

UEBER DAS ZIRKULATIONSSYSTEM EINER MACHILIDE (*Thysanura*)*

RUDOLF BARTH

Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Guanabara

(Mit 28 Textfiguren und 6 Tafeln)

EINLEITUNG

Bei der Bearbeitung des Zirkulationssystems in den letzten Abdominalsegmenten und ihren Anhaengen (Terminalfilum und Cerci) einer Machilide stellten wir eigenartige Bildungen des Rueckengefaesses und der peritonealen Bindegewebsmembranen fest. Ebenso rief die epitheliale Auskleidung der hinteren Koerperanhaenge unsere Aufmerksamkeit wach. Desweiteren stellten wir bei der Untersuchung der Lymphzellen ("Haemocyten") das Fehlen von Mitosen fest, die bei anderen untersuchten Insekten sehr haeufig beobachtet wurden. Ein weiterer Punkt von besonderem Interesse war die Tatsache des Vorhandenseins von Lymphgefaessen in Cerci und Terminalfilum, die aber untereinander in *keiner* direkten Verbindung stehen, wiesu. a. von ZIMMERMANN (1880) fuer Ephemeriden beschrieben wurde. Um diesen Fragenkomplex zu loesen, wurde die hintere Koerperregion des Tieres einer eingehenden histologischen Untersuchung unterworfen.

Ueber "Haemocyten" und Bindegewebe berichtet WIGGLESWORTH (1956) bei *Rhodnius prolixus*; SCHNEIDER & KAISLING (1959) beschreiben das Membranen- und Gefaesssystem in den Antennen von *Bombyx mori*, und RICHARDS & SCHNEIDER (1958) gehen auf den Feinbau der Bindegewebsmembranen der Insekten ein. Ebenso beschreiben TWAROG & ROEDER (1956) die Bindegewebsmembranen des Nervensystems der Kuechenschabe. Ueber das Zirkulationssystem und insbesondere ueber das Bindegewebe und die Lymphbahnen der Schwanzanhaenge der Thysanuren veroeffentlichte BAER (1912) eine eingehende Arbeit. Bezueglich des Koerperendes stellt BAER das Vorhandensein einer in das Terminalfilum eindringenden "Arterie" fest, die eine direkte Fortsetzung des Dorsalgefaesses ist, von diesem durch ein Rueckstromventil getrennt.

* Erhalten am 15. Oktober 1962.

Um die Verhaeltnisse unserer Machilide in den Rahmen des allgemeinen Insektenbauplanes einzuordnen, werden im folgenden die histologischen Beobachtungen beschrieben, die am Rueckengefaess und Membranengefaess der letzten Koerpersegmente, sowie an den Epithelien und Gefaessen von Cerci und Terminalfilum angestellt wurden.

Die im Parque Nacional do Itatiaia (Estado do Rio, Brasilien), in 800 m Hoehe, auf Baumstaemmen gefangenen Tiere wurden in Bouin'scher Loesung (alkoholisch), bzw. in reiner Osmiumsaeure fixiert. Das osmierte Material wurde in Heidenhains Eisenhaematoxylin gefaerbt, waehrend wir das in der Bouin'schen Loesung fixierte folgender Faerbung unterwarfen: Normale Eisenhaematoxylinfaerbung; differenzieren, bis das Chromatin stark, die Nukleolen aber noch nicht entfaerbt sind; nach dem fliessenden Wasser werden die 7 μ dicken Schnitte in Kernechtrot gefaerbt und ueber die Alkoholserie bis zum 96% igen Alkohol gebracht; dann folgt Faerbung waehrend 30 Minuten in Congorot-Orange GG bei 60° (konzentrierte Loesungen in Alkohol 96% im Verhaeltnis 2: 1 gemischt); herabfuehren bis zum destilierten Wasser und nachfaerben fuer 1 — 2 Minuten in Naphtholgruen (1% ig in 40% igem Alkohol); dann entwaessern und einschliessen in Caedax. Erfolg: Chromatin rot oder rotbraun; Nukleolen schwarz; Muskeln gelbgrau oder gelbgruen je nach Konzentrationszustand; Protoplasma je nach seinen Komponenten unterschiedlich gefaerbt; Cuticula rot; Membranen und Plasma der Lymphzellen, sowie staerker azidophiles Protoplasma leuchtend gruen hervortretend.

Die Art der Machilide konnte bisher wegen Mangel an ausreichendem Material fuer eine taxonomische Untersuchung nicht einwandfrei klassifiziert werden.

ANATOMIE DES ZIRKULATIONSSYSTEMS DER LETZTEN KOERPERSEGMENTE

a) LAGE UND FORM DES DORSALGEFAESSES UND BINDEGEWEBSSYSTEM.

Das DG der Machiliden wurde ausfuehrlich von BAER (1912) beschrieben. Fuer unsere Fragestellung hat nur das Ende des Gefaesses in den letzten Abdominalsegmenten besondere Bedeutung. Das Organ (Taf. I, Fig. 1; DG) liegt nahe der Rueckendecke, weit oberhalb des Darmes, und wird seitlich von den grossen dorsalen Laengsmuskeltaemmen und Fettkoerperlappen umgeben. Je nach seiner topographischen Lage ist der Querschnitt des pulsierenden Teils des DG rechteckig (Fig. 1) oder; besonders im hinteren Koerperabschnitt, mehr oder weniger dreieckig (Taf. I, Fig. 1, 4 und 5). Die Form haengt von der Art der Aufhaengung des Organs durch die mesodermalen Peritonealmembranen, wie auch von der Verteilung von Muskeln und Fettkoerper in seiner Nachbarschaft ab. Auf Schnitten, die durch die oben erwaehte kombinierte Methode gefaerbt sind, erscheinen die peritonealen Membranen und die BM leuchtend gruen, so dass sie leicht zu verfolgen sind. Es zeigt sich, dass fast alle Organe durch Membranen

von der Leibeshoehle abgegrenzt sind. Dieser Befund entspricht den Ergebnissen der Studien von RICHARDS & SCHNEIDER (1958), SCHNEIDER & KAISLING (1959) und TWAROG & ROEDER (1956) an den Bindegewebsmembranen hoeherer Insekten. Beim Vergleich der Verhaeltnisse unserer Machilide und einer Lepismatide mit denen verschiedener Pterygoten zeigt sich, dass das Membranensystem bei den Thysanuren

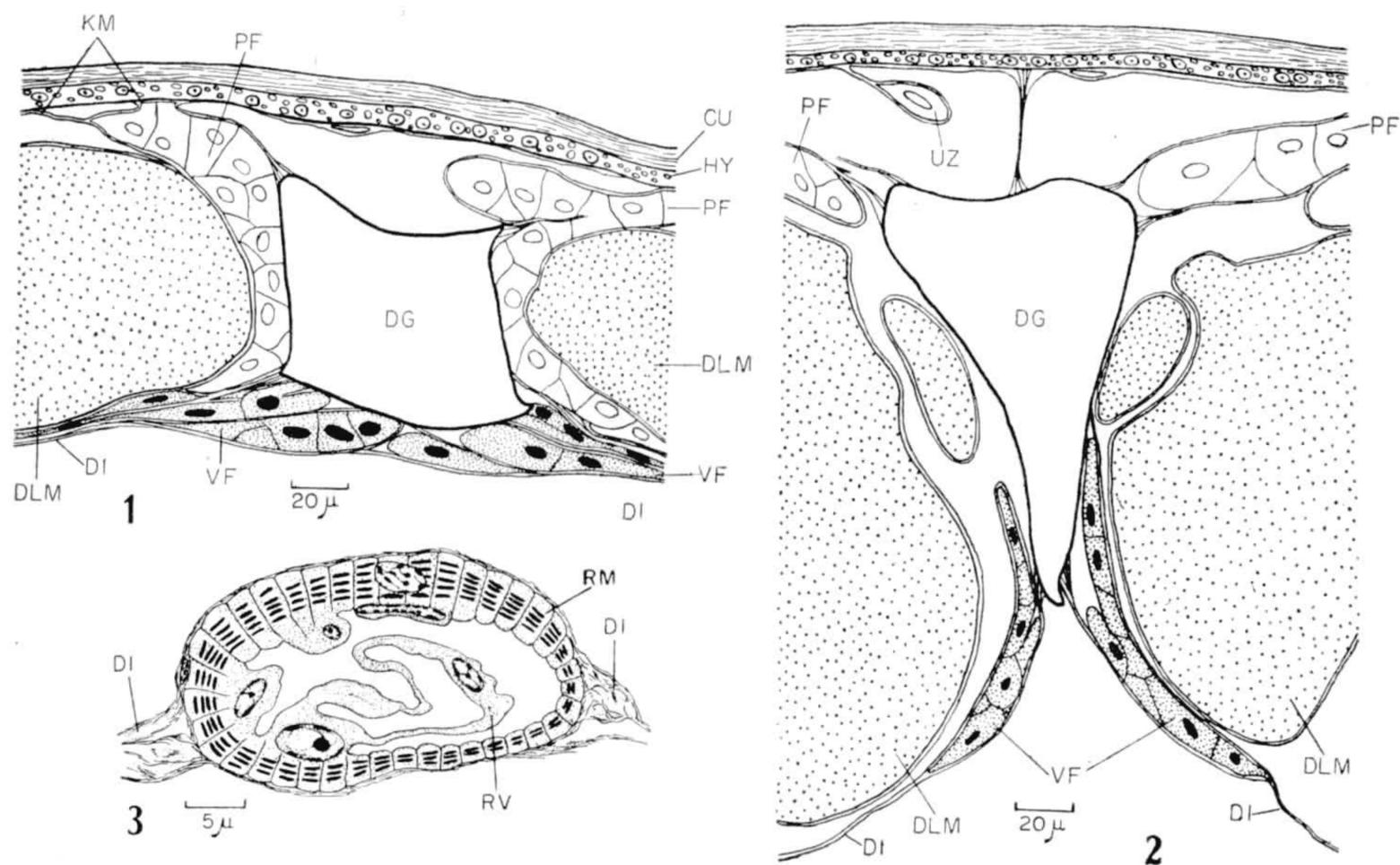


Fig. 1 — Querschnitt durch das Dorsalgefäss und umliegendes Gewebe im 2. Abdominalsegment. Fig. 2 — Querschnitt durch das Dorsalgefäss und umliegendes Gewebe im Anfang des 9. Abdominalsegmentes. Fig. 3 — Querschnitt durch das Rückstromventil des Dorsalgefässes im 9. Abdominalsegment. (CU = Cuticula; DG = Dorsalgefäss; DI = Diaphragma; DLM = dorsaler Laengsmuskelstamm; HY = Hypodermis; KM = Faserbuendel; PF = parietaler Fettkoerper; RM = Ringmuskulatur; RV = Rückstromventil; UZ = isolierte Fettkoerperzelle; VF = visceraler Fettkoerper).

kraeftiger und vollstaendiger ausgebildet ist als bei den Vergleichstieren. In dieser Beziehung ist hervorzuheben, dass bei der Machilide, besonders an den Coxopoditen des weiblichen Kopulationsapparates, lange "hypodermale Sehnen" ausgebildet sind, die sich, wie bekannt (BARTH, 1945; WEBER, 1949), aus der Basalmembran entwickeln, hier aber zusaetzlich auch von peritonealen Gewebsschichten begleitet werden. Als von Membranen ueberzogene, sagen wir vorerst "membranierte Organe", fanden wir bei der Machilide:

1. *Hypodermis*. Sie wird von der BM und auf grossen Flaechen von einer peritonealen Membran ueberzogen, die zahlreiche, scheibenfoermige Kerne besitzt. Verdickungen der BM zur Sehnenbildung (hypodermale Sehnen) werden von der peritonealen Membran begleitet. Aussen liegen haeufig einzelne oder Gruppen von Lymphzellen, Haeufig werden von der peritonealen Membran Fettkoerperzellen eingeschlossen, die dann auch scheibenfoermig werden und zur Verstaerkung der Hautdecke beitragen.

2. *Muskeln*. Die Skelettmuskeln werden von einem kontinuierlichen Perimysium eingehuellt, das am Ansatz an der Hypodermis entweder direkt auf die BM stoesst, oder aber sich in die peritoneale Membran der Hypodermis fortsetzt; ausserdem sind die Muskelbuendel noch von feinen Membranen umgeben, wie auch die Muskelfassern ein deutliches Sarkolemm besitzen.

3. *Fettkoerper*. Stellenweise ist die peritoneale Membran des Fettkoerpers relativ dick und, besonders wo staerkere mechanische Einwirkungen auftreten, auch faserig strukturiert. An anderen Stellen ist die Membran nur sehr duenn und scheint an anderen Fettkoerperlappen ueberhaupt zu fehlen.

4. *Gonaden*. Ovarien und Testikel zeigen eine kraeftige peritoneale Membran mit zahlreichen Kernen. Auch die mesodermalen Gonodukte besitzen eine solche, in der zahlreiche Muskelelemente eingeschlossen sind.

5. *Nervensystem*. Das ganze System, Ganglien, groebere und feinste Verzweigungen, sind von einer mehr oder weniger dicken Membran (Perilemm) eingehuellt, die sich an Sinnesnervenzellen auf die BM dieser stuetzt. Ihr Bau wird von SCHNEIDER & KAISLING (1959) bei *Bombyx mori* des naeheren geschildert. Auch unsere Machilide zeigt eine aeussere homogene, kernlose, sehr duenne Neurallamelle und ein inneres, protoplasmatisches, kernhaltiges, dickeres Perineurium.

6. *Darm*. Stomodaealer und proktodaealer Teil besitzen eine deutliche BM und stellenweise eine peritoneale Bindegewebsmembran. Der endodermale Darm, einschliesslich seiner bis an die Kopfkapsel reichenden Divertikel, besitzt die peritoneale Schicht in kraeftiger Ausbildung.

7. *Druesen*. Die Druesen hypodermaler Herkunft besitzen eine BM, die oefter von LZ verstaerkt wird und z. T. eine bindegewebige Auflage zeigt (BARTH, im Druck). Die Divertikel der Labialniere werden von einer kraeftigen Bindegewebshuelle gemeinsam umgeben, die aber nicht ganz lueckenlos zu sein scheint, da zwischen den Divertikeln zahlreiche Lymphzellen auftreten, es sei denn, dass diese sich amoeboid durch die Huelle hindurch arbeiten koennen, was nicht beobachtet wurde.

