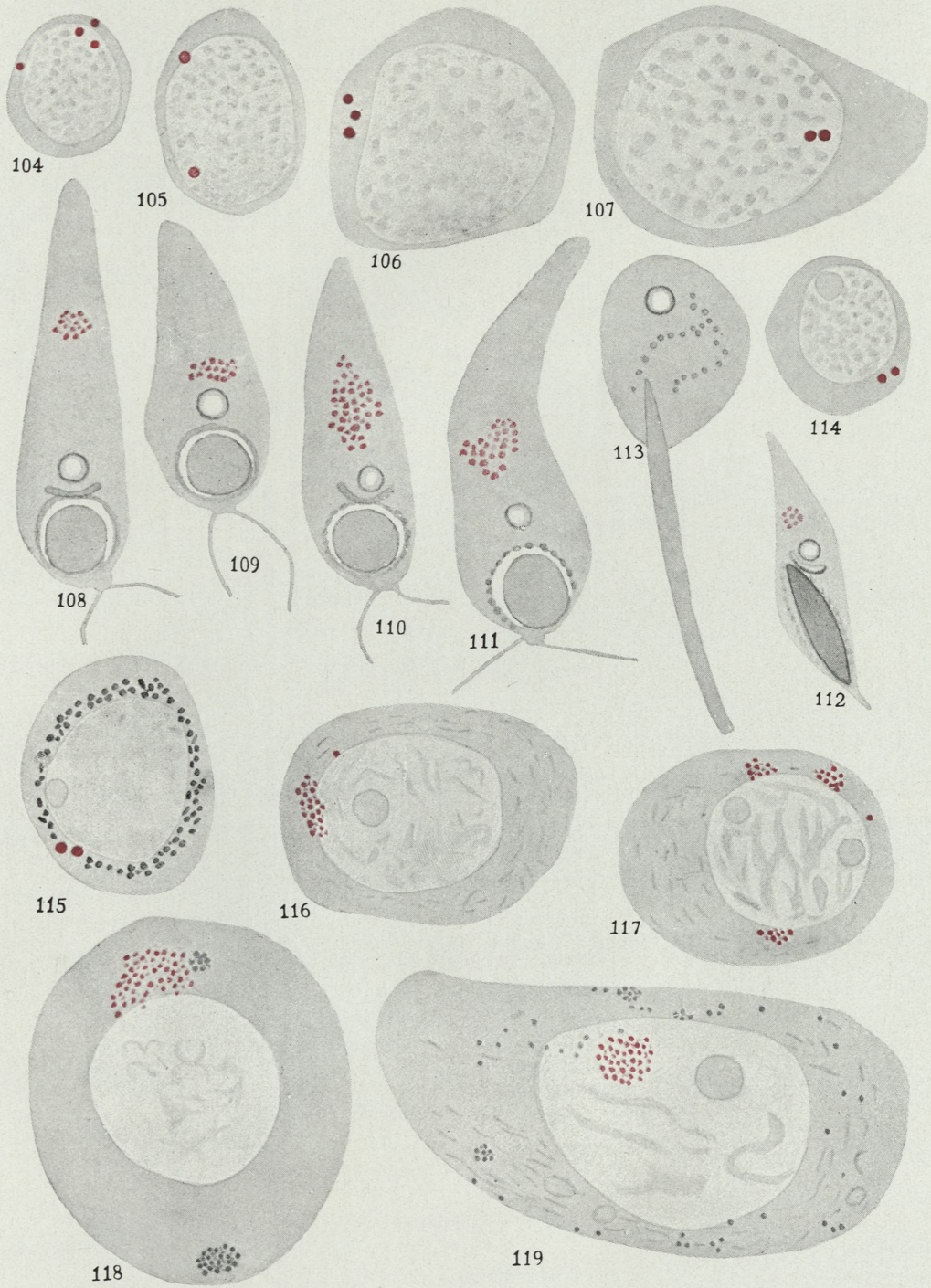


K. Sembrat del.

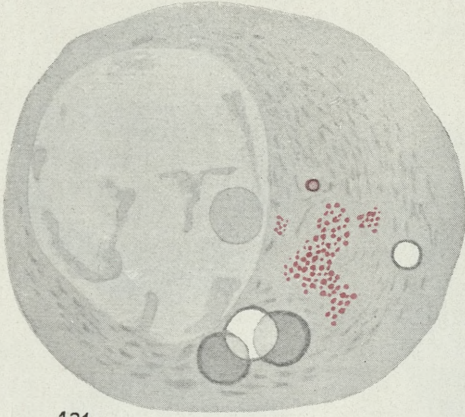


K. Sembrat del.

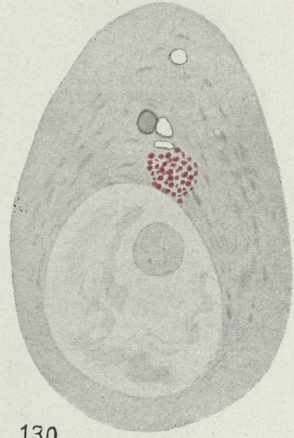




K. Sembrat del.



131



130



132



133

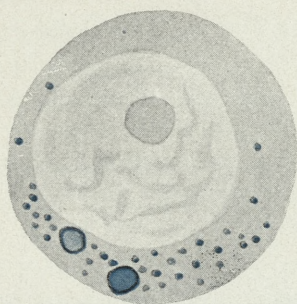


134

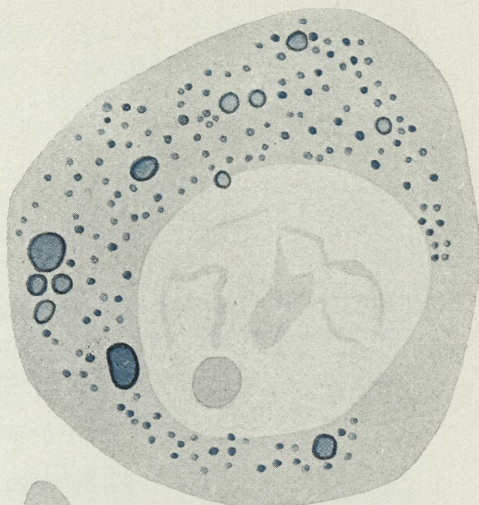


135

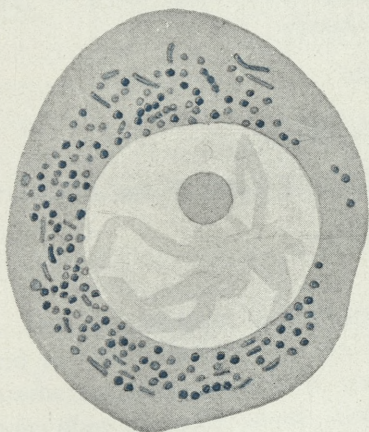
K. Sembrat del.



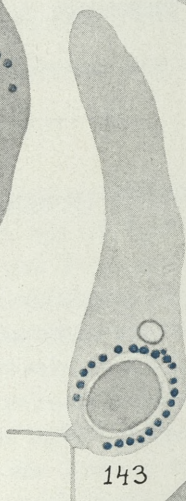
136



137



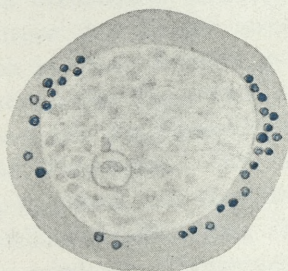
138



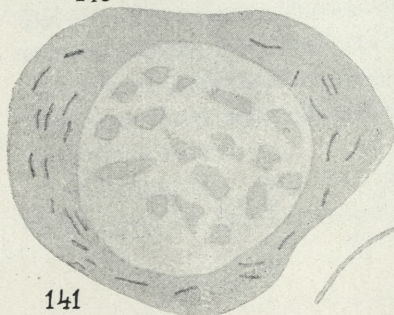
143



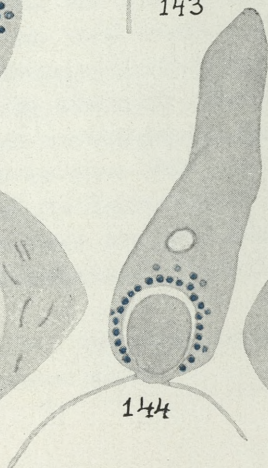
139



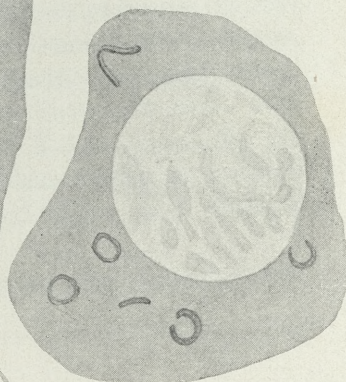
140



141



144



142

K. Sembrat del.

O budowie histologicznej gruczołów przednich larw mrówek. — Über den histologischen Bau der Spinndrüsen bei Ameisenlarven.