8. *Rueckengefaess*. Es besteht wie bei den meisten Insekten aus einer Ringmuskelschicht und einer aeusseren "Adventitia", die mit einer peritonealen Bindegewebsmembran gleich zu setzen ist.

So bleiben als nicht "membranierte" Organe nur das Tracheen-Tracheolen-System und die Lymphzellen, und anscheinend einige Teile des Fettkoerpers, die mit dem Exkretionsmechanismus in Verbindung stehen (Nephrocyten), uebrig.

Das Lamellen-Fibrillen-System des Bindegewebes dehnt sich aber noch weiter aus: Es befestigt das Dorsalgefaess stellenweise an der Rueckendecke, wie es sich auch in weiter Ausdehnung in Form von Fibrillenbuendeln oder mehr oder weniger eng begrenzten, untereinander anastomosierenden Lamellen ausdehnt, oft in Form wabiger Zusammenschluesse, die sich zwischen verschiedenen Organen in der Leibeshoehe erstrecken. Besondere Ausbildung erfahrt das System in den Diaphragmen, die von BAER (1912) des naeheren beschrieben wurden; dieser Autor behandelt auch ausfuehrlich die Diaphragma-Muskulatur.

Bezueglich des DG finden wir einen Zusammenhang seines Bindegewebsmantels mit dem Bindegewebe des Fettkoerpers: Im vorderen Koerperteil (Fig. 1) laesst die dorsale Laengsmuskulatur (DLM) einen relativ grossen perivaskulaeren Raum frei, in dessen Mitte das angenaehert viereckige DG liegt. Zwischen dieses und die Muskelzuege schieben sich von oben Teile des parietalen Blattes des Fettkoerpers

(PF). Ventralwaerts wird der Raum vom visceralen Blatt (VF) abgeschlossen. Die Bindegewebshuellen des parietalen Fettkoerpers heften sich durch Faserbuenchel dorsolateral an das DG und befestigen es in seiner Lage, da sie andererseits mit den Membranen der Hypodermis in Kontakt treten (KM). Das gleiche erfolgt ventrolateral mit der Huelle des visceralen Fettkoerperblattes, die sich in die Adventitia des DG fortsetzt oder sich durch Faserbuenchel anheftet. Dieses Lamellen- und Fasersystem setzt sich in das dorsale Diaphragma fort (Fig. 1 und 2; DI). Diese vier Befestigungspunkte geben dem DG seine etwa viereckige Querschnittsform. Im hinteren Koerperteil naehern sich die dorsalen Laengsmuskelstaemme (Fig. 2; DLM) mehr der Mittellinie, so dass das DG eingeengt wird. Ebenfalls tritt das parietale Fettkoerperblatt nicht mehr zwischen Gefaess und Muskeln. Die dorsolaterale

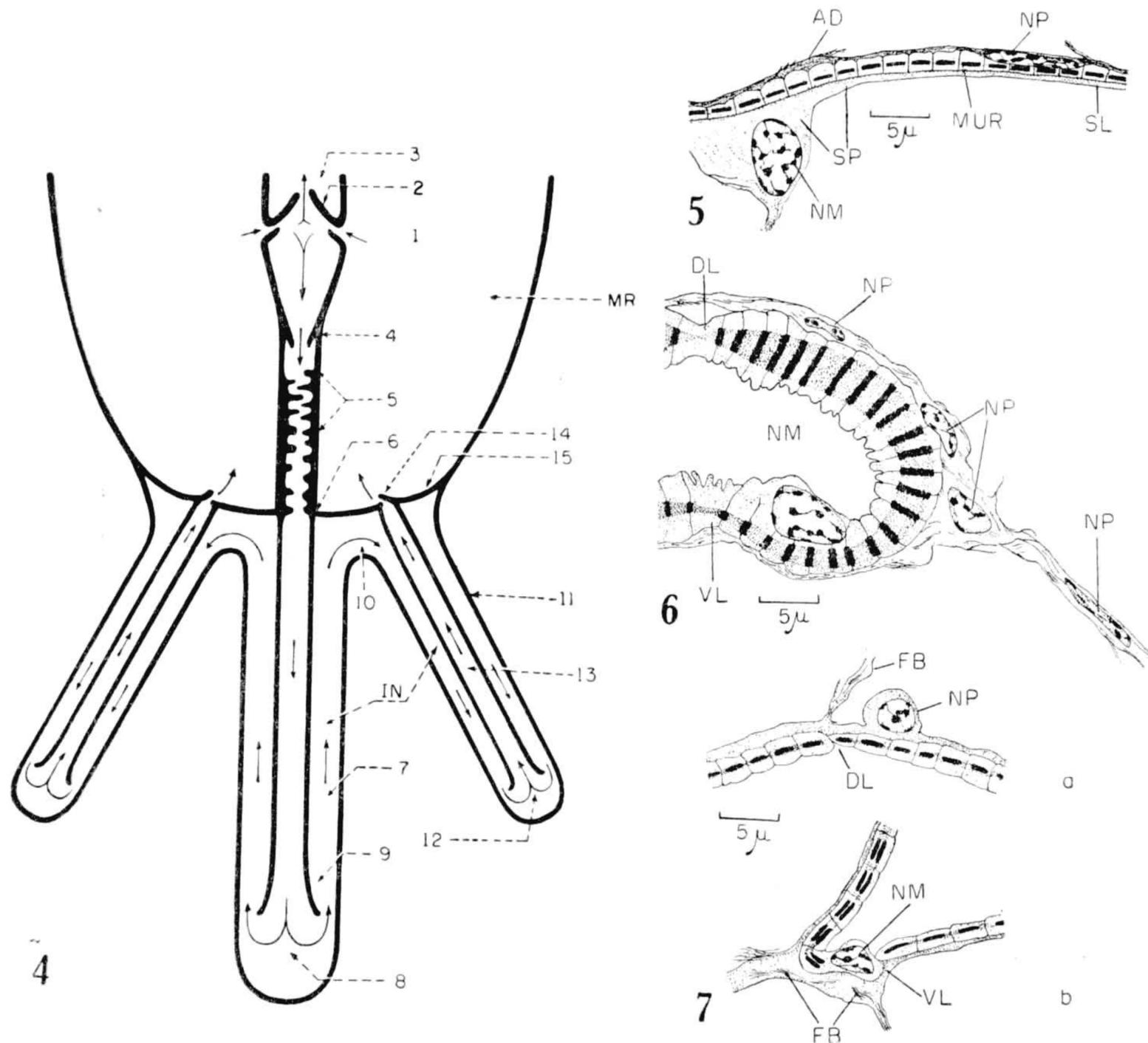


Fig. 4 — Schema der Zirkulation im Koerperende. Fig. 5 — Teil der Wand des Dorsalgefässes im Querschnitt. Fig. 6 — Teil eines Querschnitts durch das Ende des Dorsalgefässes mit inserierendem Diaphragma. Fig. 7 — a) dorsale, b) ventrale Nahtstellen der Muskelemente des Dorsalgefässes. (AD = Adventitia; DL = dorsale Naht; FB = Fibrillenbuenchel; IN = intracoelomialer Raum; MR = mixocoelomialer Raum (Leibeshoehle); MUR = Ringmuskulatur; NM = Muskelkern; NP = Kern der Adventitia; SL = Sarkolemm; SP = Sarkoplasma; VL = ventrale Naht).

Aufhaengung des Gefaesses ist die gleiche wie im vorderen Koerperabschnitt; die ventrolaterale jedoch ist zur Mittellinie verlagert, so dass die Querschnittsform hier mehr oder weniger dreieckig wird.

Wie schon BAER (1912) mitteilt, finden sich bei den Thysanuren keine Perikardialzellen; ihre Funktion als Kontrollorgan der Zusammensetzung der Lymphe wird von Teilen des Fettkoerpers uebernommen, die dem DG benachbart liegen (BAER, 1912; seine Fig. 41). Es wurden von uns keine naeheren Beobachtungen ueber diese Gruppe von Exkretionszellen angestellt, jedoch muss auf drei Beobachtungen hingewiesen werden, die mit der Kontrolle der Lymphe in Zusammenhang zu stehen scheinen:

1) Dorsal des Rueckengefaesses finden sich, haeufig in der Naehel der Ostien, Einzelzellen (Fig. 2; UZ) oder Gruppen von 2 — 4 Zellen, die von einem Auslaeufer des der Hypodermis anliegenden Bindegewebes eingeschlossen sind. Die Zellen erinnern im Aussehen an Fettkoerperzellen, ihr innerer Bau laesst aber auf andere Funktion schliessen.

2) An allen Ostien finden sich immer Anhaeufungen von LZ, die auch von BAER, (1912; seine Fig. 20a und 20b) angegeben werden (Taf. I, Fig. 6).

3) Im hinteren Koerperabschnitt ueberquert ein Malpighi-Gefaess das Diaphragma und begleitet das DG bis in das 10. Segment, wo es endet (Taf. I, Fig. 7 und 9). Bei dem untersuchten Weibchen fanden wir im 8. Segment, dass das Malpighi-Gefaess mit einer Schleife das DG durchdringt: Es tritt an der Ventralen Nahtlinie des DG, die Bindegewebsmembran durchbohrend und die beiden Segmente der Muskularis aus einander draengend, in dieses ein, durchquert es diagonal und tritt durch das Ostium in den oberen Teil des Perikardialsinus ein (Taf. I, Fig. 1-3). Ueber den Durchtritt eines Malpighi-Gefaesses durch das DG berichtet bereits KOWALEWSKY (1892, 1894) bei *Pachytilus* und *Locusta* (*Orthoptera*) und weist auf den moeglichen Zusammenhang dieses Befundes mit der Exkretion hin.

Die Ostien der Machiliden wurden von BAER (1912) ausfuehrlich beschrieben. Wir konnten bei unserer Art die von ihm fuer das 8. und 9. Segment angegebenen ventralen Ostien nicht auffinden. Die dorsalen sind gross und die hinteren Ostienraender bilden lange, aufsteigende Ventilklappen (Taf. I, Fig. 4 und 5); nur bei dem letzten Ostienpaar (Taf. I, Fig. 6), sind es die vorderen Raender, die eine etwas unvollstaendige Doppelklappe bilden (Fig. 4).

VERLAUF DES DORSALGEFAESSES IN DEN LETZTEN SEGMENTEN

In der Hoehe des Ostiums des 9. Segments hat das DG noch die Breite wie in den vorhergehenden Segmenten, etwa $100 : 60\mu$ (Fig. 2). Dann beginnt es, zuerst langsam, dann in der Mitte des 9. Segments schneller, sich zu verengern und erreicht in der Hoehe des Gelenks der Coxopoditen einen ovalen Querschnitt von etwa $33 : 14\mu$. Kurz darauf bildet der mehr oder weniger abgerundete Tubus von 23μ Durchmesser eine trichterfoermige, nach hinten gerichtete Ringfalte von etwa 40μ Laenge (Fig. 3), die als Rueckstromventil dient. Auf diese Weise wird der Lymphstrom im hinteren Teil des DG nach hinten umgelenkt, eine

Erscheinung die schon von ZIMMERMANN (1880) fuer Ephemeriden beschrieben wurde. Das Trichterventil wird vom Sarkoplasma und Sarkolemm der Ringmuskulatur des DG gebildet.

Der Ventilzone folgt ein mehr oder weniger runder Abschnitt mit 35 — 36 μ im Durchmesser, auf den nach etwa 220 μ Laenge eine Region von 230 μ Laenge folgt, in der von den Seiten unvollkommene, unregelmässige Septen horizontal in das Lumen hinein reichen (Taf. I, Fig. 8), die von 2 — 5 μ weiten Loechern durchbrochen sind. In einer weiteren Zone von 220 μ Laenge und etwa 20 — 21 μ Durchmesser reichen in das Lumen Serien von Vorwoelbungen (Taf. I, Fig. 9), die so wie die Septen aus dem Sarkoplasma der Ringmuskeln gebildet sind. Die Durchbrueche durch die Septen sind kleiner als die Kerne der LZ. Wir sehen die Zone der Septen und Protuberanzen als "Sperrzone" oder "Filterzone" fuer LZ an; es werden nun auch wirklich hinter dieser Zone keine solchen Zellen im Gefaesslumen gefunden, so dass anzunehmen ist, dass nur Lymphfluessigkeit in den hinteren Abschnitt des DG gelangt.

Kurz hinter der Zone der Protuberanzen tritt das DG in das 10. Segment ein und legt sich in der Mittellinie der Rueckendecke an (Taf. I, Fig. 10). Hier wird es von der Bindegewebsmembran der Hypodermis ueberzogen und festgeheftet. Waehrend die Ringmuskulatur vor dem Rueckstromventil sehr schwach ist, verstaerkt sie sich am Ventil auf das Mehrfache (Fig. 3). Im Augenblick, wo das DG sich der Hypodermis anlegt, endet die Muskularis, so dass das jetzt folgende Terminalgefaess (TG) nur noch einen Schlauch aus syncytialen Bindegewebszellen darstellt, der nach innen eine sehr kraeftige Innenlamelle oder Grenzlamelle abscheidet (Taf. I, Fig. 10; GL). Die anfangs sehr feste Verbindung mit der Hypodermis wird wenige Mikra weiter hinten lockerer, da sich die Bindegewebsmembran der Hypodermis von dieser und dem TG abhebt, um die Quermembran (siehe unten) zu bilden. Da TG ist eine ovale (22: 14 μ) oder runde (18 μ) Roehre, die sich in ihrem gesamten weiteren Verlauf an die Basalmembran bzw. peritoneale Membran des TF anlegt (Taf. I, Fig. 11). Das TG endet kurz vor der Spitze des TF in einer trichterfoermigen Oeffnung.

Das DG mit seiner Verlaengerung in das TF wird von BAER (1912) und anderen Autoren als Herz mit Arterie bezeichnet, dieses in Anlehnung an das Zirkulationssystem hoeherer Tiergruppen. Da es sich aber beim "Herz" der Insekten um ein pulsierendes Gefaess handelt, das morphologisch, vergleichend anatomisch und histologisch eine dem Herz analoge Bildung ist, die nur physiologisch in beschraenkter Masse eine Homologie zeigt, ziehen wir den Ausdruck "Ruecken- oder Dorsalgefaess" dem Ausdruck "Herz" vor. Die in das TF eintretende Verlaengerung des DG, von BAER als "Arterie" bezeichnet, nennen wir "Terminalgefaess" (TG). Um Verwechslungen auszuschliessen, benennen wir die Leibeshoehlenfluessigkeit, zumeist "Blut" oder "Haemolymphe" bezeichnet, als Lymphe und die "Haemocyten" als Lymphzellen (LZ), da beide in ihren physiologischen Hauptaufgaben nicht mit Blut und Haemozyten verglichen werden koennen.

Es besteht die Frage, wo die Grenze zwischen DG und TG liegt. Embryogenetisch betrachtet liegt bei den Insekten das Ende des DG im 8. oder 9. Segment. Da aber die Hauptaufgabe des DG die Propulsion der Lymphe ist, erscheint es uns angebracht, die Stelle der Anheftung an die Hypodermis in der Mitte des 10. Segmentes als Grenze festzulegen, da hier die Muskularis endet.

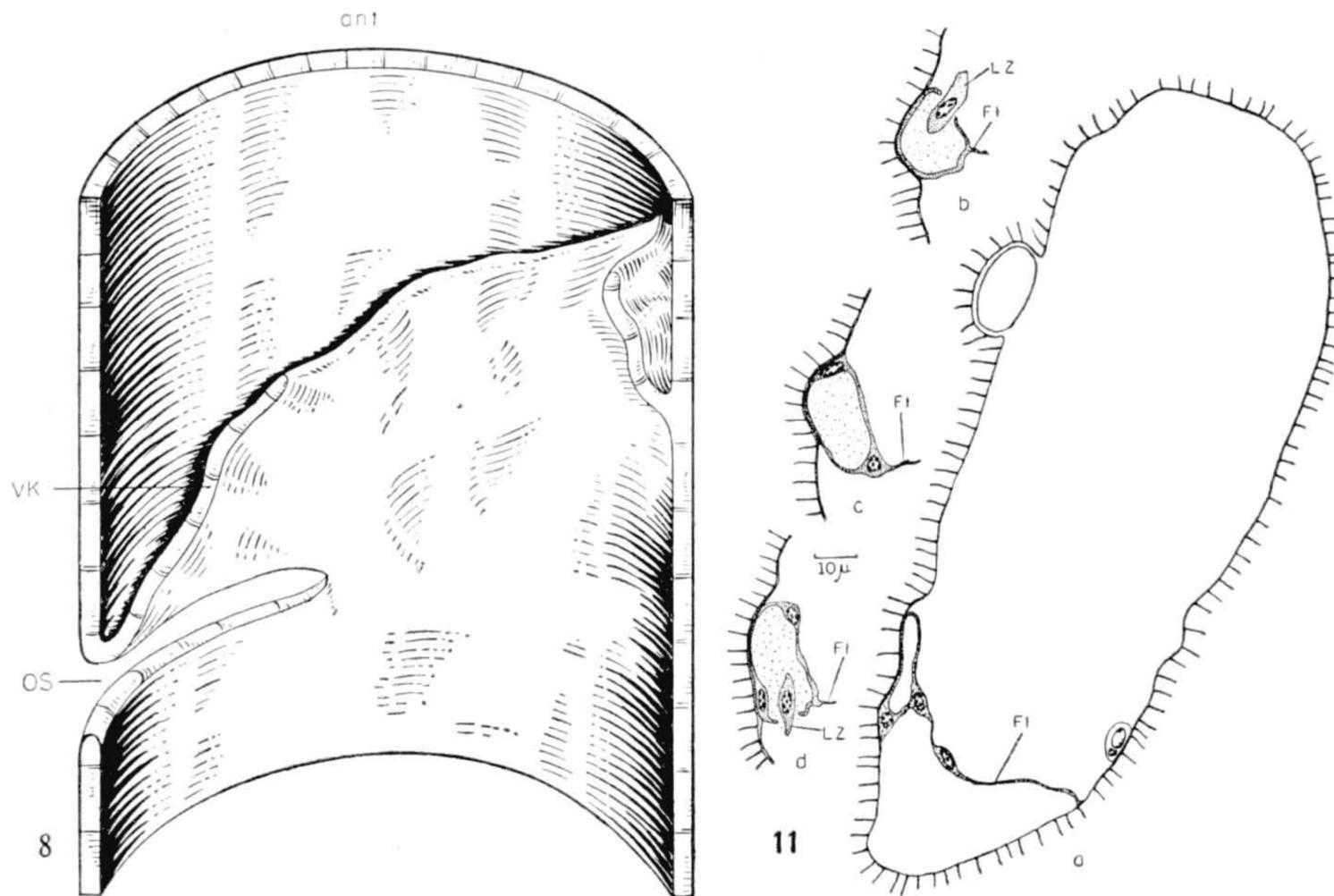


Fig. 8 — Schema des 9. Ostiums. Fig. 11 — a): Schema des Querschnitts des Cercus mit Gefaess und Filament; b) und d): Cercusgefaesse mit seitlichen Spalten; c): mit Filament. (FI = Filament; LZ = Lymphzellen; OS = Ostium; VK = Ostienklappe).

QUERMEMBRAN

Durch das geschilderte Membranensystem des Bindegewebes werden Raeume aus dem Mixocoel ausgeschlossen, die von den oben genannten Organen ausgefullt werden. Diese koennen, durch die "Diffusionssperren" gegen Konzentrationswechsel der Lymphe (BABERS, 1938; TOBIAS, 1948; HOYLE, 1952, 1953) geschuetzt, ihrer Funktion in konstant uniformer Umgebung nachkommen. Anatomisch gesehen handelt es sich immer um kleine Raeume, die keine groesseren Fluessigkeitsmengen bergen. Von dieser Art "intracoelomiale" Raeume kennen wir eine Ausnahme graduativer Art in den oben erwaehten Labialnieren; eine andere findet sich in den beiden letzten Koerpersegmenten (11. Segment und Telson). Der Koerper ueber und hinter dem Anus wird von einer kraeftigen Bindegewebsmembran quer durchzogen, so dass Teile vom 11. Segment und dessen Anhaenge (Telson, Cerci und TF) einen vollstaendig von der allgemeinen Leibeshoehle

abgetrennten Raum in sich einschliessen. Diese "Quermembran" wird bereits von BAER (1912) als "Scheidewand im Abdomenende" beschrieben: "Der Hohlraum der Machiloidenkoerper wird nach hinten durch eine merkwuerdige Scheidewand abgeschlossen. Diese laeuft vom unteren Rand der Seitenzerzen, deren Einmuendung in den Koerper ueberquerend, einerseits zur Seitenwand des Koerpers, andererseits zum Enddarm, wo sie meist am Grunde des Kegels der Afterklappe ansetzt, streicht von da schraeg aufwaerts vorwaerts gegen das Rueckenepithel des Filum terminale —, das es bald mehr, bald weniger weit vorn, immer aber sehr nahe am Vorderrand erreicht."

Ueber Form und Lage der Quermembran gibt die Serie von Querschnitten in Taf. II, und III, Fig. 12 a-m Auskunft:

(12a) — Wir finden hier, ausser einigen rektalen Dilatationsmuskeln (MU) und der Hypodermis, nur noch den Enddarm, der ventral den Anus (AN) bildet und von einer starken Ringmuskulatur umgeben ist. In der Dorsallinie liegt das TG. Der ganze Raum ist durch Bindegewebsmembranen ausgekleidet, die sich der Hypodermis einerseits und dem Rektum und den Muskeln andererseits anlegen. Die Membran der Hypodermis beginnt nun, sich von ihrer Unterlage zu loesen und zwar zuerst an den Aussenseiten der beiden sich absetzenden Cerci (CE). Da der Schnitt nicht genau quer liegt, erscheint die Abloesung im linken Cercus frueher als im rechten. Eine solche Stelle ist in Figur 16 vergroessert dargestellt. Wir sehen hier, wie eine Trachee und der Cercusnerv durch die sich abloesende Quermembran hindurchtreten, welche letztere mit der BM bereits einen kleinen intracoelomialen Raum (IR) einschliesst. Auch um das TG bildet sich ein solcher Raum, wie er vergroessert in Taf. I, Fig. 11 dargestellt ist. Unterhalb des Anus liegen die Coxopodite des 9. Segments und der Ovipositor, bestehend aus den Paaren der 8. und 9. Gonapophysen.

(12b) — Die Abloesung der Membran von der Hypodermis geht weiter.

(12c) — Am linken Cercus ist die Abloesung soweit fortgeschritten, dass eine Verbindung des Hohlraums des Cercus mit dem intracoelomialen Raum des 11. Segments entsteht (VB). Die Stelle ist in Taf. IV, Fig. 14 und 15 vergroessert dargestellt. Hier findet sich das Lager der embryonalen Zellen mesodermaler Herkunft (MZ), die durch das Cercus-Gelenk in den TF eintreten. Auch beobachtet man hier die fortschreitende Bildung des Mischepithels (ME), auf die unten des naeheren eingegangen wird. An der dorsalen Seite des Cercus liegt auf der Quermembran eine Gruppe embryonaler Mesodermzellen (Fig. 12c; MZ), von der zahlreiche Zellen in das Epithel des Cercus einwandern. Sie bilden den Abschluss des Cercus gegen den Koerper und werden hierbei von den Hypodermiszellen der Cuticula unterstuetzt, die die Cercus-Wand in den naechsten Schnitten vervollstaendigt.

(12) — Die Quermembran nimmt links Kontakt mit der Bindegewebschicht des Rektums auf. Die Verbindung (VB) der intracoelomialen Raume des linken Cercus und des 11. Segments ist von der sich dem Rektum naehernden Quermembran (QM) scharf begrenzt.

(12e) — Das Epithel des linken Cercus ist zum Zylinder geschlossen. Der intracoelomiale Raum (IR) des 11. Segments nimmt an Umfang schnell zu.

(12f) — Das letzte Stueck der Quermembran loest sich von der Hypodermis des Koerpers (bei*).

(12g) — Vom Rektum sind noch einige Zellen im Telson (TE) vorhanden, ueberzogen von der rektalen Bindegewebsmembran. Die hypodermale und rektale Membran schliessen den hinteren Teil des mixocoelomialen Raums (MI) zwischen sich ein. Zwischen dem intracoelomialen Raum des Koerpers und dem des rechten Cercus bildet sich der Verbindungsgang (VB). Bei der Abloesung der hypodermalen Bindegewebsmembran blieben Reste mesodermalen Bindegewebes auf der BM zurueck, besonders in der Umgebung des DG (Taf. I,

Fig. 11), die nun beginnen, unter Zellvermehrung einen inneren Ring (BW) zu bilden, der von dem der Hypodermis aussen umgeben ist. In Taf. IV, Fig. 16 ist der Imaginalring der Hypodermis (IM) durch die Behandlung von der Cuticula (CU) abgelöst worden. Nach innen zu liegt der Ring mesodermaler Zellen (BW).

Wie es schon in den Cerci der vorigen Schnitte erscheint, wächst die Hypodermis auf das Mehrfache ihrer normalen Höhe an. Wir betrachten diese Stellen als Imaginalringe der Cerci und des TF, von wo aus das Wachstum dieser Anhaenge bei den auch im geschlechtsreifen Stadium sich fortsetzenden Häutungen der Thysanuren vor sich geht.

(12h) — Vom mixocoelomalen Raum ist nur noch ein geringer Teil vorhanden (MI). Die Bildung des mesodermalen Rings (BW) setzt sich an den Seiten des sich bildenden TF weiter fort. Teile der beiden Gruppen embryonaler Mesodermzellen der Cerci, deren Form jetzt erreicht ist, sind durch die Cercus-Gelenke in das Hinterende des 11. Segments eingetreten (MZ). Von diesen Lagern aus proliferieren Mesodermzellen in den bereits bestehenden Bogen (BW) und laengs einer von besonderen mesodermalen Zellen (MBZ) sich bildenden Membran (MM) an der Ventralseite des zukuenftigen TF. Diese Stelle eines anderen, entsprechenden Schnittes ist in Taf. V, Fig. 31 und in Fig. 15 dargestellt. Auf der rechten Seite des sich bildenden Epithels des TF erfolgt die Verschmelzung mit dem hypodermalen Imaginalring (Fig. 12h bei MZ). Diese Stelle entspricht der Figur 17, in Taf. IV, wo teilweise die BM noch zu erkennen ist, teilweise aber von den profilierenden und in die Hypodermis eindringenden Mesodermzellen verlagert wurde. Von dieser Stelle ab, die sich schnell ueber den noch vorhandenen Bogen der Hypodermis ausbreitet, bezeichnen wir das Epithel als "Mischepithel", das im linken Cercus in Figur 12c, (Taf. II), im rechten in Figur 12f (Taf. II), gebildet wird.

(12i) — Der Imaginalring endet hier; rechts ist noch eine Falte erhalten. Die Quermembran (QM) inseriert an der ventralen Wand des Telsons (TE), so dass mit diesem Schnitt der mixocoelomiale Raum endet. Die membranbildenden Mesodermzellen (MBZ) haben den Hohlraum des TF auf der Ventralseite fast geschlossen.

(12k) — An der jetzt geschlossenen ventralen Membran des TF sind aus dem Embryonallager zahlreiche Zellen entlang gewandert. Sie bilden ein geschlossenes Epithel, in das Teile der Hypodermis des Telsons einbezogen werden, so dass von hier ab nach hinten nur noch Mischepithelien, sowohl im TF wie in den Cerci, vorhanden sind.

(12l) — Die Epithelien der drei Schwanzanhaenge sind vollstaendig und verbleiben in dieser Form bis zu den Spitzen (Fig. 12m).