Mémoire

de M. J. JODŁOWSKI,

présenté dans la séance du 1 Décembre 1930 par M. H. Hoyer m. t.

(Planche 50).

Die Spinndrüsen der Ameisenlarven sind sehr wenig bekannt und in der Literatur finden wir über sie lediglich kurze anatomische Angaben. Chun (1) und Doflein (2) berichten nur allgemein über die sehr stark entwickelten Spinndrüsen der Larven von *Oecophylla*. Dieselben bestehen aus vier geschlängelten, den Körper der Länge nach durchziehenden Drüsenschläuchen, die sich in einen kurzen gemeinsamen Ausführungsgang vereinigen und an der Unterlippe nach außen münden. Karawajew (5, 6) beschrieb die Spinndrüsen der Larven von *Lasius*, *Tetramorium* und *Polyrhachis*. Bei den zwei ersten Gattungen bestehen die Spinndrüsen aus vier Drüsenschläuchen, die sich paarweise in zwei Schläuche vereinigen, die wiederum einen kurzen gemeinsamen, am vorderen Körperende ausmündenden Ausführungsgang bilden. Bei der Larve von *Tetramorium* sind die Drüsenschläuche sehr schwach entwickelt, weil die Larve keinen Kokon spinnt. Bei der Larve von *Polyrhachis* sollen nur zwei Drüsenschläuche vorkommen, die einen sehr komplizierten Verlauf haben und reichlich anastomosieren.

Histologische Angaben über Spinndrüsen der Ameisenlarven finden wir in der Literatur nicht.

Meine Untersuchungen wurden an den Larven von *Lasius niger*, *Lasius flavus*, *Formica rufa* und *Formica fusca* vorgenommen. Die Larven wurden mit Bouins oder Carnoys Gemisch fixiert. Die Paraffinschnitte ($6\ \mu$) wurden mit Böhmers Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin, in beiden Fällen mit Eosin-Nachfärbung, schließlich mit Methylgrün-Pyronin (nach Pappenheim-Unna), sowie mit Wasserblau-Eosin gefärbt.

Die anatomischen Verhältnisse.

Die Spinndrüsen der Ameisenlarven¹⁾ kann man zur dritten Gruppe der von Łoziński unterschiedenen Spinndrüsen zählen. Die Spinndrüsen dieser Gruppe setzen sich aus vier, paarweise zu beiden Seiten des Darmes liegenden Drüsenschläuchen zusammen. Die vier Drüsenschläuche vereinigen sich zu je zwei in einen gemeinsamen Gang und diese zwei Gänge bilden wiederum einen kurzen Ausführungsgang, welcher an der Unterlippe nach außen mündet.

Diese Art der Spinndrüsen tritt auch bei *Apantheles* und bei den Wespenlarven auf.

Bei den Gattungen der Ameisen, die ich untersuchte, sind die Drüsenschläuche schwächer entwickelt als bei den Wespenlarven, was wir aus der Rekonstruktion Fig. 1, Taf. 50 ersehen können. Wenn wir diese Rekonstruktion der Drüsenschläuche mit der Fig. 1 in der Arbeit von Łoziński (8, I) vergleichen, die eine Wespenlarve von ungefähr 2 mm Länge darstellt, so merkt man sofort das Fehlen bei den Ameisenlarven der zahlreichen Windungen der Drüsenschläuche, die bei den Wespenlarven so deutlich hervortreten.

Bei unseren Ameisen verbinden sich die zu beiden Seiten paarweise liegenden Drüsen (Abschnitt I) in je einen jederseits des Darmes liegenden unpaaren Schlauch (Abschnitt II); diese Vereinigung schaut wie ein kleines gedrucktes *h* aus. Die aus dieser Vereinigung entstandenen unpaaren Drüsenschläuche verbinden sich nach vorne in einen kurzen Ausführungsgang, welcher unter der Speiseröhre entlang führt und mit der Spinnöffnung an der Unterlippe ausmündet (Abschnitt III). Die Spinnöffnung hat die Gestalt einer Querspalte, welche, wie bei den Wespenlarven, von zwei Chitinblättchen begrenzt wird.

¹⁾ mit Ausnahme der recht eigentümlichen Spinndrüsen der *Polyrhachis*-Larve (Karawajew, l. c.).

Interessant ist die Tatsache, daß die erwähnte Mündung des Ausführungsganges bei den Wespenlarven nach oben, bei den Ameisenlarven aber nach unten gerichtet ist.

Bei den Wespenlarven ist die Lage der Spinnöffnung nach Łoziński scheinbar dadurch zu erklären, daß die Larven vor der Zeit der Erzeugung des Drüsenspinnssekretes noch ein anderes Sekret ausscheiden, welches höchstwahrscheinlich die Rolle des Speichels spielt. Dieses Sekret können die Larven infolge der nach oben gekehrten Drüsenmündung bei eingezogener Unterlippe in die Mundhöhle richten.

Der Apparat, welcher das Ausfließen der Spinnsubstanz aus dem Ausführungsgange reguliert, wird von drei Muskelpaaren gebildet. Zwei Paare derselben liegen unterhalb, ein Paar wiederum oberhalb des Ausführungsganges (Fig. 2, 4). Die beiden unteren Muskelpaare (m_1 , m_2) haben einen verschiedenen Verlauf, was man am besten an Sagittalschnitten ersieht (Fig. 4). Das Muskelpaar m_1 nimmt seinen Anfang in dem Punkte, der in der Zeichnung mit dem Buchstaben *a* bezeichnet ist, auf der Innenfläche der Lippe, nahe dem hinteren Rande derselben (*), wobei ihr Ende in dem mit *b* bezeichneten Punkte am unteren Rande des Ausführungsganges liegt. Diese Muskeln laufen daher in der Richtung nach vorn und schräg nach oben. Das Muskelpaar m_2 beginnt im Punkte *c* ebenfalls auf der Innenfläche der Lippe, aber im vorderen Teil gleich unterhalb der Spinnöffnung. Es schiebt sich zwischen das Muskelpaar m_1 ein und läuft etwas nach rückwärts und nach oben und setzt sich an der unteren Wand des Ausführungsganges im Punkte *d* rückwärts hinter dem Ansatz der Muskeln m_1 (Fig. 2 und 4) an. Das oberhalb der Spinnmündung liegende Muskelpaar m_3 entspringt an den Seiten im Punkte *e* (Fig. 2) auf der Innenfläche der Unterlippe im oberen Teil, welcher an die Mundöffnung anliegt. Diese Muskeln laufen nach vorn schräg abwärts, vereinigen sich in der Mittelfläche des Körpers und setzen sich an dem oberen Rande der Spinnmündung fest.

Einen ähnlichen Muskelapparat beschrieb Łoziński bei den Wespenlarven; dieser unterscheidet sich jedoch durch die Anordnung der Muskeln. Bei den Wespenlarven liegen zwei Muskelpaare oberhalb des Ausführungsganges und ein Paar unterhalb desselben. Wir haben hier also das umgekehrte Verhältnis wie bei den Ameisenlarven.

Der Muskelapparat an der Mündung des Ausführungsganges, welcher das Spinnsekret nach außen leitet, hat eine doppelte Aufgabe zu erfüllen, und zwar öffnet er erstens die spaltenförmige Spinnöffnung, die wegen der elastischen Chitinschichte der Unterlippe sowie des Endabschnittes gewöhnlich geschlossen ist und reguliert dabei die Breite der Öffnung und daher ebenfalls die Geschwindigkeit des Ausflusses des Sekretes. Die zweite Aufgabe besteht wohl darin, daß in bestimmten Fällen eine Änderung der Lage sowie der Richtung der Spinnöffnung möglich ist, was besonders bei den Ameisen wahrscheinlich der Fall wäre. Und zwar kann durch die Kontraktion des Muskelpaares m_1 die Richtung der Mündung nach oben gegen die Mundöffnung zugekehrt, dagegen durch Kontraktion des Muskels m_2, m_3 kann die Öffnung wieder nach unten gekehrt werden.

Die histologischen Verhältnisse.