Durch diese eigenartige histologische Bildung einer Quermembran erfolgt die Abgrenzung eines intracoelomalen Raumes vom Mixocoel, wobei die Bildung eines Mischepithels von besonderer Bedeutung ist.

CERCUS-GEFAESSE

Das Gefaess des TF stellt eine direkte Verlaengerung des DG dar. Waehrend ZIMMERMANN (1880) bei Ephemeriden fuer die Gefaesse der Cerci eine direkte Verbindung mit dem DG angibt, kann eine solche bei unserer Machilide *nicht* gefunden werden. Der Cercus-Kanal ist eine vom DG unabhaengige Bildung der sich von der Hypodermis abgehobenen Quermembran. Seine Oeffnung findet sich an der Ventralseite der Artikulation des Cercus (Fig. 12a; OK). In den Figuren 18, 19 und 20

der Taf. IV ist die Oeffnung vergroessert dargestellt: Zwischen den Schichten der Membran (QM) bildet sich ein spaltfoermiger Eingang (OE), der von einem Lappen der Membran (VA) ueberragt wird und eine Art von Ventil bildet, das den Eintritt von Fluessigkeit in den Tubus verhindert. Der mesodermale Eingangsrand setzt sich in das Gefaess fort (Taf. IV, Fig. 19; CF), das sich in den intracoelomialen Raum (IR) des Cercus richtet (Taf. IV; Fig. 20, CF) und diesen, der Innenseite des Mischepithels anliegend (Taf. III, Fig. 124; CF), bis zu

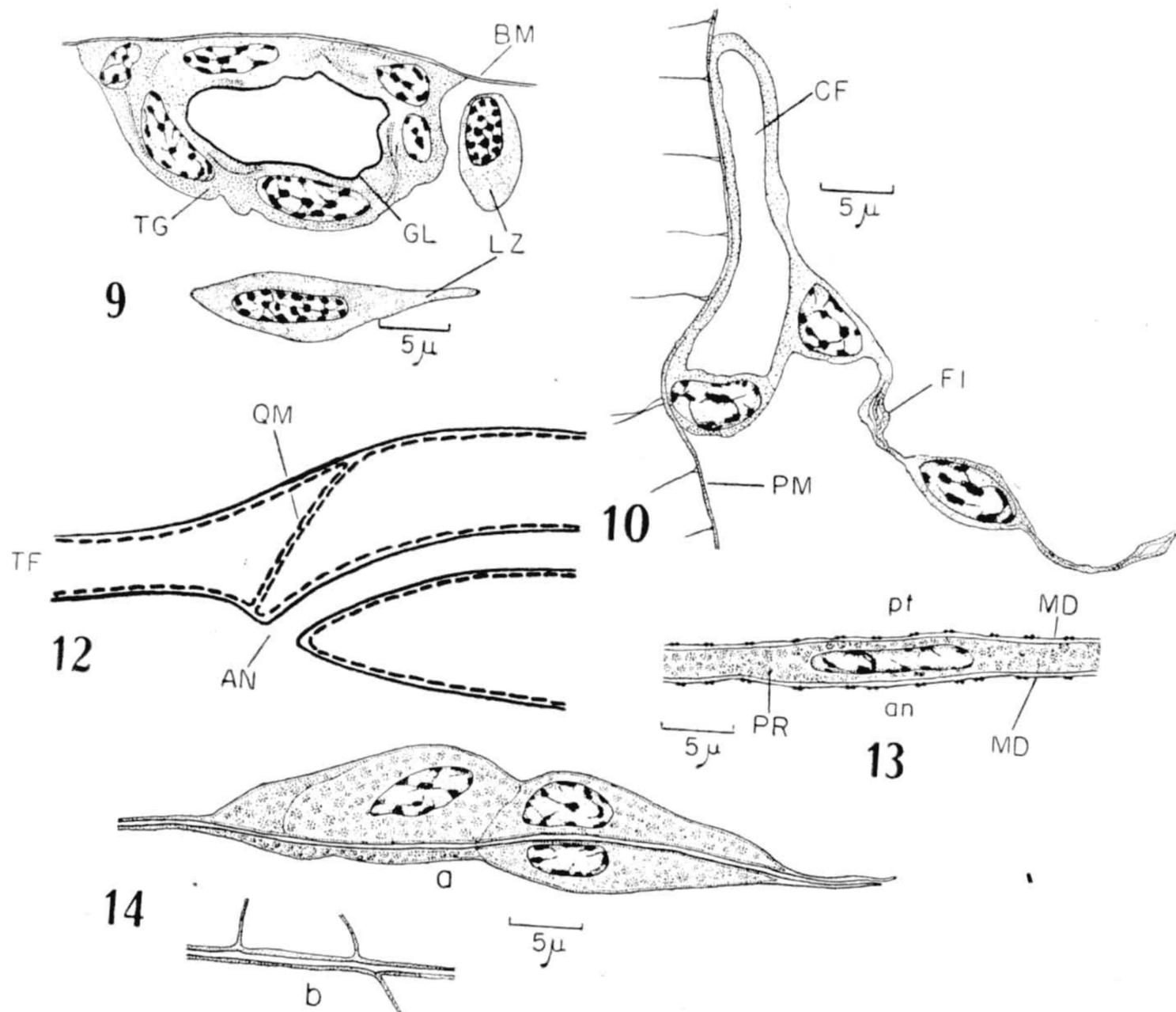


Fig. 9 — Terminalgefaess im Querschnitt. Fig. 10 — Cercusgefaess im Querschnitt mit Filament. Fig. 12 — Schema des Systems der peritonealen Membranen (gestrichelt). Fig. 13 — Doppelmembranen (Quermembran). Fig. 14 — a) Drei Membranblasten, die Abschlussmembran des Terminalfilums bildend; b) linke Fortsetzung von a). (AN = Anus; an = vorne; BM = Basalmenbran; CF = Cercusgefaess in der Mitte des Cercus; FI = Filament; GL = Grenzlamelle; LZ = Lymphzellen; MD = Doppellamelle; PM = peritoneale Membran; PR = granuliertes Protoplasma; pt = hinten; QM = Quermembran; TF = Terminalfilum; TG = Terminalgefaess).

seinem Ende durchlauft. Die mittleren Durchmesser der mehr oder weniger ovalen Cercus-Gefaesse betragen 25 und 12 μ , doch koennen die Gefaesse auch rund erscheinen mit einem Durchmesser von 18 bis 20 μ . An seinem Ende oeffnet sich der Kanal mit einer trichterfoermig erweiterten Muendung (Taf. IV, Fig. 21; KO). Waehrend das Gefaess des TF

nur selten einzelne Lymphzellen in seinem Inneren fuehrt, sind diese in den Cercus-Gefaessen haeufig, besonders an dessen beiderseitigen Muendungen (Taf. IV, Fig. 20 und 21; LZ).

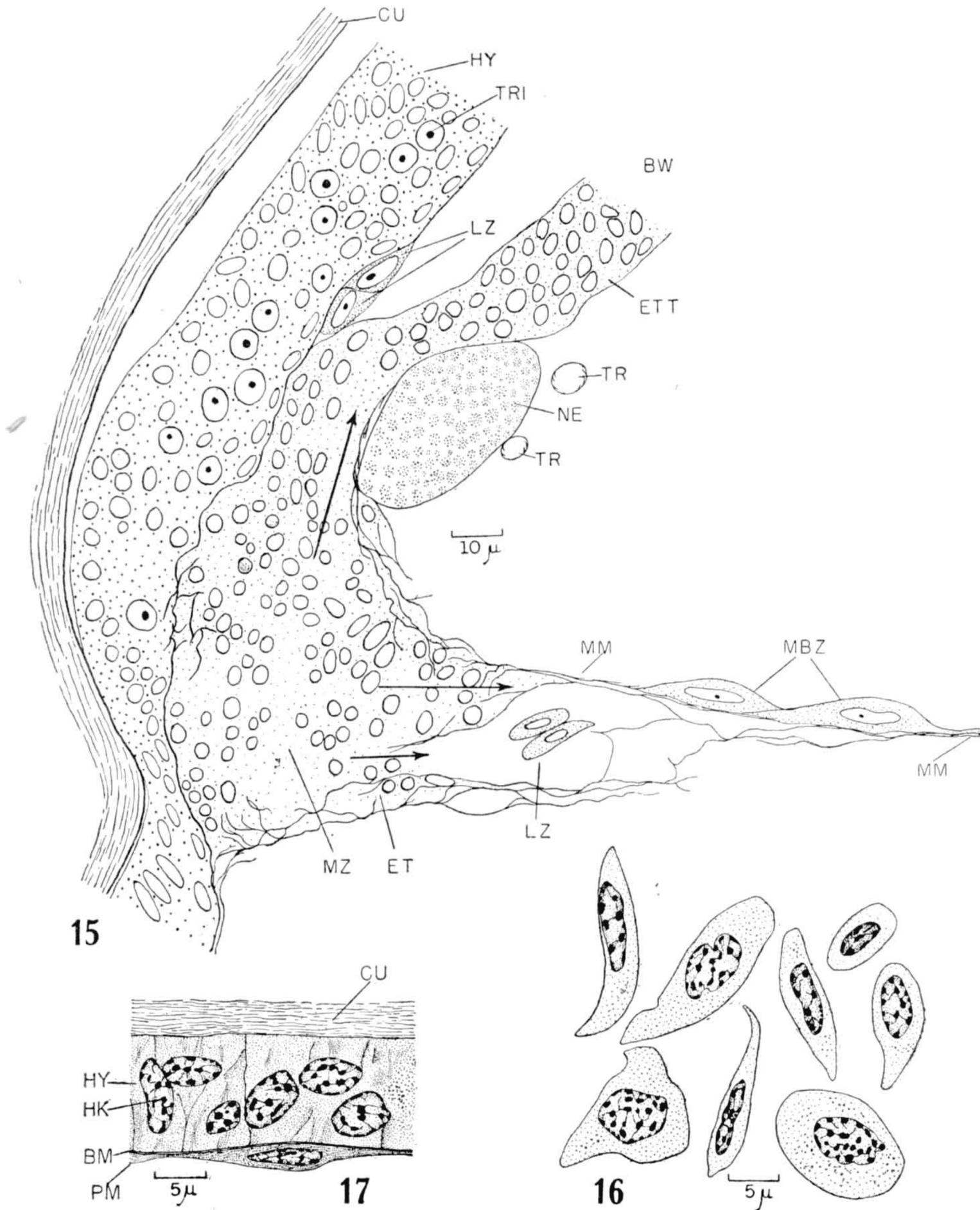


Fig. 15 — Lager der embryonalen Zellen und Bildung der Abschlussmembran des Terminalfiliums. Fig. 16 — Lymphzellen des Mixocoels. Fig. 17 — Hypodermis einer Intersegmentalmembran mit einfoermigen Zellkernen. (BM = Basalmembran; BW = mesodermaler Ring; CU = Cuticula; ET = 1. Zone und ETT = zweite Zone der Endomitosen; HK = Hypodermiskern; HY = Hypodermis; LZ = Lymphzellen; MBZ = Membranblasten; MM = Abschlussmembran des Terminalfiliums; MZ = Mesodermales Lager; NE = Nerv; PM = peritoneale Membran; TR = Trachee; TRI = trichogene Zelle).

LYMPHZIRKULATION IN DEN LETZTEN SEGMENTEN

Aus den anatomischen Befunden ergibt sich folgendes Bild der Zirkulation der Lymphe in den letzten Segmenten, wie es schematisch in Figur 4 dargestellt ist: Die durch die letzten Ostien angesaugte Lymphe (1) tritt bei Systole des DG durch die letzte Ostienklappe (2) in Richtung zum 8. Segment in das DG (3). Ein Teil jedoch gelangt gleichzeitig durch das Trichterventil (4) nach hinten in die Filterregion (5), wo die Mehrzahl der LZ zurueckgehalten wird.

Es ist unbekannt, ob hier die Lymphe noch eine Veraenderung erleidet. Wie aus Taf. III, Fig. 12g und Taf. IV, Fig. 22, hervorgeht, hat die Lymphe im Mixocoel (MI) eine andere Zusammensetzung als im intracoelomialen Raum (IN), da im ersteren Koagulationen in groesse-rem Ausmasse auftreten als im letzteren, der fast frei von solchen ist. Wenn eine Umaenderung der Lymphe von einem zum anderen Raum erfolgt, kann sie nur in der Filterregion durchgefuehrt werden. Hier finden sich zahlreiche aufgefangene Lymphzellen, die als Amoebocyten in der Lage sind, Substanzen aus der Lymphe zu ziehen und sie zu speichern. Ob der das Gefaess begleitende Malpighische Tubus auch eine Funktion in diesem Sinne besitzt, ist sehr fraglich. Durch Kontraktion der sehr kraeftigen Ringmuskulatur, die beim Durchgang des Gefaesses durch die Quermembran (6) endet, wird die Lymphe durch die ganze Laenge des Gefaesses im TF (7) gepresst und verlaesst in der Spitze des TF (8) das Gefaess und tritt in den "circumvasculaeren oder intracoelomialen Raum ein (9). Hier trifft sie auf die grosse Menge von LZ, die sich in den drei Koerperanhaengen entwickeln (siehe unten), und stroemt wieder aufwaerts, bis sie an der Basis (10) des TF die Verbindungsgaenge (11) der Cerci erreicht. Hier tritt die Lymphe in den circumvasculaeren Raum der Cerci, steigt in diesem hinab bis zur Spitze und tritt dabei durch die Seitenspalte und zum Schluss durch die trichterfoermige Oeffnung (12) in das Cercusgefaess ein, wobei sie eine Anzahl von LZ mitnimmt. Sie steigt in den beiden Kanaelen aufwaerts (13), bis sie den ventilartigen Ausgang (14) in der Quermembran (15) passiert und sich in das Mixocoel ergiesst (MR), wo sich die mitgeschwemmten LZ verteilen.

HISTOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN

GEFAESSE

Dorsalgefaess (DG)

Die Wand des DG besteht, wie bei allen bisher in der Literatur bekannt gegebenen Beobachtungen an Insekten (mit wenigen Ausnahmen), auch bei den Machiliden aus zwei Elementen: (1) Muscularis und (2) Adventitia. Die haeufig als Intima bezeichnete innere Lamelle (Fig. 5; SL) stellt, wie schon BAER erkannte, das innere Sarko-

lemm der Ringmuskulzellen dar. Die zwischen der Muskelschicht und der äusseren Adventitia (AD) gelegene Lamelle, als "Grenzlamelle" bezeichnet, entspricht dem äusseren Sarkolemm.

(1) Muscularis: Wie aus der Embryogenese bekannt, bilden die Cardioblasten das DG, indem sie aus der Wand der Coelomsäcke zur Dorsallinie wandern, sich in halbe Hohlzylinder umformen und sich zu einer Röhre zusammensetzen. Die Nahtstellen der Zellen bleiben auch später sichtbar. BAER (1912) stellte die quer verlaufenden Grenzen fest, fand aber nicht die dorsale und ventrale Längsnaht, die wir auf unseren Schnitten nachweisen konnten (Fig. 6 und 7). Regelmässig finden sich in der Nähe der Dorsalnaht Fibrillenbündel der Adventitia, die das DG mit der Körperdecke verbinden (Fig. 7a; FB). Die Muskelzellen besitzen zahlreiche parallele Muskelfibrillen, die sich in einer oder oft auch zwei Schichten um das Gefässlumen legen (Fig. 5 und 7).

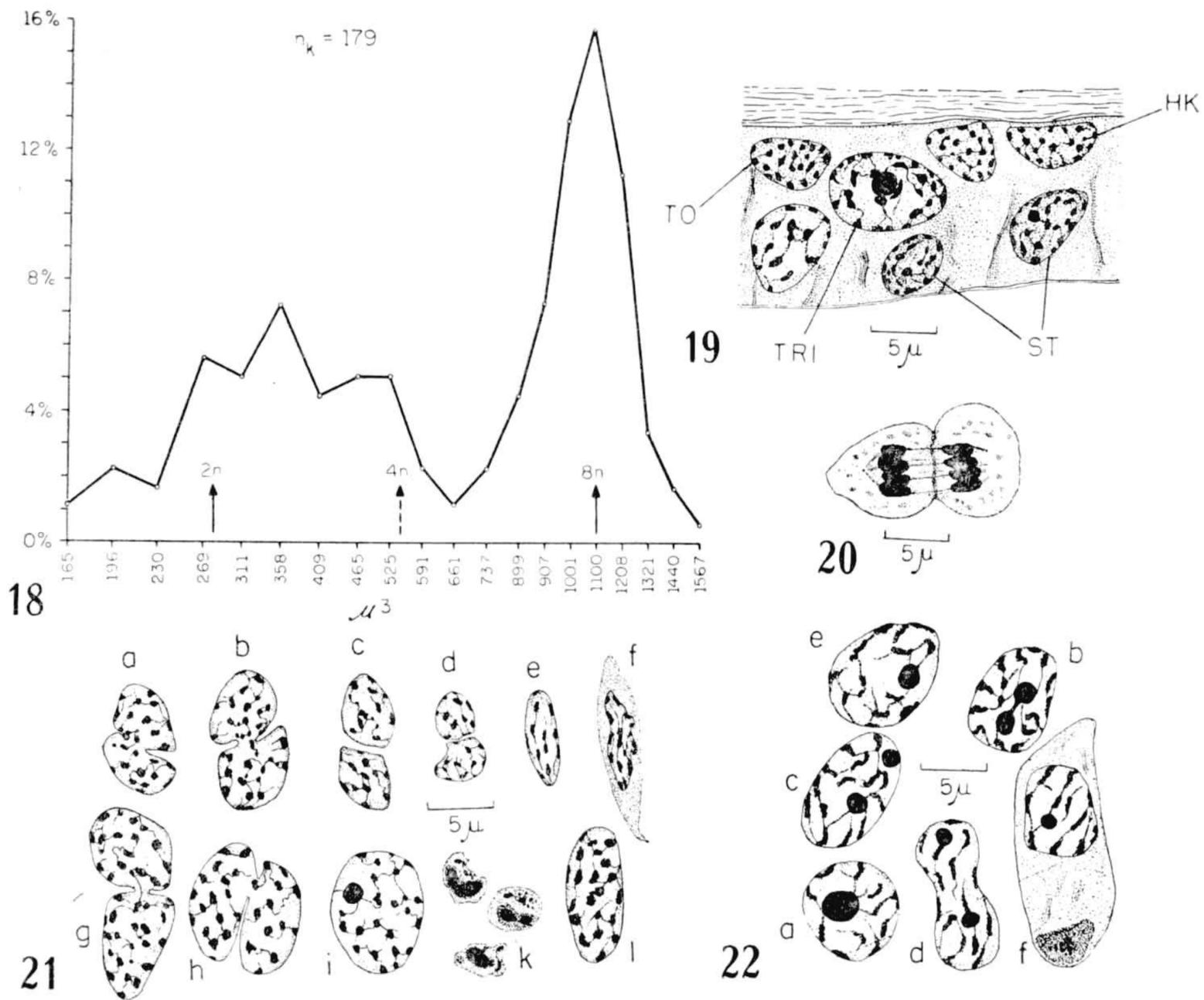


Fig. 18 — Graphische Darstellung (logarithmisch) der Häufigkeit der Grössengruppen der Kerne im Mischepithel der Cerci. Fig. 19 — Hypodermis unter schuppentragender Cuticula mit Schuppenbildungsgruppe (HK = Hypodermiskern; TO = tormogene und TRI = trichogene Zellen; ST = Schuppenstammzelle). Fig. 20 — Hypodermiszelle in Mitose aus der Wand eines Cercus. Spindelachse parallel zur Cuticula. Fig. 21 — Kernformen aus dem Mischepithel. a) - e), g) und h): Mesodermzellen während der somatischen Reduktion; e): diploider Kern in Umformung zum Lymphzellkern (f); 1): oktaploider Kern in Ruhe; i): Kern der trichogenen Zelle; k): chromophile Konkrete. Fig. 22 — a) - e): trichogene Zellkerne in somatischer Reduktion; f): trichogene Zelle mit chromophilem Konkret im Basalpol.

(2) Adventitia: Sie stellt eine im allgemeinen duenne syncytiale Bindegewebsmembran dar, die nur an den Seiten- und Ventralkanten dicker ist. Im Protoplasma finden sich kleine, flache, polymorphe Kerne (Fig. 5-7; NP) und haeufig Fibrillenbuendel, die sich in die Aufhaengebaender oder, an der ventralen Seite des DG, in das Diaphragma fortsetzen (Fig. 7b; FB).

Ueber die Ostien hat bereits BAER (1912) erschoeffend berichtet, und wir haben nur bezueglich des letzten Ostiums, das des 9. Segments, eine Beobachtung hinzu zu fuegen. Wenn auch an allen Ostien der Hinterrand des Eingangs eine Ventilklappe bildet, wie es BAER beschreibt und wie wir es auch an unserem Material feststellen konnten, so macht doch das letzte Ostium eine Ausnahme. Bei ihm sind die Vorderraender zu einer, wenn auch nicht so lang wie in den anderen Segmenten ausgezogenen Doppelklappe verlaengert (Fig. 8), so dass also die Ostienspalten des 9. Segments hinter den Klappen liegen. Laegen sie davor, wuerde keine Lymphe in das Ende des DG und in das Terminalgefaess fliesen koennen (Fig. 4).

Waehrend die Wand des groessten Teils des DG nur eine duenne Muskularis mit 1 oder 2 Schichten von Primitivbuendeln besitzt (Fig. 5 und 7), ist die Muskelschicht des hinteren, sich verengenden Teils des DG wesentlich dicker und erreicht am Rueckstromventil und auch im Anschluss daran eine Zunahme bis zu 5 oder 6 Lagen von Buendeln (Fig. 3 und 6; Taf. I, Fig. 8).

Wenn sich das DG der Dorsalwand des letzten Segmentes anlegt (Taf. I, Fig. 10), hoert die Muscularis ploetzlich auf. Jetzt besteht das Gefaess nur noch aus Bindegewebe und bildet auf seiner Innenseite eine kraeftige, strukturlose Grenzlamelle aus (GL). Seine Wand besteht aus einem Syncytium von Bindegewebszellen, das teilweise mit der die Hypodermis ueberziehenden peritonealen Schicht in eine ebenfalls syncytiale Verbindung tritt. Diese Region ist die Befestigungszone der Quermembran an der Koerperdecke. Hinter der Insertion dieser Membran individualisiert sich das TG wieder (Taf. I; Fig. 11), bleibt aber der BM (Fig. 9; BM) der Hypodermis locker aufgelagert. Es besitzt keine Muskelemente. In dieser Form durchlauft es den TF bis kurz vor dessen Ende, wo es sich mit einer schwach trichterfoermigen Oeffnung in den circumvasculaeren Raum oeffnet.

CERCUSGEFAESSE

Die Cercusgefaesse, die nach *Zimmermann* (1880) bei Ephemeriden hinter dem Rueckstromventil vom Ende des DG abzweigen, stehen bei unserer Machilide in keiner direkten Verbindung zum pulsierenden Teil des Kreislaufs, sondern bilden sich als Invaginationen der Quermembran als unabhaengige Leitungsbahnen. Sie bestehen ausschliesslich aus mesodermalem Bindegewebe, das keine Muskelemente besitzt, so dass ihre Wand nur duenn ist. Die geringe Wandstaerke tritt besonders beim Vergleich mit dem TG hervor: Dieses ist wesentlich dicker als jenes

(Taf. V, Fig. 23), besitzt auffallend viele Kerne und eine derbe Innenlamelle (vergl. Fig. 9 und 10). Diese Befunde stehen mit der Funktion der Gefaesse in direktem Zusammenhang: Das TG schliesst sich an den mit kraeftiger Muskulatur versehenen Endteil des TG an und hat einen relativ starken Wanddruck auszuhalten, dem es nicht nachgeben darf, da sonst der Transport der Lymphe stark beeintraechtigt wuerde. So finden wir das Lumen des TG stets maximal geoeffnet (Fig. 9, Taf. V, Fig. 23 und 24). Dagegen sind die Cercusgefuesse nur stellenweise weit offen und enthalten dann oft LZ (Fig. 11; Taf. V, Fig. 25 b, d) und eine dichtere Lymphfluessigkeit (Taf. V, Fig. 26), oder aber sie sind in verschiedenen Graden kollabiert (Taf. V, Fig. 27 und 28).

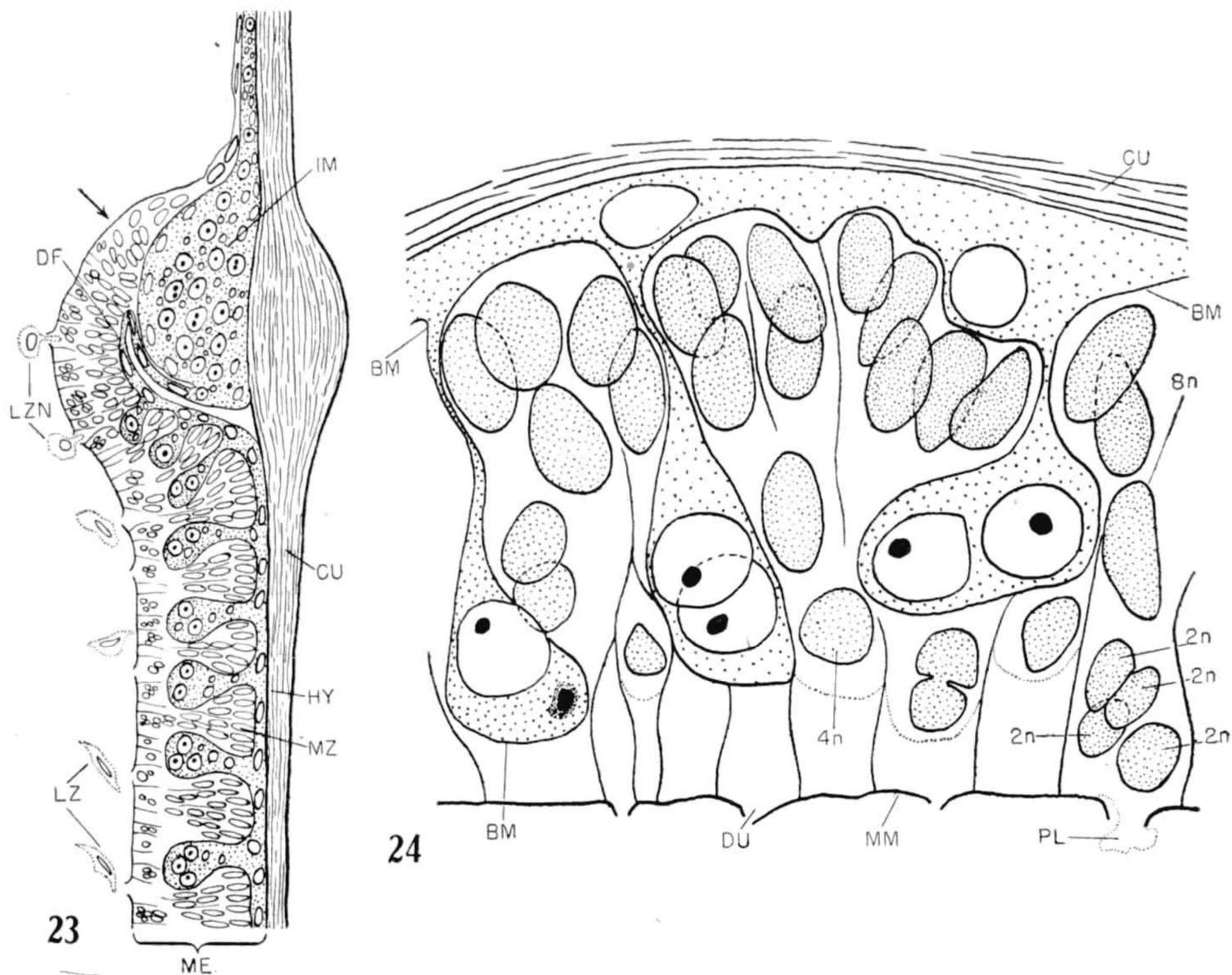


Fig. 23 — Schema des Imaginalrings des Terminalfilums und Bildung des Mischepithels. Fig. 24 — Schema der Zusammensetzung des Mischepithels. Punktiert mit weissen Kernen: hypodermale, weiss mit punktierten Kernen: mesodermale Komponente. (BM = Basalmembran; CU = Cuticula; DF = hypodermale Doppelfalte; DU = Durchbrueche; HY = Hypodermis; IM = Imaginalring; LZN = junge Lymphzellen; LZ = Lymphzellen; ME = Mischepithel; MM = Abschlussmembran des Terminalfilums; MZ = Mesodermlager; PL = Protoplasmaustritt einer neuen Lymphzelle).