Die einzelnen Abschnitte des Spinnapparates bei den Ameisenlarven unterscheiden sich durch den Bau der Epithelzellen, die auf einer dünnen strukturlosen Basalmembran liegen.

Den Spinnapparat der Ameisenlarven kann man anatomisch sowie auch histologisch in drei Abschnitte einteilen:

Abschnitt I, der eigentliche Drüsenabschnitt, welcher von vier Drüsenschläuchen gebildet wird. Diese Schläuche vereinigen sich auf beiden Seiten zu je zwei in einen

Abschnitt II-Reservoirabschnitt, in welchem man jedoch gleichfalls zu einer gewissen Zeit Absonderungserscheinungen beobachten kann. Die beiderseitigen Abschnitte II verbinden sich endlich in einen gemeinsamen unpaaren

Abschnitt III, der nur als ein Ausführungsgang für das Sekret dient.

Der I. Drüsenabschnitt.

Die Drüsenschläuche (Abschnitt I) erinnern ihrem Aussehen nach an die Drüsenschläuche der Wespenlarven, die Anzahl der Zellen jedoch, die auf den Drüsenquerschnitt entfällt, beträgt bei den Ameisenlarven 3—5, während sie bei den Wespenlarven 7—9 beträgt. Infolgedessen ist das Drüsenlumen bei den Ameisenlarven gewöhnlich im Verhältnis zu der Zellhöhe kleiner (Fig. 11, 12).

Die Grenzen der Zellen sind immer sichtbar, wenngleich manchmal deren Auffindung einige Schwierigkeiten bereitet. Im Plasma der Zellen, welches eine feinkörnige Struktur besitzt, sieht man schon ziemlich früh keulenförmige oder stäbchenförmige Körperchen, welche sich basisch färben und den von Łoziński beschriebenen ergastoplasmatischen Gebilden entsprechen, die unter dem Einflusse der Nukleolarsubstanz im Plasma entstanden sind (Fig. 13). Innerhalb der Zelle sehen wir verhältnismäßig große, blasenförmige Kerne.

Im Kerngerüst sieht man viele kleine Chromatinkörperchen und dazwischen liegen zahlreiche Nukleolen, die sich gewöhnlich mit saueren Farbstoffen färben. Die Anzahl (bis 40) und Größe derselben hängt von dem funktionellen Zustande der Zelle ab.

In den Drüsenschläuchen, welche noch kein Spinnsekret produzierten, sehen wir oft einen feinen Bürstensaum, der aber bedeutend schwächer entwickelt ist als bei den Wespenlarven. Außerdem kann man öfters bemerken, daß sich das Plasma in dem an das Drüsenlumen anliegenden Zellteil seinem Aussehen nach von dem übrigen Zellplasma unterscheidet: es färbt sich nämlich bedeutend heller und besitzt keine sich dunkler basisch färbenden Stäbchen oder ergastoplasmatischen Gebilde. In manchen Zellen bildet diese Protoplasmapartie einen schmalen Streifen an der Zelloberfläche, welcher sich scharf von dem übrigen Plasma abhebt (Fig. 11, Zelle a). In anderen Zellen erhebt sich dieses »helle« Plasma hügelig auf der Oberfläche der Zelle (Fig. 11, folgende Zellen: b, c, d und Fig. 13). Manchmal treten an der Grenze des »hellen« Plasmas kleine Vakuolen auf (Fig. 13). Das Bild, welches wir hier sehen, erinnert gewissermaßen an das Zellenbild des Drüsenschlauches der Wespenlarve (Fig. 46 der Arbeit von Łoziński (8, II)).

Wenn wir eine Reihe von Präparaten der Drüsenschläuche vergleichen, sehen wir, daß die hellen Plasmapartien sich periodisch als »Exkretionshügel« bilden. Es kommt jedoch in diesem Abschnitte der Drüsenschläuche nicht zum Abreißen der Exkretblasen. Das sich hier im Plasma ansammelnde vollkommen flüssige Absonderungsprodukt gelangt höchstwahrscheinlich durch Diffusion in das Drüsenlumen, welches infolgedessen oft auf den Schnitten bedeutend erweitert erscheint. Dieses Sekret, von dessen Anwesenheit die sehr bedeutende Erweiterung des Drüsenlumens im Augenblicke

des Fixierens des Gewebes zeugt, unterliegt während der Herstellung der Präparate in bedeutendem Maße der Auspülung, so daß manchmal nur spärliche, flockenartige Überreste noch hie und da zu sehen sind. Jedenfalls steht dasselbe höchstwahrscheinlich in keiner Beziehung zu der eigentlichen Spinnsubstanz, welche sich mit Eosin intensiv rot färbt und auf den Schnitten eine geronnene körnige oder knäulige Masse darstellt (Fig. 12).

Die analog aussehenden Zellen der Drüsenschläuche scheiden bei den Wespenlarven auf ihrer Oberfläche winzig kleine Körnchen oder auch Tropfen einer Substanz aus, welche sich in den Präparaten mit Eosin rot färbt; es ist dies also ein Stoff, welcher zum Bau der Spinnabsonderung gehört (Łoziński (8, II) Fig. 46). Daraus ersehen wir, daß bei morphologisch ähnlichen Zellen das Produkt ihrer Ausscheidungstätigkeit in einzelnen Fällen abweichend sein kann.

Abschnitt II — Reservoirabschnitt.

Während der zweite Abschnitt der Spinndrüsen, die zwei zu beiden Seiten der Larve liegenden unpaarigen Drüsenschläuche bei den Wespenlarven sich grundsetzlich von dem Drüsenabschnitt sowohl dem Aussehen der Zellen als auch ihrer Funktion nach unterscheidet, so ist bei den Ameisenlarven dieser Abschnitt den Drüsenschläuchen des Abschnittes I vollkommen ähnlich. Die Zellen dieses Abschnittes, gewöhnlich 5—7 auf den Umfang des Drüsenschlauches, sind also den Zellen des I. Drüsenabschnittes vollkommen ähnlich; ihre Gestalt ist aber jedoch von der Ausfüllung des Drüsenschlauches abhängig (Fig. 5, 6, 7). Wie ich vorher bemerkte, erzeugen die Zellen des II. Abschnittes noch vor der Periode der Bildung der Spinnsubstanz irgend ein flüssiges Absonderungsprodukt; dieses sammelt sich ähnlich, wie später das Spinnsekret, im Abschnitte II und infolgedessen erweitert sich das Drüsenlumen bedeutend und zugleich verändert sich die Gestalt der Zellen. In Figur 5 sehen wir einen leeren Drüsenschlauch. Sein Drüsenlumen ist vollständig zusammengezogen und hat die Gestalt einer schmalen Spalte, die sich mit ihren Abzweigungen zwischen die Nachbarzellen einschiebt. Diese Zellen sind dem Aussehen nach den Zellen des I. Drüsenabschnittes, sowohl bei den Ameisenlarven (Fig. 11), wie auch bei den Wespenlarven

sehr ähnlich. Man sieht in ihnen gleichfalls fadenförmige, ergastoplasmatische Gebilde, welche sich basisch färben, nur besitzen sie keine hellere Plasmapartie an der Zelloberfläche. In den Fig. 6 und 7 sehen wir Querschnitte durch Drüsenschläuche des II. Abschnittes in verschiedenem Grade mit Spinnabsonderungen ausgefüllt. In den Zellen dieser Drüsenschläuche sieht man in dieser Periode weder ergastoplasmatische Fäden, noch irgend eine Funktionsveränderung. Infolge der Anhäufung von Absonderungen in diesem Abschnitte bei den Ameisenlarven bezeichnete ich ihn als »Reservoirabschnitt«; dies bildet gleichfalls einen charakteristischen Unterschied zwischen den Spinnrüsen der Wespen- und Ameisenlarven. Bei den Wespenlarven übernimmt nämlich der Endabschnitt des Rückenpaares der vier Drüsenschläuche die Rolle des Reservoirs für das Spinnsekret, also ein Teil des I. Abschnittes, die Drüsenschläuche des II. Abschnittes dagegen sammeln bei den Wespenlarven niemals Sekrete an und das Sekret geht durch diese mit einem schmalen Streifen hindurch. Zugleich fällt die Ähnlichkeit zwischen dem Aussehen der Zellen des mit dem Sekrete gefüllten Reservoirteiles des I. Drüsenabschnittes bei den Wespenlarven (Fig. 17. bei Łoziński (8, II)) und zwischen dem Bild der Drüsenzellen des II. Abschnittes (von mir auf Fig. 7. angegeben) auf.