Der wechselnde Querschnitt der Cercusgefuesse erweckt den Eindruck einer pulsierenden Eigenbewegung. Es fehlen ihnen jedoch Muskelelemente. Sie besitzen jedoch in wechselndem Abstand schmale Bindegewebsbaender, die sich von ihrer inneren Wand, quer durch das Lu-

men des Cercus, zur gegenueber liegenden Membran spannen (Fig. 11; Taf. V, Fig. 26; FI). In diesen Teilen zeigt die Wand der Cercusgefäesse unregelmässige, ostienartige Durchbrueche, die sich nur an nicht kollabierten Stellen erkennen lassen (Fig. 11; b und d), dieses besonders wenn gerade LZ durch die Oeffnungen in den Tubus treten. Die Funktion der Querbaender (Fig. 11; FI) haengt mit der Eigenart des Epithels der Cerci zusammen (siehe unten). Wenn sich der Druck im Inneren des Cercus infolge der Kontraktion des hinteren Teiles des DG erhoehrt, werden durch elastisches Nachgeben des Epithels die Querbaender gespannt und erweitern das Lumen der Cercusgefäesse, die durch die seitlichen Durchbrueche Lymphe und LZ ansaugen. Da die Druckerhoehung, entsprechend den anatomischen Befunden (siehe oben), zuerst sich an der Basis des Cercus bemerkbar macht und sich bis zur Spitze fortsetzt, tritt die Saugwirkung basal frueher ein als terminal, so dass in den Cercusgefäessen die Lymphe von der Spitze zur Basis fliesst, wo sie durch die Gefäessmuendung in der Quermembran in die Leibeshoehle gelangt.

MEMBRANEN

Wie aus der Querschnittsserie in Figur 12 der Taf. II, und III, und dem Schema der Figur 12 hervorgeht, wird die Quermembran (Taf. IV, Fig. 22) durch das Zusammenlegen von zwei peritonealen Schichten gebildet: (1) eine, die Hypodermis und Darm ueberzieht und (2) eine zweite, die das TF und die Cerci auskleidet. Dem entsprechend zeigt der Querschnitt eine Doppelschichtung und zwar vorne und hinten (Fig. 13; an und pt) je eine Doppelmembran mit etwa $0,5\mu$ Zwischenraum, von denen die aeussere in regelmässigen Abstand von $2,3 - 2,4\mu$ Laengsfibrillenpaare traegt, die sich an der Insertion der Membran in kraeftige Tonofibrillenbuendel fortsetzen (Taf. V; Fig. 29). Zwischen den beiden Doppellamellen findet sich ein grobkoerniges, stark azidophiles Protoplasma mit niedrigen Kernen (Fig. 13) von etwa $1,5\mu$ Dicke und $9 - 12\mu$ Durchmesser; sie koennen mehr oder weniger scheibenfoermig sein, zeigen aber zumeist eine starke Polymorphie.

Eine andere Form von Membranen findet sich an den Stellen, wo an der Basis von TF und Cerci die Hypodermis die Imaginalringe bildet. Im Haeutungsfalle muss die peritoneale Auskleidung ebenfalls mitwachsen. Hierauf deuten Mitosen in der Wand des TG hin. Es finden sich in diesen Regionen (Taf. III, Fig. 12i; MBZ) eigenartige Zellen, die "Membranbildungszellen", die in embryonalem Stadium verbleiben und die Verlaengerung der Membran ermoeglichen. Es sind scheibenfoermige diploide Zellen, die zu Mitosen befahigt sind (Taf. V, Fig. 30; MF) und sich zu einschichtigen oder teilweise doppelschichtigen Epithelien zusammenlegen. (Fig. 14; Taf. V, Fig. 31 und 32). Das Protoplasma dieser Zellen hat die gleiche Zusammensetzung wie das im vorigen Membrantyp (Querlamelle) beschriebene. Am freien Ende, z. B. wo in Taf. V, Fig. 30 die Mitose mit MF bezeichnet ist, laesst sich das Wachstum dergestalt erkennen (Fig. 14), dass die Zellen

allseits duenne (etwa $0,1\mu$ dicke) strukturlose Schichten abscheiden, die sich zu feinen Membranen zusammenlegen, an denen und zwischen denen im weiteren Verlauf des Wachstums die Zellen des embryonalen Mesoderm-lagers (Fig. 15; MZ) entlang wandern. Diese als "Membranoblasten" zu bezeichnenden Zellen finden sich ausschliesslich an den Zuwachsstellen der Membranen und der Mischepithelien an der Basis der Cerci und des TF.

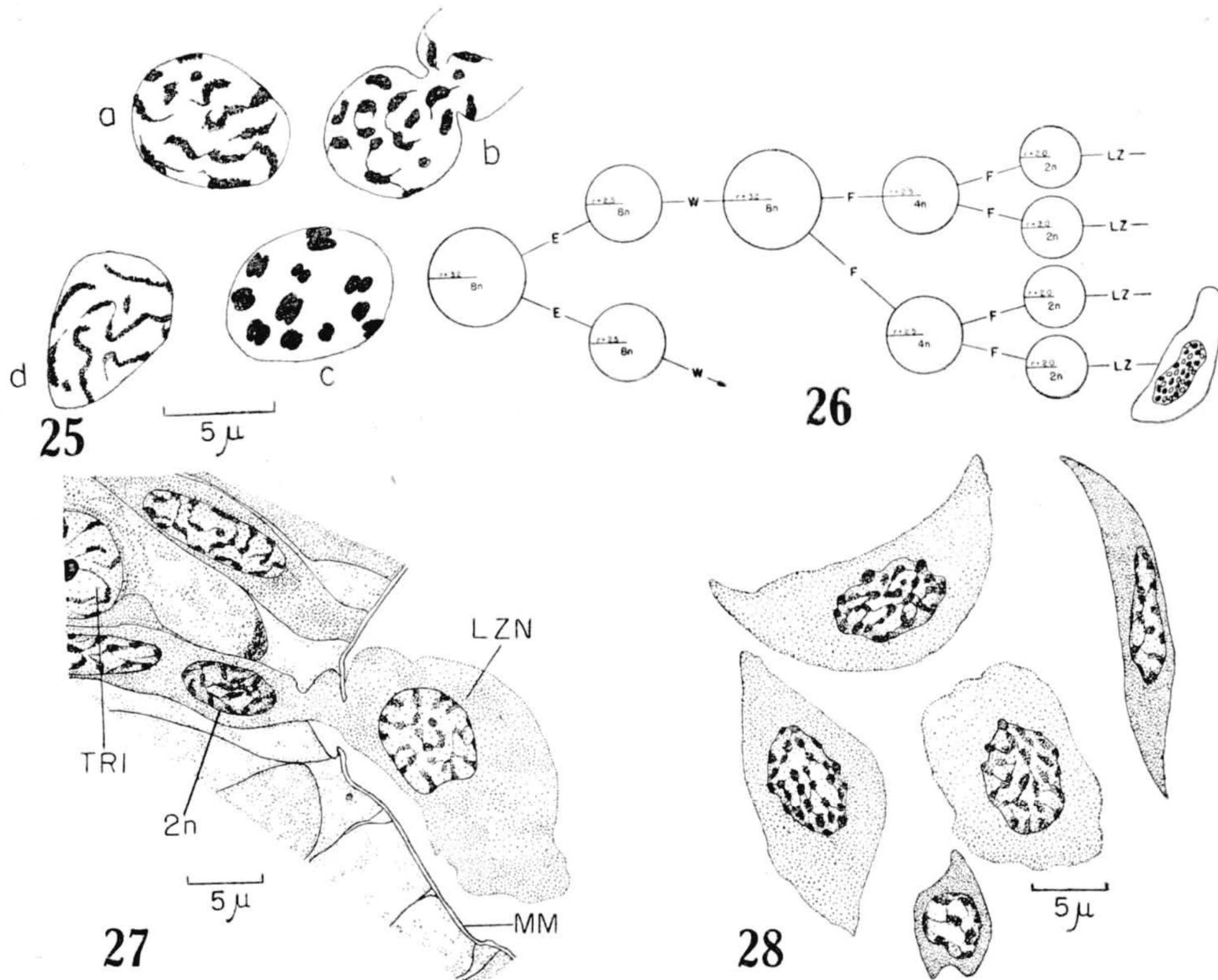


Fig. 25 — a) -c): Endomitosestadien; d): Kernfragmentierung. Fig. 26 — Schema der Teilung der oktoploiden Zelle in 4 diploide und deren Umformung zu Lymphzellen (E = Endomitosen; F = Fragmentation; LZ = Lymphzellen; W = Wachstum (Radien in Mikra). Fig. 27 — Junge Lymphzellen (LZN), das Mischepithel verlassend (MM = Abschlussmembran des Terminalfiliums; TRI = trichogene Zelle). Fig. 28 — Junge Lymphzellen.

LYMPHZELLEN (LZ)

Im Gegensatz zu den Befunden an den Lymphzellen anderer Insekten, wo wir eine grosse Vielgestaltigkeit dieser Zellen finden (z. B. HOLLANDE, 1911; Czihak, 1954; WIGGLESWORTH, 1937, 1954, 1955, 1956; BARTH, 1960), zeigt sie bei unserer Machilide eine nur geringfuegige Polymorphie. Es sind scheibenfoermige Zellen von unregelmassigem Umriss (Fig. 16), die nur kurze Pseudopodien bilden. Sie besitzen, wenn der Umfang mehr oder weniger kreisfoermig ist, einen Durchmesser von etwa $10 - 15\mu$, koennen aber auch langgestreckt und oft

mondsichelfoermig gebogen sein und erreichen dann bis zu 25μ Laenge. Da wir die Zellen nur in Schnittpraeparaten beobachteten, lassen sich keine naeheren Angaben ueber funktionsbedingte Zustaende des Protoplasmas machen. Der Kern zeigt zahlreiche Chromozentren von mehr oder weniger gleicher Groesse und Gestalt. Da die Kerndicke mit $1,5 - 2\mu$ nur gering ist, konnte im Aufblick die Anzahl dieser Zentren ausgezaehlt werden; hierbei ergab sich ein Mittelwert von 32. Dieser entspricht der doppelten Anzahl von Chromosomen der Spermiozyten (Taf. V, Fig. 33), die sich auf 16 belaeuft. So muessen wir mit 32 Chromosomen im diploiden Satz rechnen, da wir, wie auch SCHMIDT (1959) bei *Lepisma saccharina*, die Chromozentren als unvollkommen entspiralisierte Chromosome auffassen, d. h. dass die Chromosomenbezirke im somatischen Kern erhalten bleiben, wie es BOVERI (1904) bereits zum Ausdruck bringt. Hierzu sind allerdings noch ausfuehrliche spermiogenetische Untersuchungen erforderlich. Der Kernumriss ist nicht glatt, sondern zeigt, ausser lappenartigen Einschnitten, nicht selten kleine Vorwoelbungen, die immer ein einzelnes Chromozentrum enthalten (Fig. 16). Sehr haeufig liegen die LZ den Organen und Membranen fest an, wie es auch WIGGLESWORTH (1937, 1955) fuer *Rhodnius prolixus* mitteilt. Fuer die im naechsten Kapitel folgende Beschreibung des Epithels des TF und der Cerci ist die Feststellung von Bedeutung, dass wir, mit Ausnahme eines zweifelhaften Falles, nie eine Mitose in den LZ fanden, die dagegen in anderen Insekten (lit. cit. in diesem Abschnitt) haeufig auftreten. Der Kerninhalt entspricht mit $300 - 350 \mu^3$ dem der vorigen diploiden Somazellen (siehe unten und Kurve in Fig. 18).

EPITHELIEN

(1) *Hypodermis*.

Ein eingehendes studium der Hypodermis der Machiliden findet sich in der Arbeit von SCHMIDT (1959). Unsere Beobachtungen stimmen mit den Befunden der Autorin weitgehend ueberein. An Stellen, wo sich keine Schuppeninsertionen befinden, besonders in den Intersegmentalmembranen, enthaelt die Hypodermis, deren Zellgrenzen an unserem Material (keine Haeutungsstadien) undeutlich sind, nur eine Form von Zellkernen (Fig. 17). Das Kernvolumen erreicht $900 - 1000\mu^3$ und entspricht der nach der Kurve in Figur 51 als 8-ploid zu betrachtenden Zellkerngruppe.

Anders ist die Zusammensetzung der ebenfalls syncytialen Hypodermis an den beschuppten Teilen des Koerpers (Fig. 19), wo wir, wie auch SCHMIDT (1959), ausser den Hypodermiszellkernen (HK) die "Schuppenstammkerne" (ST), die trichogenen Kerne (TRI) und die tormogenen Kerne (TO) finden.