Wenn wir diejenigen Teile der Drüsenschläuche, die bei den Wespen- und Ameisenlarven anatomisch fast vollständig identisch sind, vergleichen, so müssen wir feststellen, daß die Abschnitte I. und II. der Ameisenlarven nur dem Abschnitte I. der Wespenlarven histologisch und physiologisch entsprechen, während der Abschnitt II. der Wespenlarven nur für diese selbst charakteristisch ist, falls nicht ähnliche Verhältnisse auch noch bei anderen verwandten Hautflüglerlarven aufgefunden werden.

Für eine Homologie zwischen dem II. Abschnitte der Drüsenschläuche bei den Ameisenlarven und dem I. Abschnitte der Wespen- und Ameisenlarven sprechen noch Bilder, die ich manchmal in diesem Abschnitte bei jüngeren Ameisenlarven fand, welche ebenfalls den Bildern bei ebensolchen Wespenlarven im I. Abschnitte entsprechen. Hier handelt es sich nämlich um die Entstehung von Sekretblasen bei der Produktion eines Sekretes vor der Bildung der Spinnabsonderung.

Die Fig. 8 und 9 zeigen uns die Art und Weise der Sekretbildung im II. Abschnitte der Spinnrüsen bei den Ameisenlarven. Diese Bilder entsprechen vollkommen den Fig 21 und 26 in der Arbeit von Łoziński (8, II), welche die Drüsenschläuche des I. Abschnittes bei einer analogen Funktion darstellen. Endlich nimmt bei den Ameisenlarven der II. Abschnitt an der Bildung der Spinnabsonderung teil, während er bei den Wespenlarven dabei unbeteiligt ist.

Abschnitt III—Ausführungsgang.

Der Ausführungsgang stellt einen ziemlich breiten Schlauch dar, der aus hohen walzenförmigen Zellen, mit körnigem Plasma und einem ovalen nicht zu großen Kerne, besteht. Die Zahl der Zellen des Ausführungsganges beträgt im Querschnitt bei den Larven von *Formica rufa*, *Formica fusca* und *Lasius niger* ungefähr 18, dagegen bei den Larven von *Lasius flavus* 8—14. Das Protoplasma der Epithelzellen besitzt eine körnige Struktur und färbt sich mit Eosin stärker als das Plasma der Zellen in den vorhergehenden Abschnitten (Fig. 3). Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin sieht man keine fadenförmige Gebilde, welche z. B. im analogen Abschnitte des Spinnapparates der Wespenlarven in der Gestalt von »Tonomitomen« auftreten und entlang der Längsachse der Zelle einander parallel laufen. An ihrer Basis sind die Zellen breiter, und zwischen denselben treten manchmal längliche, spindelförmige Spalten auf. Dies sind höchstwahrscheinlich künstliche Gebilde, die durch Zusammenziehung der Zellen unter dem Einflusse von Fixierflüssigkeiten oder anderen technischen Eingriffen entstanden sind. Die Zellkerne liegen ungefähr in der Mitte, seltener an der Zellbasis. Das Chromatingerüst setzt sich aus kleinen, unregelmäßigen Körnchen zusammen, zwischen denen 1—2 große, sich intensiv mit Eosin färbende Nukleolen auftreten. Diese Zellen zeigen keine Merkmale der Drüsenelemente mehr. Ihre Oberfläche, die an das Lumen des Ausführungsganges grenzt, ist mit einem Chitinhäutchen bedeckt, welches in der Figur 3 schwarz angedeutet wurde. In dem kurzen Endabschnitte, dicht an der Mündung, werden die Zellen des Ausführungsganges bedeutend niedriger und nähern sich ihrem Aussehen nach den Hypodermalzellen (Fig. 2 und 4). In diesem Endteil des III. Ab-

schnittes sehen wir nach innen eine bedeutend stärkere Chitinschicht, welche hier auch härter ist als im vorhergehenden Teil und eine ihr eigene Färbung besitzt. Das Lumen ist hier gewöhnlich zusammengepreßt, wahrscheinlich infolge der Elastizität des Chitins selbst. In diesem Teile befinden sich auch die Ansätze der drei Muskelpaare, welche die Spinnmündung öffnen und die ich oben (Seite 747) beschrieben habe.

Aus der vorhergehenden Beschreibung der anatomischen und histologischen Verhältnisse ersehen wir, daß zwischen dem Spinnapparat der Ameisenlarven und Wespenlarven eine bedeutende Ähnlichkeit besteht; sie zeigt sich besonders in der anatomischen Architektur der Drüsen als auch zum Teil in der Morphologie der Drüsenzelle selbst. Dagegen treten wiederum bedeutende Unterschiede sowohl in der Verteilung der den Spinnstoff produzierenden Drüsenzellen, als auch in der Differenzierung der Ausführungswege.

Die Bildung des Spinnstoffes in den Drüsenzellen.

Bei der Bildung der Spinnabsonderung in den Zellen der betreffenden Drüsen bei den Insekten bemerkte man schon lange den Anteil der Kerne. Zuerst richtete Gilson bei den Schmetterlingsraupen seine Aufmerksamkeit darauf, wonach in dieser Richtung Maziarski (10) sehr deutliche und interessante Bilder bei denselben Larven erzielte.

An der Hand der Beobachtungen von Maziarski wissen wir, daß in der Bildungsphase der Spinnabsonderung sich in den Kernen die Nukleolarsubstanz bedeutend vermehrt, worauf sie ins Plasma ausgeschieden wird, wo sie entweder selbst das Sekret bildet, oder ein, wie es der Verfasser nennt, »un prosécret« darstellt, also eine Art Material, aus welchem erst das Sekret entsteht. Der Bilderreichtum, den Maziarski bei den Schmetterlingsraupen beobachtete, steht im Zusammenhang mit der Intensität der Produktion der Spinnabsonderung bei den angeführten Insektenformen und vielleicht auch mit der Beschaffenheit des Sekretes selbst. Bei anderen Insekten konnte man zwar bisher solch verschiedenartige Bilder der Kernabsonderung, wie sie Maziarski bei den Schmetterlingsraupen entdeckte, nicht aufweisen, doch fand man grundsätzlich die mittelbare oder unmittelbare Beteiligung der Nukleolarsubstanz ebenfalls auch bei anderen Insektenlarven und

zwar bei den Ameisenlöwen und Wespenlarven (Łoziński) und letzthin auch bei den Köcherfliegen ¹⁾.

Die Produktion des Spinnstoffes selbst erfolgt gewöhnlich auf verschiedene Art: ein Teil des Sekretes erscheint auf der Zelloberfläche als kleine Tröpfchen und sickert direkt aus dem Plasma heraus, andere Partien desselben entstehen wiederum innerhalb des Plasmas und sammeln sich in Gestalt größerer und kleinerer Tröpfchen, welche aus der Zelle herausfließen. Es können sich auch innerhalb der Zelle kleine Körnchen oder Tröpfchen bilden, welche an die Zelloberfläche wandern und von dort in das Drüsenlumen gelangen. Endlich kann das Sekret direkt aus dem Kerne als Nukleolarsubstanz herausdringen und entweder in das Plasma oder sogar, falls sich der Kern bis unter die Oberfläche der Zelle schiebt, direkt aus dem Kerne in das Drüsenlumen herausfließen (Ameisenlöwenlarve).

Diese verschiedenen Entstehungsarten des Spinnstoffes hängen nach Łoziński scheinbar damit zusammen, daß die Spinnabsonderung selbst kein einheitliches Gebilde ist. Sie setzt sich einerseits aus einer an der Luft schnell gerinnenden Substanz zusammen (bei den Seidenspinnern das Fibroin), sowie andererseits aus einer Leimsubstanz, die langsamer gerinnt (Serizin). Diese Substanzen treten bei den verschiedenen Insektenlarven in verschiedenen Mengen auf, doch kann man sie immer in den fertigen Gespinnsten unterscheiden.

Die Bildung des Spinnstoffes kann man in den Drüsenzellen sehr leicht bemerken, weil es sich sowohl in den Zellen als auch später im Drüsenlumen und in den Ausführungsgängen mit saueren Farbstoffen, besonders mit Eosin intensiv färbt.

Bei unseren einheimischen Ameisen tritt bekanntlich die Spinnstoffproduktion nur in der Unterfamilie *Formicinae* auf, wobei sie nicht sehr reichlich ist. Daher sieht man die bezüglichen Tä-

¹⁾ Nach den in histologischer Abteilung des Institutes für vergleichende Anatomie an der Jagellonischen Universität in Kraków von meinem Kollegen, Herrn St. Wajda durchgeführten Untersuchungen an den Larven von Köcherfliegen (*Phryganeidae*) nimmt an der Produktion des Spinnstoffes bei denselben die Nukleolarsubstanz teil, was von den früheren Autoren Gilson, sowie Marshall und Vorhies bereits geleugnet wurde. Die diesbezüglichen Untersuchungen, die mir der Verfasser gütigst mitgeteilt hat, werden demnächst veröffentlicht.

tigkeitsbilder während der Spinnstoffproduktion auf den Präparaten ziemlich selten. Trotzdem konnte ich feststellen, daß die Absonderungsproduktion hier ähnlich wie bei den Wespenlarven verläuft, obwohl ich im II. Abschnitte der DrüsenSchläuche auch auf etwas veränderte Bilder traf.

Bei den Ameisenlarven ist so wie bei den Wespenlarven der Anteil der Nukleolarsubstanz an der Spinnstoffproduktion nur mittelbar. Er beruht darauf, daß die Nukleolarsubstanz in das Plasma der Drüsenzelle übergeht und hier die Bildung gewisser Plasmagebilde einleitet, deren Anwesenheit im Plasma mit der sekretorischen Funktion der Zelle zusammenhängt. Die Bilder, welche ich im I. Drüsenabschnitte der Spinndrüsen der Ameisenlarven beobachtete, sind in dieser Beziehung vollständig identisch mit den Bildern welche Łoziński¹⁾ in seiner Arbeit über die Spinndrüsen der Wespenlarven angab. Daher gebe ich in der vorliegenden Arbeit nur ein Bild einer Zelle des I. Abschnittes, in der der Übergang der Nukleolarsubstanz in das Plasma sichtbar ist (Fig. 10).

Dieser Vorgang verläuft bei den Larven beider Gattungen der Hautflügler folgendermaßen: bei der Larve, welche noch keinen Spinnstoff erzeugt hat, fangen die anfänglich kleinen Kernkörperchen im Drüsenzellkerne zu wachsen an, wobei sie oft zu je zwei bis drei zusammenfließen. Die nun großen Nukleolen schieben sich bis an die Kernmembran; sie verlieren dabei ihre Neigung zur Färbung mit saueren Farbstoffen und legen sich schließlich an die Kernmembran an. An dieser Stelle verliert die letztere ihre scharfe Umgrenzung und unterliegt gewissermaßen einer Auflösung. Gleichzeitig bildet sich von der Kernseite aus eine neue Haut um die sich in dieser Weise ausscheidenden Nukleolen, so daß diese sich jetzt schon außerhalb des Kernterritoriums befinden. Nun infolge des Schwundes der Kernhaut, welche die Nukleolen vom Plasma abgrenzt, erfolgt eine unmittelbare Berührung und Vermischung der Nukleolarsubstanz mit dem Plasma. Die Folge davon ist, daß an dieser Stelle Körperchen auftreten, welche ähnlich wie die Nukleolarsubstanz im Augenblicke der Berührung mit dem Plasma, begierig basische Farbstoffe aufnehmen. Äußerst charakteristisch ist ihre Färbung mit Pyronin bei Färbung mit der Mischung Methylgrün-Pyronin (nach Pappenheim-Unna). Diese

¹⁾ Vergleiche: Łoziński (8, II). Fig. 14, 15, 32—39, 45—46.

Körperchen besitzen bei den Wespenlarven die Gestalt von Keulen oder Stäbchen, bei den Ameisenlarven dagegen treten sie, vorwiegend in Gestalt dünner Stäbchen oder Fäden auf. Am Kerne entstehen an der Stelle, wo diese Nukleolen in der oben beschriebenen Weise in das Plasma ausgeschieden wurden, an der Oberfläche buchtenförmige Vertiefungen, welche anfangs tief, später sich langsam ausgleichen. Während dieses Ausscheidungsvorganges der Nukleolarsubstanz aus dem Kerne erscheinen im Plasma sowohl in den Spinndrüsenzellen der Wespen- als auch der Ameisenlarven Vakuolen, welche später verschwinden. Ein Bild dieser Art der Ausscheidung der Nukleolarsubstanz aus dem Kerne ins Plasma sowie die Entstehung basophiler Körperchen im Plasma, welche Łoziński als ergastoplasmatische Gebilde bezeichnete (Garnier), sehen wir in Figur 10, welche eine Drüsenzelle des I. Abschnittes der Spinndrüsen einer Larve von *Formica rufa* darstellt.

Im Gegensatz zu den Wespenlarven sehen wir bei den Ameisenlarven die in der oben beschriebenen Weise entstehenden ergastoplasmatischen Gebilde bedeutend früher, lange noch vor der Bildung der Spinnsubstanz in den Zellen, zur Zeit, als sie bereits noch eine flüssige Absonderung anderer Natur wie der Spinnstoff erzeugen (Fig. 11 und 13). Ähnliche ergastoplasmatische Gebilde erscheinen auch in den Zellen des II. Abschnittes der Drüsen, gleichfalls bei jungen Ameisenlarven (Fig. 5, 8, 9). Bei den Wespenlarven treten solche Gebilde im analogen Abschnitte nicht auf.

Die Erzeugung der ergastoplasmatischen Gebilde in den Drüsenzellen mit Hilfe der Nukleolarsubstanz findet bei den Ameisenlarven periodisch statt, ähnlich wie bei den Wespenlarven und es geht ihr das Wachsen der Nukleolen, welche sich dann bedeutend vergrößern, voran (Fig. 10).

Das Verhältnis der oben erwähnten ergastoplasmatischen Gebilde zur Exkretbildung beschrieb eingehender Łoziński (8 II) bei den Wespenlarven. Zwischen den ergastoplasmatischen Körnern, beziehungsweise Fäden entstehen anfänglich basophile Körnchen oder Bläschen. Sie schieben sich gegen die Zelloberfläche zu, wobei sie immer mehr acidophil werden, bis sie endlich in das Lumen des Drüsenschlauches ausgeschieden werden (Łoziński, 8, II Fig. 43 und 48).

Ähnliche Bilder fand ich manchmal auch bei den Ameisenlarven.

Unter den Bildern der Entstehung der Spinnabsonderung in den Drüsenzellen der Ameisenlarven traf ich meistens auf solche wie Figur 14 und 15. Die Spinnabsonderung entsteht hier im Zellplasma in Gestalt kleiner Tropfen in den Vakuolen, die langsam heranwachsen und manchmal zusammenfließen, sich der Zelloberfläche nähern und ins Drüsenlumen ausscheiden. Besonders kennzeichnend ist es, daß während der Tropfenbildung der Spinnsubstanz im Plasma die ergastoplasmatischen Gebilde verschwinden, manchmal sogar so vollständig, wie wir es in den Zellen Fig. 14 und 15 sehen. In den Kernen dieser Zellen sehen wir je einige Nukleolen mittlerer Größe, es wurde also die Nukleolarsubstanz früher wahrscheinlich durch Absonderung in das Plasma verbraucht und befindet sich gerade im Stadium der Wiederherstellung. Nach der Ausscheidung des Spinnstoffes aus den Zellen beginnt wahrscheinlich von neuem der Übertritt der Nukleolarsubstanz in das Plasma sowie die Bildung eines neuen Ergastoplasmas, und gleichzeitig auch die Wiederherstellung der Nukleolarsubstanz selbst.