Von besonderem Interesse scheinen uns die trichogenen Zellkerne an unserem Material zu sein: Die in der Hypodermis gefundenen, allerdings hier seltenen Mitosen (Fig. 20) und die hier teilweise vorhandenen

Zellgrenzen, wie auch die Hoehle der Hypodermis deuten auf die Vorbereitung einer Haeutung hin. Ausserdem fanden wir sehr haeufig am basalen Pol der trichogenen Zellen (besonders in den Cerci und im TF) eigenartige, stark chromophile Konkrete (Fig. 21k und 22f), die an pyknotische Vorgaenge in der Zelle gemahnen. Diese Konkrete enthalten diffus verteiltes chromatisches Material, das Feulgen-positiv ist, und beträchtliche Mengen von Nukleolarsubstanz. Beim Vergleich einer grosseren Anzahl von trichogenen Zellen ergaben sich zwei Formen: (1) Zellen ohne Konkrete mit einem Kerninhalt von etwa $1800 \mu^3$ und einem sehr grossen Nukleolus von $92 \mu^3$ Inhalt (Fig. 22a) und (2) Zellen mit Konkreten und einem etwa $1920 \mu^3$ enthaltenden Kern, dessen Nukleolus aber nur $21 \mu^3$ Inhalt hat. Ausserdem finden sich vereinzelt trichogene Zellen mit Kernen mit 2 Nukleoli. Wir massen einen solchen Kern und erhielten: Inhalt — $2961 \mu^3$, erster Nukleolus mit $17,9 \mu^3$, zweiter Nukleolus mit $35,2 \mu^3$. Der letztere ist unscharf konturiert und von einem Hof diffusen chromatischen Materials umgeben. Er wandert zum basalen Pol, wird hier abgeschnuert und sinkt zum basalen Pol der Zelle ab (Fig. 22f). Der Kern hat hierbei etwa ein Drittel seines Volumens verloren. Ausser diesen Vorgaengen beobachtet man eine gleichmaessige Durchschnuerung des Nukleolus und eine folgende amitotische Teilung des Kerns (Fig. 22a — 22d). Da dieser Fall nur selten gefunden wurde, kann nicht mitgeteilt werden, ob es sich um eine regelmaessige Erscheinung handelt oder nur um Sonderfaelle der oben geschilderten Substanzabstossung. Beide Vorgaenge sind zweifellos mit einander verwandt und sind unter dem Blickwinkel der *somatischen Reduktion* zu betrachten, wodurch die waehrend der Funktionsphase polyploiden Kerne sich auf die Vermehrungsphase vor der Haeutung vorbereiten. Zur Beurteilung der Beobachtungen am Kern der trichogenen Zellen sind Reihenuntersuchungen notwendig. Es ist hier nur hinzu zu fuegen, dass bei diesen Vorgaengen der Kern wesentlich saurer reagiert als der Ruhekern und dass anscheinend endomitotische Vorgaenge eintreten, die aber nicht eindeutig genug sind, um geschildert zu werden; auch dieses Problem muss Reihenuntersuchungen vorbehalten bleiben. Die erwaehten Stadien der trichogenen Zellkerne finden sich besonders gehaeuft in den oben als Imaginalringe bezeichneten Hypodermisverdickungen an der Basis des TF und der Cerci.

(20) *Mischepithel.*

Wie aus der Schnittserie in Taf. II und III hervorgeht, nimmt das mesodermale Bindegewebe an den Imaginalringen, durch Zelleinwanderung von den Lagern embryonaler Zellen aus, schnell an Dicke zu (Fig. 15). Es handelt sich dabei, im Falle des TF, um ein Wandern der Zellen der beidseitigen Embryonallager entlang der von den "Membranoblasten" gebildeten Membranen (Taf. V, Fig. 30-32), wie es schematisch in Figur 15 (Pfeile) dargestellt ist. Die Einwanderung erfolgt immer einseitig und zwar ausserhalb des Rings der Membranen, so dass diese und anfangs auch die Membranoblasten (Fig. 15; MM und MBZ)

den Innenraum von TF und Cerci auskleiden. Die Querdurchmesser der beiden Kernformen (Kerne des Embryonallagers und ausgewanderte Kerne) betragen im Mittel $3,1 \mu$ und $4,8 \mu$, dem eine 4 fache Volumengroesserung entspricht. Dieser Zuwachs waehrend der Wanderung beruht auf 2 Endomitosen, von denen (1) die erste (Taf. V; Fig. 31 und 15; ET) beim Austritt aus dem Embryonallager und (2) die zweite am Ende der Wanderung (Fig. 15; ETT) eintreten. Auch weiter hinten treten zahlreiche Endomitosewellen auf, die aber von amitose-aehnlichen Kerndurchschnuerungen gefolgt werden. Solcher Art vermehrt sich die Anzahl der Mesodermzellen auf ein Vielfaches der zuerst aus den Embryonallagern verlagerten Zellen. Da die Kerne des Embryonallagers, entsprechend Groesse und Chromatingehalt, als diploid zu betrachten sind, haben sich die des sich entwickelnden mesodermalen Rings (Taf. III, Fig. 12h, i; BW) zu 8-ploiden Kernen entwickelt.

Waehrend die Bildung des ventralen Teils des Wandepithels des TF in der Schnittserie nach hinten fortschreitend (Taf. III, Fig. 12 h, i) vor sich geht, ist der dorsale Teil bereits vollendet. Der Imaginalring der Hypodermis des TF findet in dieser Hoehe sein Ende, dorsal frueher als an den Seiten und ventral (Taf. III, Fig. h-k). Nun tritt an dieser Stelle ein besonderer Verlauf der Hypodermis auf, der fuer die Bildung des nach hinten folgenden Mischepithels wichtig ist: Am Ende des Imaginalrings bildet sich eine einschichtige Hypodermislamelle, die auf der Innenseite des Imaginalrings als Doppelfalte (Taf. IV, Fig. 16; DF) sich zwischen diese und die mesodermale Zellschicht schiebt, dann aber nach aussen sich letzterer anlegt und mit dieser zusammen das doppelte Epithel des TF und der Cerci formt. Kurz vor dem Ende der Koerperanhaenge endet die mesodermale Komponente und es bleiben nur die hypodermalen Zellen sichtbar (Taf. VI, Fig. 35; HY).

Dieses doppelte Epithel existiert in dieser idealen Form, d. h. als zwei durch die hypodermale Basalmembran getrennte Schichten, nur im Bereich der Doppelfalte (Taf. IV, Fig. 16; DF). Hier besteht die Hypodermis nur aus gewoehnlichen Epithelzellen, kurz darauf, wenn sie wieder in Kontakt mit der Cuticula tritt, finden wir in ihr wieder die oben erwaehnten "Schuppenbildungsgruppen", bestehend aus drei verschiedenen Zelltypen, wodurch die Hoehe der Hypodermis bedeutend zunimmt. Nun erfolgt hier eine gegenseitige Durchdringung der beiden Epithelformen, entsprechend dem Schema der Figur 24, wobei die Hypodermis (punktiert mit weissen Kernen) in das mesodermale Gewebe zottenfoermig eindringt. Die Basalmembran (MB) bleibt erhalten, ist aber wegen der dicht gelagerten Mesodermzellen oft schwer zu verfolgen. In den Zotten finden sich immer die Schuppenbildungsgruppen, waehrend die oktoploiden Mesodermkerne in den peripheren Zonen des Mischepithels in grosser Menge liegen. Auf diese Weise entsteht eine Schichtung, die noch durch die spaeter zu beschreibenden Teilungsprodukte der 8-ploiden Zellen betont wird, wie es z. B. in Taf. V, Fig. 34 zum Ausdruck kommt. Der Abschluss des Mischgewebes zum Hohlraum des TF wird durch die peritoneale Membran der Membranoblasten gebildet (Taf. V, Fig. 34; MM).

Diese bisher geschilderten Befunde werden im TF und in entsprechender Form auch in den Cerci gemacht.

Das anfangs (Fig. 23; Pfeil) durch gleich grosse, 8-ploide Kerne gekennzeichnete mesodermale Gewebe erleidet eine grundlegende Veränderung durch eigenartige Kernteilungsvorgänge, die permanent abzulaufen scheinen. Die Beobachtung der Teilungskerne wird wesentlich vereinfacht durch Anwendung der in der Einleitung erwähnten kombinierten Färbung nach Bouin-Fixierung. Hierbei zeigen die in Endomitose und in Fragmentation befindlichen Zellkerne eine starke Affinität zu Kernechtrot, so dass nicht nur das chromatische Material sondern auch die Kernflüssigkeit leuchtend rot gefärbt ist, während die Ruhekerne braune Farbtoene zeigen. Es wurden die Kerne in begrenzten Epithelteilen ausgemessen und gezählt. Es ergaben sich jeweils Kurven wie die in Figur 18 dargestellte. Die Häufigkeitsspitze um $1100 \mu^3$ Kerninhalt entspricht den oben beschriebenen 8-ploiden Kernen. Sie bilden ein nur von den Zotten der Hypodermis unterbrochenes Lager mehr oder weniger ovoider Kerne (Taf. V, Fig. 34; 8-n). Die grosse Anzahl dieser Zellen entsteht dadurch, dass laufend Endomitosen auftreten, die aber nicht zu grösseren 16-ploiden Kernen führen, sondern die chromatische Masse wird auf zwei Fragmente verteilt, die sich zu neuen 8-ploiden Kernen umformen. Ihre Anzahl nimmt derart zu, dass sich diese Kerne in Serien radial zur Hauptachse des TF orientieren und sich nicht mehr durch Längsteilungen (Fig. 21h), sondern durch Querteilungen (Fig. 21a, b und g) vermehren, so dass radiale Serien 8-ploider Kerne entstehen (Taf. VI, Fig. 36). Diese Anordnung ist besonders deutlich an Stellen, wo keine Schuppeninsertionen liegen, so dass das Bild nicht durch die "Schuppenbildungsgruppen" verändert wird. Eigenartigerweise wurde in keinem der 8-ploiden Kerne ein Nukleolus gefunden, obwohl in allen Formen hypodermaler Zellen ein solcher auf denselben Schnitten immer deutlich zu beobachten war.

Bei diesem Teilungsvorgang (Fig. 25) beobachtet man die typischen Chromatinverdopplungen und die Bildung von Doppelchromosomen, die sich ohne Bildung von Spindel und Äquatorialplatte von einander trennen und bei Beginn der Kerndurchschnürung sich auf die beiden Tochterkerne verteilen. Es handelt sich um eine *endomitotisch-amitotische* Vermehrungsteilung der Kerne. Amitotische Teilungen sind bei Insekten bereits seit den Arbeiten von MARSHALL (1907/08) bekannt.

Anders verläuft die Teilung der zuinnerst gelegenen Kerne der beschriebenen Serien von 8-ploiden Kernen. Bei diesen individualisieren sich die Chromosome, ohne jedoch Doppelchromosome zu bilden. Sie verteilen sich auf zwei Kerne, die, da sie nur wenig gefunden werden, sich anscheinend sofort darauf nochmals teilen, so dass aus der 8-ploiden zuerst zwei kurzlebige 4-ploide, dann aus je einer solchen zwei 2-ploide Kerne durch Fragmentation entstehen. (Fig. 21c, d; Schema in Fig. 26). So erklärt sich, dass in der Kurve in Figur 18 die Häufigkeitsgruppe der etwa $550 \mu^3$ Inhalt entsprechenden tetraploiden Kerne nur

gering ist, waehrend fuer die diploide Gruppe immer ein hoeherer Wert gefunden wird. Der Anfangsteil der Kurve variiert in Folge der sehr unregelmassigen Formen der Fragmente (Taf. VI, Fig. 37 und 38), sowie auch in Folge ihres besonderen Schicksals:

Die diploiden Teilungsprodukte bilden neue Lymphzellen.

Nach Beedigung der somatischen Reduktion finden sich in den basalen Zonen Vierergruppen diploider Zellkerne. Von einer solchen Gruppe flacht sich einer der Kerne ab, sein Chromatin lockert sich etwas auf, doch bleiben die Chromozentren erhalten. Die Gegenwart eines Nukleolus kann durch eine senkrecht stehende Chromatinkondensation vorgetauscht werden. Durch Aufnahme von Fluessigkeit nimmt der fragliche Kern an Volumen etwas zu. Er umgibt sich mit einer Portion des undifferenzierten Protoplasmas (Cytoplasma) der Mesodermzelle und durchbricht die Abschlussmembran des Mischepithels, um in den Hohlraum des TF oder Cercus zu gelangen (Fig. 27), wo diese diploide Zelle als LZ in Erscheinung tritt. Von diesen Membrandurchbruechen (Fig. 24; DU) lassen sich mehrere auf jedem Schnitt finden. Hiernach machen der zweite und dritte Kern der Vierergruppe dieselben Veraenderungen zu LZ durch. Der vierte erleidet dasselbe Schicksal, kann sich aber auch innerhalb des Mischgewebes schon endgueltig umwandeln. Infolge der fortlaufenden Bildung von LZ findet sich im Basalteil des Mischepithels eine Zone von Zellskeletten ohne Cytoplasma und Kernen (Taf. VI, Fig. 36; EZ). Die Umrisse der neuen LZ-Kerne sind anfangs irregular, ja selbst gelappt; wenn sie aelter werden, glaetten sich ihre Waende. Der Zellumriss ist sehr zart (Fig. 28), solange wie sie im Hohlraum des TF oder der Cerci liegen; erst wenn sie in die Leibeshoehle gelangen (siehe oben), werden die Zellwaende kraeftiger (Fig. 16; Taf. IV, Fig. 22). Bei jungen (Fig. 28), weniger auch bei alten LZ, beobachtet man regelmaessig kleine Erhebungen auf den Kernen, in denen sich regelmaessig je ein Chromozentrum befindet, eine Beobachtung die fuer die Selbstaeendigkeit der Chromosomenbezirke auch in den Kernen der LZ spricht.

Wenn das Lager der Schuppenbildungszellen dicht gelagert ist, kann die Bildung der LZ auch oberhalb dieser Zone erfolgen. Die neuen LZ-Kerne wandern dann in Spindelform an den trichogenen Zellen vorbei (Taf. VI, Fig. 37) in die Basalzone des Mischepithels. Liegen neue LZ-Kerne im Mischepithel gerade vor den Lateralnerven, kann sich auch der Protoplasmakoerper der LZ schon hier endgueltig ausbilden; auch der Kern nimmt hier schon seine typische unregelmassige Form an. Das Lumen der drei Schwanzanhaenge enthaelt grosse Mengen von jungen LZ (Taf. VI, Fig. 36), die durch die Gefaesse der Cerci in den mixocoelomialen Raum geleitet werden. Vermutlich dienen sie hier zum Ersatz von gealterten LZ; diese Annahme wuerde das Fehlen von Mitosen in den LZ der Leibeshoehle erklaren.