Ein bei den Wespenlarven unbekanntes Verhalten der Nukleolarsubstanz konnte ich im II. Abschnitte der Drüsenschläuche feststellen. In diesem Abschnitte, den ich schon aus den vorher besprochenen Gründen für einen Teil der eigentlichen Drüse halten muß und dessen Zellen den Drüsenzellen des I. Abschnittes vollständig ähnlich sind, treffen wir bei heranwachsenden Larven auf Bilder, welche auf ein ähnliches Ausscheiden der Nukleolarsubstanz in das Plasma wie im I. Abschnitte hinweisen. Es läßt sich jedoch der Unterschied hier bemerken, daß während im I. Abschnitte aus der Vermischung der Nukleolarsubstanz mit dem Plasma ergastoplasmatische Gebilde entstehen, wir in den Drüsenzellen dieses Abschnittes mit einer Substanz zu tun haben, welche im flüssigen Zustande das Zellplasma infiltriert. Diese Erscheinung sehen wir in den Zellen in Figur 16. In dieser Figur sehen wir drei Drüsenzellen (gefärbt mit Wasserblau-Eosin), in denen die Kerne je einige Nukleolen verschiedener Größe enthalten, die rot gefärbt sind. In der Zelle *a* lehnt sich oben ein intensiv rot gefärbtes Nukleol an die Kernwand an; es hat dabei eine fast halbkugelige Gestalt (Randwinkelstellung). Die Kern-

membran ist hier bereits begriffen sich aufzulösen. In den anderen zwei Zellen *b*, *c* sind die Kerne gegen die Zellbasis zu tief eingeschnitten und aus diesen »Buchten«, welche den Übergangsstellen der Nukleolarsubstanz ins Plasma entsprechen, dringt eine stark rot gefärbte Substanz hervor, welche sich scheinbar mit der sie umgebenden rot gefärbten Plasmapartie vermischt. Um die Kerne herum kann man nämlich in diesen drei Zellen eine vollständig homogene rotgefärbte Plasmapartie sehen, welche sich deutlich von dem morphologisch differenzierten körnigen Plasma abhebt. Diese Bilder zeigen unstreitig, daß hier die Nukleolarsubstanz in flüssigem Zustande das den Kern umgebende Plasma infiltriert. Diese flüssige Substanz geht nachher in das Drüsenlumen über, denn wir sehen später einen ebensolchen Stoff im Drüsenlumen.

Ergastoplasma.

Zuletzt will ich noch die Gebilde kurz besprechen, welche im Plasma unter dem Einflusse der aus dem Kerne herauskommenen Nukleolarsubstanz entstehen. Die Entstehung dieser Gebilde stellte Łoziński in den Drüsenzellen der Spinnrüden bei den Wespenlarven fest und dieselbe Erscheinung tritt auch bei den Ameisenlarven auf. Der Anteil dieser Gebilde an der Erzeugung der Spinnabsonderung im Plasma ist bei beiden Gattungen der Larven sichtbar. Es fragt sich nun, ob diese ergastoplasmatischen Gebilde etwas ganz spezifisches für die Synthese der Spinnsubstanz bei diesen Larven, oder ob sie eigentlich nur der morphologische Ausdruck des Stoffaustausches zwischen Kern und Plasma sind und nicht ein Gebilde, das lediglich an die Produktion der Spinnsubstanz gebunden ist. Nach den Beobachtungen an den Wespenlarven erscheinen diese Gebilde in den Drüsenzellen erst vor der Produktion des Spinnstoffes. Sie könnten also ohne weiteres als ein für die Produktion der Spinnsubstanz wirklich spezifisches Gebilde angesehen werden.

Bei den Ameisenlarven verhält sich die Sache etwas anders: die Gebilde erscheinen hier bedeutend früher als bei den Wespenlarven und treten schon in den Drüsenzellen jüngerer Larven auf, die ein flüssiges Sekret produzieren, welches der Produktion der Spinnsubstanz vorangeht (Fig. 8, 9, 11 und 13). Dies würde für eine zweite Eventualität sprechen, daß dieses Ergas-

toplasma keine spezifische Substanz für die Erzeugung des Spinnstoffes ist.

Ich muß hier ebenfalls erwähnen, daß ich sehr ähnliche Bilder des Übertrittes der Nukleolarsubstanz in das Plasma und das Entstehen ähnlicher ergastoplasmatischer Gebilde ebenfalls bei manchen Ameiselarven in den Zellen des Darmes entdeckte ¹⁾. Diese letztere Beobachtung zeugt geradezu davon, daß sich ergastoplasmatische Gebilde dieser Art scheinbar bei demselben Tiere in den Zellen verschiedener Organe bilden können, wenn die Zellen einen regen Stoffwechsel, besitzen und irgend eine Absonderung erzeugen. Dieses Ergastoplasma, zum Teil aus dem Kerne hervorgegangen, würde daher der morphologische Ausdruck des Stoffwechsels zwischen Kern und Plasma sein. Ihr chemischer Charakter kann in jedem Falle etwas verschieden sein, was jedoch unsere morphologischen Untersuchungsmethoden der Zelle nicht aufweisen können.

Die vorliegende Arbeit wurde in der histologischen Abteilung des Institutes für vergleichende Anatomie an der Jagellonischen Universität zu Krakau ausgeführt. Dem Leiter der Abteilung, Herrn Privatdozenten Dr. P. Łoziński danke ich verbindlichst für die Wahl des Themas und seine zahlreiche Ratschläge, mit den Er mich während meiner Untersuchungen unterstützt hatte.

Erklärung der Tafel 50.

Die Figuren 2—16 sind unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates in der Objekttschhöhe entworfen.

Fig. 1. Larve von *Lasius niger*. Rekonstruktion. Vergr. $\times 32$.

Fig. 2. Larve von *Formica rufa*. Querschnitt der Unterlippe. Zeiss AA, Ok. 15. Vergr. $\times 180$. Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 3. Larve von *Formica rufa*. Querschnitt des III. Abschnittes der Spinnrüse. Zeiss DD, Ok. 4. Vergr. $\times 405$. Hämatoxylin-Eosin. Die Innenoberfläche des Drüsenschlauches mit einer, auf dem Bilde schwarz eingezeichneten Chitinschicht bedeckt.

Fig. 4. Larve von *Formica rufa*. Längsschnitt des Kopfteles. Zeiss AA, Ok. 15. Vergr. $\times 180$. Eisenhämatoxylin-Eosin. Mit den Pfeilen ist die Schnittrichtung des Querschnittes auf Figur 2 bezeichnet.

¹⁾ Diese Beobachtungen werden später veröffentlicht.

Fig. 5. Larve von *Formica rufa*. Querschnitt des II. Abschnittes im Momente der Entleerung. Zeiss DD, Ok. 4. Vergr. $\times 405$. Hämatoxylin-Eosin. Das Drüsenlumen hat die Gestalt einer schmalen Spalte, die sich mit ihren Abzweigungen zwischen die Nachbarzellen einschleibt. In dem Plasma fadenförmige, ergastoplasmatische Gebilde.

Fig. 6. Larve von *Formica fusca*. Querschnitt des II. Abschnittes im zum Teil ausgedehnten Zustande. Zeiss DD, Ok. 4. Vergr. $\times 405$. Wasserblau-Eosin. Die ergastoplasmatischen Gebilde fehlen.

Fig. 7. Larve von *Formica fusca*. Querschnitt des II., sehr ausgedehnten Abschnittes. Zeiss DD, Ok. 4. Vergr. $\times 405$. Wasserblau-Eosin. Der Spinnstoff, welcher das Drüsenlumen ausfüllt, ist nicht im Bilde eingezeichnet.

Fig. 8 und 9. Larve von *Lasius niger*. Querschnitte des II. Abschnittes (Reservoirabschnittes) während der Spinnabsonderung. Zeiss DD, Ok. 4. Vergr. $\times 405$. Hämatoxylin-Eosin. Auf der Oberfläche der Zellen mehr oder weniger ausgedehnte, mit Eosin hellrot gefärbte Sekretblasen, welche eine Substanz noch vor der Periode der Bildung der Spinnsubstanz produzieren. Solch eine Sekretblase hat sich von der Oberfläche einer der Zellen (Fig 9), abgerissen und in das Drüsenlumen hineingeschoben.

Fig. 10. Eine ältere Larve von *Formica rufa*. Zelle aus einem Spinnrüsselschlauche des I. Abschnittes. Zeiss Imm. $1/12''$, Ok. 4. Vergr. $\times 1060$. Methylgrün-Pyronin nach Pappenheim-Unna. Die Ausstoßung der Nukleolarsubstanz ins Plasma und die Entstehung der ergastoplasmatischen Gebilde.

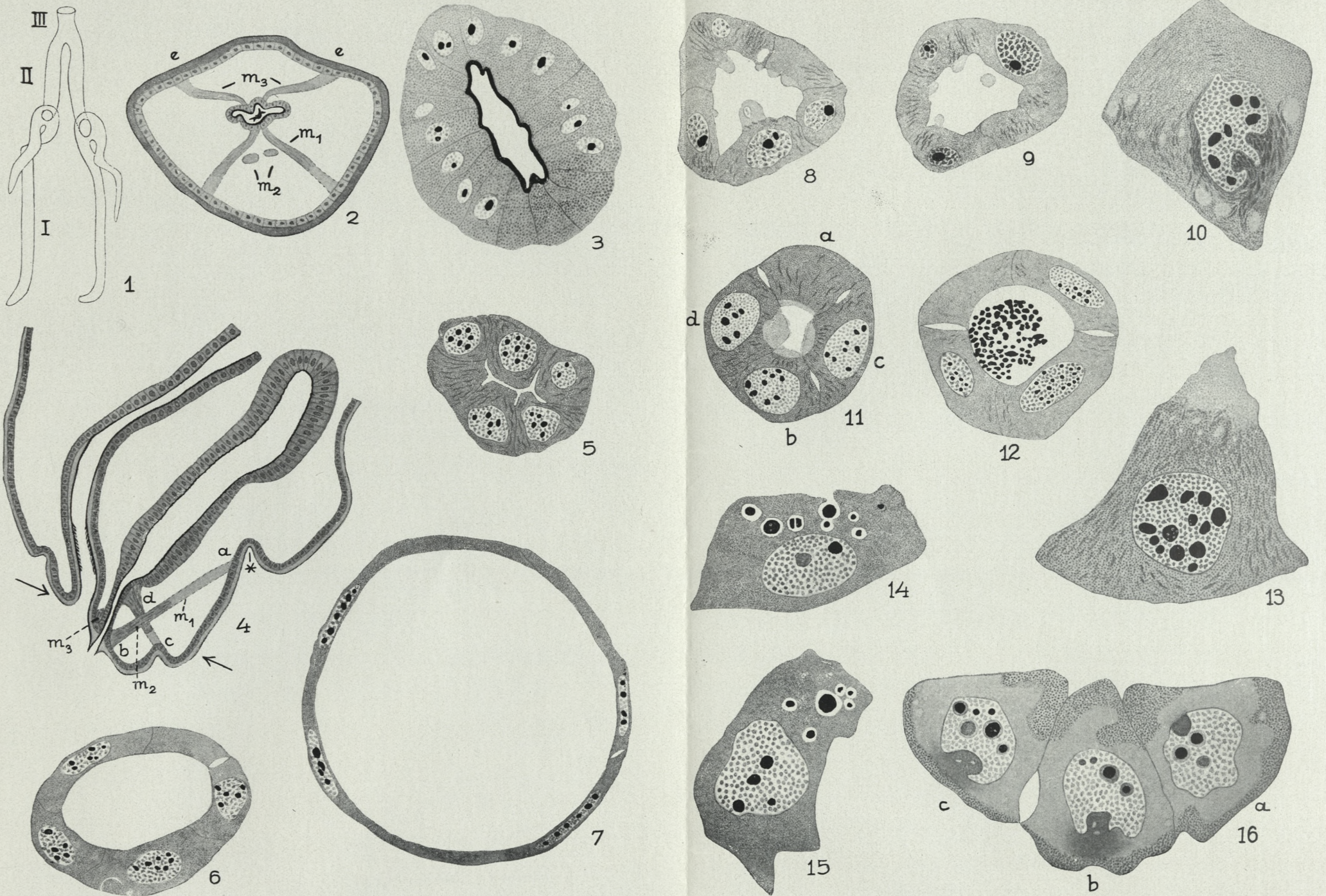
Fig. 11. Larve von *Formica rufa*. Querschnitt des I. Abschnittes. Zeiss DD, Ok. 4. Vergr. $\times 405$. Hämatoxylin-Eosin. Im Plasma die ergastoplasmatischen Gebilde in Fadenform.

Fig. 12. Larve von *Formica rufa*. Querschnitt des I. Abschnittes. Das Drüsenlumen mit Spinnstoff gefüllt. Zeiss DD, Ok. 4. Vergr. $\times 405$. Wasserblau-Eosin. Wenige ergastoplasmatische Gebilde.

Fig. 13. Larve von *Formica fusca*. Zelle aus dem I. Abschnitte. Zeiss Imm. $1/12''$, Ok. 4. Vergr. $\times 1060$. Hämatoxylin-Eosin. Das schwächer gefärbte Plasma erhebt sich hügelig auf der Zelloberfläche. Auf der Grenze zwischen zwei verschiedenen Plasmapartien sehen wir Vakuolen von wechselnder Größe.

Fig. 14, 15 und 17. Eine ältere Larve von *Lasius niger*. Zellen des I. Abschnittes. Zeiss Imm. $1/12''$, Ok. 4. Vergr. $\times 1060$. Hämatoxylin-Eosin. Entstehung des Spinnstoffes im Innern der Drüsenzelle in kleinen Vakuolen. In der Fig. 14 fließen zwei Tropfen des Spinnstoffes in das Drüsenlumen hinein.

Fig. 16. Larve von *Formica rufa*. Zellen des II. Abschnittes, während der Produktion des Spinnstoffes. Zeiss Imm. $1/12''$, Ok. 4. Vergr. $\times 1060$. Wasserblau-Eosin. In der Zelle (a) liegt eines der Nukleolen an der Kernmembran an und ist im Momente vor der Ausstoßung ins Plasma fixiert worden. Die Kernmembran der beiden anderen Zellen weist tiefe Einbuchtungen auf. Aus diesen fließt eine intensiv rot gefärbte und sich mit der umgebenden Plasmapartie vermischende Substanz aus.



J. Jodłowski. del.

Literaturverzeichnis ¹⁾

1. Chun C.: Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2 Aufl. Jena, 1903. —
2. Doflein: Ostasienfahrt. Leipzig-Berlin, 1906. — 3. Garnier Ch.: Structure et fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion. Journ. de l'anat. 1889. — 4. Gilson G.: Recherches sur les cellules sécrétantes. I. La soie et les appareils sericigènes. II. Trichoptères. La Cellule. T. X, 1894. — 5. Karawajew W.: Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1898. —
6. Karawajew W.: Systematisch-Biologisches über drei Ameisen aus Buitenzorg. Zeitschr. wiss. Insektenbiologie, Bd. 2, 1906. — 7. Łoziński P.: Cytologische Untersuchungen über die Umwandlung der Malpighischen Gefäße der Myrmeleonidenlarven in Spinndrüsen und über die Spinnstoffsekretion, Bull. de l'Acad. Pol. des Sc. Cl. m-nat. B., 1921. — 8. Łoziński P.: Über die Spinndrüsen der Wespenlarven. I. Entwicklung und Anatomie, ibidem, 1924. II. Histologie und Cytologie. ibidem 1927. — 9. Marshall W. S. and Vorhies C. T.: Cytological studies on the Spinning glands of *Platylax designatus* Walker, (Phryganeidae). Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 23, 1906. — 10. Maziarski St.: Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lépidoptères. Arch. f. Zellforschung 6, 1911.

¹⁾ Ein genaues Literaturverzeichniss über die Spinndrüsen bei den Insekten wurde von Łoziński (7, 8) angegeben.

Literaturverzeichnis¹⁾

1. Günz O.: Aus den Fäden des Wollebaues. 2. Aufl. Jena, 1903.
 2. Doffler: Ostasiatische Lepidopteren. 1908. — 3. Garnier (H.): Structure et fonctionnement des cellules glandulaires sécrétrices de l'épiderme dans la sécrétion. Journ. de l'Anat. 1888. — 4. Gilson G.; Heberer: Über die Entwicklung der Epithelzellen. I. Die Entwicklung der Epithelzellen. II. Die Entwicklung der Epithelzellen. Journ. de l'Anat. 1888. — 5. Karyawajaw W.: Die nachempfangene Entwicklung von Larven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1892. — 6. Karyawajaw W.: Systematisch-biologische Über die Larven aus der Larve. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1892. — 7. Koxitski P.: Ontogenetische Untersuchungen über die Umwandlung der Malpighischen Gänge der Myrmecobdelliden in Spinnstrüsen und über die Spinnstrüsenfunktion. Bull. de l'Acad. Pol. des sc. Cl. nat. 1921. — 8. Koxitski P.: Über die Spinnstrüsen der Wespenlarven. I. Entwicklung und Anatomie. Ibidem. 1924. II. Histologie und Cytologie. Ibidem 1927. — 9. Marshall W. S. and Vorles O. T.: Cytological studies on the spinning glands of *Phlypsia physalis* designated Walker, (Pyrgonidae). Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. 23, 1905. — 10. Mészároski S.: Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des Lépidoptères. Arch. f. Zellforschung 6, 1911.

¹⁾ Ein genaues Literaturverzeichnis über die Spinnstrüsen bei den Insekten wurde von Koxitski (7, 8) angegeben.

Table des matieres par noms d'auteurs

contenues dans le Bulletin International de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres
(Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles, Série B: Sciences Naturelles (II)).

Année 1930.

Le nombre inscrit à la suite de chaque Mémoire indique la page.

- Dunajewski (A).** Die Lymphgefäße im Rumpfe des Aales (*Anguilla anguilla* L.) (Planche 36) 467.
- Ejsmont (L).** *Astiotrema emydis* n. sp., ein Trematode aus *Emys orbicularis* L. 405.
- Florkowski (W).** Die Verteilung der Lymphgefäße im Kopfe des Aales (*Anguilla anguilla* L.) (Planches 34—35) 457.
- Godlewski (E) et Latinik (I).** La croissance ontogénétique et la croissance régénérative chez l'Axolotl 79.
- Godlewski (E).** Über die Agglutinationserscheinungen der Echinidensamenfäden unter dem Einfluß der aus fremdartigen Geschlechtselementen gewonnenen Substanzen und deren Fähigkeit die Sistierung des Entwicklungsganges herbeizuführen 577.
- Grodziński (Z).** Die Blutgefäßentwicklung in der vorderen Extremität bei *Amblystoma mexicanum* Cope (Planche 12—15) 247.
- Grodziński (Z).** Die Blutgefäßentwicklung in der Vorderextremität bei *Emys orbicularis* (Planche 39) 583.
- Hirszfeld (L) und Halber (W).** Zur Frage der serologischen Einheit der Krebse 239.
- Hirszfeld (L) und Halber (W).** Über Komplementbindungsreaktionen mit alkoholischen Krebsextrakten bei Krebskranken und Schwangeren 283.
- Jodłowski (J).** Über den histologischen Bau der Spinndrüsen bei Ameisenlarven (Planche 50) 745.
- Klisiecki (A J).** On the blood flow and the blood pressure in arteries. — I. Theoretical examination of the hydrodynamical properties of the tube of Cybulski's photohaemotachometer 1.
- Klisiecki (A J).** On the blood flow and the blood pressure in arteries. — II. The flow of blood in the aorta 11.
- Klisiecki (A J).** On the blood flow and the blood pressure in arteries. — III. The blood flow in the big arteries 25.
- Klisiecki (A J).** On the blood flow and the blood pressure in arteries. — IV. The blood flow in small arteries 35.
- Klisiecki (A J).** On the blood flow and the blood pressure in arteries. — V. The blood pressure in Pulsating arteries 53.
- Kołodziejska (Z) und Halber (W).** Untersuchungen über die chemische Natur des Krebsantigene 439.
- Kostanecki (K).** Le trajet des caecums de la grande Outarde (*Otis tarda*) (Planche 6) 147.

- Kostowiecki (M).** Über die Beziehung der Hassal'schen Körperchen zu den benachbarten Blutgefäßen in der Thymus menschlicher Phœten (Planches 40—41) 589.
- Marchlewski (T).** Genetic Studies on the domestic Dog (Planche 5) 117.
- Marchlewski (T).** Vorstudien zum Probleme der Milchvererbung beim Hausrinde 495.
- Marchlewski (T).** Craniology of the Domestic Dog. 511.
- Marchlewski (T) and Śliżyński (B).** The Effect of Prolonged Selection upon the Development of a Rudimentary Organ. A Breeding Experiment Concerning Evolution 549.
- Maziarski (S).** Sur le tissu musculaire des Insectes. III. Les réseaux musculaires (mysosyndesmium) des gaines ovariennes des Coléoptères (Planches 42—43) 557.
- Monné (L).** Vergleichende Untersuchungen über den Golgi-Apparat und das Vacuome in Soma- und Geschlechtszellen einiger Gastropoden (*Helix*, *Paludina*, *Cerithium*) (Planches 8—11) 179.
- Oszacki (A).** Über den Sauerstoffgehalt des Blutes bei Sarkomgeschwülsten 391.
- Pawlas (T).** et **Skowron (S).** De l'action des colorants dérivés de l'acridine sur les cellules sexuelles mâles et sur leur production 433.
- Ramułt (M).** Untersuchungen über die Cladocerenfauna des polnischen Ostseeküstenlandes (Planche 16—29) 311.
- Ramułt (M).** Über einen Fall von Gynandromorphismus bei *Alona affinis* Leydig 367.
- Rogoziński (F) et Starzewska (M).** Sur le rachitisme expérimental. I. L'influence des rayons ultraviolets sur le métabolisme minéral et sur la composition des os (Planche 7) 157.
- Sembrat (K).** Studies on the cytoplasmic structures in the gametogenesis of *Dendrocoelum lacteum* Müll. and *Planaria gonocephala* Dug. (*Tricladidea*), with special reference to the Golgi apparatus and Vacuome (Planches 44—49) 691.
- Skowron (S).** et **(H).** De l'action de la tripaflavine sur la division karyokinétique de la cellule 419.
- Socha (P).** Die Entwicklung der Blutgefäße des Gehirns vom Grasfrosch (Planches 37—38) 479.
- Szymonowicz (Wł).** Die Innervation der Sinushaare des Seehundes (*Phoca vitulina*) (Planches 30—33) 371.
- Talko-Hryncewicz (J).** Contribution à la craniologie des peuples actuels ou disparus de l'Asie Centrale (Mongolo-Khalchases, Bouriates, métiens d'Ourga et peuples ensevelis dans des caisses formées par un assemblage de pièces de bois) (Planches 1—4) 107.
- Wojtusiak (R J).** Weitere Untersuchungen über die Raumorientierung bei Kohlweißlingraupen 629.
- Zakrzewski (Z).** Über die Produktion von Wachstumsfaktoren durch Sarkomzellen in vitro 267.

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES
ET DES LETTRES
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES
DERNIERS MÉMOIRES PARUS

I.

- F. Górski.** Sur la précision de la méthode de la numération des bulles dans les recherches de photosynthèse. Janv.—Juin 1930

II.

- L. Ejsmont.** *Astiotrema emydis* n. sp., ein Trematode aus *Emys orbicularis* L. Juill.—Oct. 1930
- S. et H. Skowron.** De l'action de la tripaflavine sur la division karyokinétique de la cellule Juill.—Oct. 1930
- T. Pawlas et S. Skowron.** De l'action des colorants dérivés de l'acridine sur les cellules sexuelles mâles et sur leur production Juill.—Oct. 1930
- Z. Kołodziejska und W. Halber.** Untersuchungen über die chemische Natur der Krebsantigene Juill.—Oct. 1930
- W. Florkowski.** Die Verteilung der Lymphgefäße im Kopfe des Aales (*Anguilla anguilla* L.) (Planches 34—35) Juill.—Oct. 1930
- A. Dunajewski.** Die Lymphgefäße im Rumpfe des Aales (*Anguilla anguilla* L.) (Planche 36) Juill.—Oct. 1930
- P. Socha.** Die Entwicklung der Blutgefäße des Gehirns vom Grasfrosch (Planches 37—38) Juill.—Oct. 1930
- T. Marchlewski.** Vorstudien zum Probleme der Milchvererbung beim Hausrinde Juill.—Oct. 1930
- T. Marchlewski.** Craniology of the Domestic Dog. Juill.—Oct. 1930
- T. Marchlewski and B. Śliżyński.** The Effect of Prolonged Selection upon the Development of a Rudimentary Organ. A Breeding Experiment Concerning Evolution Juill.—Oct. 1930
- E. Godlewski iun.** Über die Agglutinationserscheinungen der Echinidensamenfäden unter dem Einfluß der aus fremdartigen Geschlechtselementen gewonnenen Substanzen und deren Fähigkeit die Sistierung des Entwicklungsganges herbeizuführen Juill.—Oct. 1930
- Z. Grodziński.** Die Blutgefäßentwicklung in der Vorderextremität bei *Emys orbicularis* (Planche 39) Juill.—Oct. 1930

TABLE DES MATIÈRES.

Novembre—Décembre.

	Page
M. KOSTOWIECKI. Über die Beziehung der Hassall'schen Körperchen zu den benachbarten Blutgefäßen in der Thymus menschlicher Phœten (Planches 40—41)	589
R. J. WOJTUSIAK. Weitere Untersuchungen über die Raumorientierung bei Kohlweißlingraupen	629
S. MAZIARSKI. Sur le tissu musculaire des Insectes. III. Les réseaux musculaires (myosyndesmium) des gaines ovariques des Coléoptères (Planches 42—43)	657
K. SEMBRAT. Studies on the cytoplasmic structures in the gametogenesis of <i>Dendrocoelum lacteum</i> Müll. and <i>Planaria gonocephala</i> Dug. (Tricladidea), with special reference to the Golgi apparatus and Vacuome (Planches 44—49) .	691
J. JODŁOWSKI. Über den histologischen Bau der Spinnrüden bei Ameisenlarven (Planche 50)	745

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

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

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

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