Betrachten wir die Bildung von LZ in hermetisch von der Leibeshoehle abgeschlossenen Raeumen vom physiologischen Gesichtspunkt unter Heranziehung der Darlegungen von BABERS (1938), TOBIAS (1948) und HOYLE (1952, 1953) ueber die oft sehr hohe Jonenkonzentration in

der Lymphe, so koennen wir nur eine Erklaerung finden, naemlich dass die Lymphe im intracoelomialen Raum von TF und Cerci eine andere Zusammensetzung hat als die des mixocoelomialen Raums. Hierauf deutet auch das Fixierungsbild hin, das im letzteren Raum viel mehr koagulierende Substanzen im Lymphplasma zeigt als in den Hohlräumen hinter der Quermembran. Alles deutet darauf hin, dass im intracoelomialen Raum eine konstante, niedrige Jonenkonzentration herrscht, die den jungen LZ mit ihrer ungeschuetzten Oberflaeche nicht schaedlich sein kann. Zu diesem Punkte sind weitere Untersuchungen notwendig.

Zum Vergleich untersuchten wir die gleiche Koerperregion bei einer Lepismatide und fanden sehr aehnliche, wenn auch nicht so stark ausgepraegte Verhaeltnisse (Taf. VI, Fig. 39). Auch in den Schwanzanhaengen der Pro-Imago einer Ephemeride und einer limnicolen Ephemeridenlarve liess sich ein hohes Epithel feststellen, das LZ hervorbringt. Bei einer isopoden Krustacee des Strandes von Leblon (Rio de Janeiro) fanden wir ebensolches Epithel, das an der LZ-Bildung beteiligt ist; es liegt in der Naehel der Artikulation der letzten Abdominalbeine.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden Anatomie und Histologie des Zirkulations- und Bindegewebssystems der letzten Segmente und der Schwanzanhaenge einer nicht naeher bestimmten Machilide beschrieben. Es ergeben sich folgende Hauptergebnisse:

a — Das Bindegewebssystem hat eine ausgedehnte Entwicklung erfahren und schliesst, abgesehen vom Respirationssystem und den Lymphzellen, alle Organe gegen die Lymphfluessigkeit des Mixocoels ab ("Diffusionsbarrieren"). Es wird der mixocoelomiale Raum dem intracoelomialen gegenueber gestellt. Dieser schliesst die Mehrzahl der Organe in sich ein und erfahrt im aeussersten Ende des Abdomens (etwa vom Anus ab) und in den Schwanzanhaengen eine ausgedehnte Entwicklung. Abdomenende und Anhaenge werden durch eine mesodermale Quermembran gegen den mixocoelomialen Raum abgeschlossen.

b — Das Zirkulationssystem besteht im hinteren Koerperteil aus dem Rueckengefaess, das sich bis zur Quermembran fortsetzt und vor dieser ein Rueckstromventil und eine Filterregion besitzt, durch die keine Lymphzellen hindurchfliessen koennen, — ferner aus einem Terminalgefaess, das in Fortsetzung des Rueckengefaesses das Terminalfilum bis zum Ende durchlauft; hier mündet es in den intracoelomialen Raum. Ausserdem besitzt jeder Cercus ein Gefaess, das an der Quermembran mit einer ein Ventil tragenden Oeffnung beginnt und an der Spitze des Cercus sich ebenfalls oeffnet. Es hat seitliche Eintrittsoeffnungen und Bindegewebsbaender, durch die waehrend der Pulsation des Rueckengefaesses der Querschnitt veraendert wird. Der Zir-

kulationsweg geht aus der Figur 4 hervor. Terminalgefaess und Cercusgefaesse haben keine Muskelelemente. Die Cercusgefaesse treten nicht mit dem Rueckengefaess in Verbindung.

C — Die Lymphfluessigkeit des mixocoelomialen Raumes hat eine andere Zusammensetzung als die des Raumes hinter der Quermembran.

d — Das Rueckengefaess besteht aus einer inneren Muskularis, die gegen das Gefaesslumen durch das Sarkolemm abgeschlossen ist, und aus einer bindegewebigen aeusseren "Adventitia". Die Gefaesse der Schwanzanhaenge werden ausschliesslich aus Bindegewebe gebildet. An der Basis der Schwanzanhaenge besitzt die Hypodermis umfangreiche Imaginalringe, die das imaginale Wachstum der Anhaenge ermoeglichen. Ebenso finden sich hier die "Membranoblasten", embryonale Bindegewebszellen, von denen beim Wachstum die Membranen weiter gebildet werden, und zwei grosse Lager von embryonalen Zellen mesodermalen Typs, von denen laufend Zellen auswandern, die sich als mesodermales Epithel zwischen die peritoneale Auskleidung der Anhaenge und die Hypodermis schieben. Hypodermis und Mesodermepithel durchdringen sich gegenseitig, entsprechend der Figur 24, zu einem "Mischepithel".

e — Die mesodermale Komponente des Mischepithels besteht aus oktoploiden Zellen, die durch Endomitosen aus den diploiden Zellen der Embryonallager entstanden sind. Durch weitere Endomitosen und anschliessende amitose-aehnliche Kerndurchschnuerungen wird die Kernzahl der endodermalen Komponente auf ein Vielfaches vermehrt. Die basal im Mischepithel gelegenen 8-ploiden Kerne machen eine Individualisierung der Chromosome durch, doch kommt es zu keiner Endomitose, sondern zu zwei sich schnell folgenden Kernfragmentationen, durch die vier gleichwertige diploide Kerne entstehen (somatische Reduktion). Diese Kerne umgeben sich, jeder fuer sich, mit einer Portion von Cytoplasma, treten aus dem Mischepithel aus und gelangen, die peritoneale Membran durchbrechend, in den intracoelomialen Raum und werden zu Lymphzellen. Diese werden, infolge der Pulsationen des Dorsalgefaesses, durch die Gefaesse der Cerci in den mixocoelomialen Raum transportiert, wo sie gealterte Lymphzellen ersetzen. Mitotische Vermehrung von Lymphzellen des Mixocoels wurden nicht gefunden.

f — Aehnliche Lymphzellen bildende Epithelien wurden bei einer Lepismatide, der Pro-Imago einer Ephemeride, einer Ephemeridenlarve, sowie bei einer isopoden Crustacee gefunden.

RESUMO

Descreve-se a anatomia e histologia do sistema circulatório e do sistema do tecido conjuntivo nos últimos segmentos do abdômen e dos anexos caudais de uma espécie de Maquilídeo, ainda não classificada. Chegamos aos seguintes resultados:

a — O sistema do tecido conjuntivo, em comparação com outros insetos, é bem desenvolvido e protege todos os órgãos, com exceção do sistema respiratório e das células linfáticas, ao líquido linfático do mi-

xocélio (barreiras de difusão). Caracterizam-se os espaços mixocelomial e intracelomial. O último inclui a maioria dos órgãos, bem como a extremidade da cavidade abdominal (a partir da altura do ânus), inclusive os três anexos caudais. Estas partes são separadas do espaço mixocelomial por meio de uma membrana transversal de origem mesodérmica.

b — O sistema circulatório da região posterior do corpo consta do vaso dorsal que se continua até a membrana transversal possuindo, antes desta, uma válvula contra o refluxo de linfa e uma região de filtração que impede a passagem de células linfáticas. Em continuação do vaso dorsal, o “vaso terminal” prolonga-se por toda a extensão do filamento terminal e abre-se na sua extremidade. Cada cêrco possui um vaso que se inicia na membrana transversal com uma válvula e que se abre na extremidade do cêrco. Este vaso possui perfurações laterais, bem como filamentos de tecido conjuntivo que possibilitam modificações da forma do vaso na ocasião das pulsações do vaso dorsal. O circuito da circulação é apresentado na figura 4. Os vasos do filamento terminal e dos cercos não possuem elementos musculares. Os vasos dos cercos não entram em comunicação com o vaso dorsal.

c — O líquido linfático do espaço mixocelomial tem composição diferente daquele do espaço atrás da membrana transversal.

d — O vaso dorsal consta, internamente, de uma camada muscular, sendo esta delimitada, no seu lado interno, pelo sarcolema e externamente por “adventícia” de origem mesodérmica. Os vasos dos anexos caudais são formados, exclusivamente, por tecido conjuntivo. Na base dos anexos, a hipoderme forma volumosos anéis imaginários, que possibilitam o crescimento do filamento terminal e dos cercos ainda no estágio adulto. Encontram-se, nestas regiões, os “membranoblastos”, que são células do tecido conjuntivo, ainda em estágio embrionário, pelas quais, durante o crescimento, se continua a formação das membranas. Localizam-se, aqui, dois grandes grupos de células mesodérmicas embrionárias, dos quais se deslocam, continuamente, células que penetram entre a membrana peritoneal e a hipoderme dos anexos, formando um espesso epitélio mesodérmico. Este e a hipoderme sofrem uma intrusão recíproca, conforme a figura 24, formando um “epitélio mixto”.

e — O componente mesodérmico do epitélio mixto consta de células octoplóides originando-se, por meio de duas endomitoses, das células diplóides dos grupos de células embrionárias. O número dos núcleos do componente mesodérmico multiplica-se, várias vezes, por outras endomitoses, seguidas por fragmentação do núcleo em forma amitótica. Os núcleos 8-plóides, situados na região basal do epitélio mixto, sofrem uma individualização dos cromossomas. Não se realiza, porém, uma nova endomitose, mas sim duas fragmentações nucleares, dando origem a quatro núcleos diplóides iguais (redução somática). Estes núcleos, incluídos, cada um, em uma porção de citoplasma, rompem a membrana peritoneal, deixam o epitélio mixto e entram, em forma de células linfáticas, no espaço intracelomial. Daqui, em virtude das pulsações do

vaso dorsal (veja figura 4), as novas células linfáticas são transportadas, através dos vasos dos cercos para o espaço mixocelomial onde substituem células linfáticas envelhecidas. Não foram observadas, no mixocélio, multiplicações mitóticas das células linfáticas.

f — Epitélios semelhantes, formando também células linfáticas, foram encontrados em um Lepismatídeo, um Efemerídeo (pré-imago), uma larva de Efemerídeo, e ainda, em um Crustáceo isópode.

LITERATURVERZEICHNIS

- BABERS, F. H., 1938, An analysis of the blood of the sixth-instar southern army worm *Prodenia eridanea*. *J. Agric. Res.*, 57: 697-706 (Ref.).
- BACCETTI, B., 1956, Ricerchi preliminari sui connettivi e sulle membrane basale degli insetti. *Redia*, 41: 75-104.
- BACCETTI, B., 1957, Observations by polarized light on the supporting stroma of some organs in insects. *Exper. Cell Res.*, 13: 158-160, 1 Fig.
- BAER, H., 1912, Beitrage zur Kenntnis der Thysanura. *Z. wiss. Zool.*, 48: 1-92, 6 Tf., 5 Fig.
- BARTH, R., 1945, Untersuchungen am Hautmuskelschlauch der Raupen von *Catocala*-Arten. *Zool. Jb. (Anat.)*, 69: 405-434, 18 Fig.
- BARTH, R., 1960, Estudos anatômicos e histológicos sobre a sub-família *Triatominae* (*Heteroptera, Reduviidae*). XI. parte: Observações histológicas na hemolinfa de *Triatoma infestans*. *An. Congr. Intern. Doença de Chagas*, Rio de Janeiro, 1: 129-139, 12 figs.
- BARTH, R. im Druck, Die Druesen des weiblichen Genitalapparates einer Machilide (*Thysanura*). *An. Acad. Brasil Ciênc.*, 34.
- BOVERI, TH., 1904, *Ergebnisse ueber die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*. Jena. (Ref.).
- CREUTZBURG, N., 1885, Ueber den Kreislauf der Ephemeridenlarven. *Zool. Anz.*, 246-248.
- CZIHAK, G., 1956, Die Lymphozyten der Insekten. *Mikrokosmos*, 45: 169-171, 7 Fig.
- DEGENER, P., 1928, in *Schroeder, Chr., Handbuch der Entomologie*. Vol. 1 Taf. 383 ff. Jena.
- FISCHER, I. 1935, Ueber den Wachstumsrhythmus des Follikelepithels der Laeuse und Federlinge und seine Beziehungen zum Arbeitsrhythmus der Zelle und zur Amitose. *Z. Zellf. mikr. Anat.*, 23: 219-243, 17 Fig.
- GEROULD, J. H., 1938, Structure and action of the heart of *Bombyx mori* and other insects. *Acta Zool.*, Stockholm, 19: 297-352. (Ref.).
- HEITZ, E., 1951, Ueber Grosskerne bei Collembolen. *Zool. Anz.*, 146: 197-201, 3 Fig.
- HOLLANDE, A. C., 1911, Étude histologique comparée du sang des insectes à hémorrhée et des insectes sans hémorrhée. *Arch. Zool. exp. gén.*, (5) 6: 283-323.
- HOYLE, G., 1952, High blood potassium in insects in relation to nerve conduction. *Nature*, 169: 281-282.
- HOYLE, G., 1953, Potassium ions and insect nerve muscle. *J. exp. Biol.*, 30: 121-135. (Ref.).
- KOWALEWSKY, A., 1892, Études sur le coeur de quelques Orthoptères. *Arch. Zool. exp. gén.*, (3) 2: 485-490.
- KOWALEWSKY, A., 1894, Sur le coeur de quelques Orthoptères. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 119: 409-411.
- LAZARENKO, T., 1925, Beitrage zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. II. Die morphologische Bedeutung der Blut- und Bindegewebelemente der Insekten. *Z. mikr. Anat. Forsch.*, 3: 409-499, 44 Fig.

- LOCKWOOD, A. P. M. & GROGHAN, P. C., 1959, Composition of the hemolymph of *Petrobius maritimus* Leach. *Nature*, 184 (supl.): 370-371, 1 fig.
- MARSHALL, W. S., 1907/08, Amitosis in the Malpighian tubules of the walking-stick (*Diapheromera femorata*). *Biol. Bull.*, 14: 89-92, 1 pl.
- MICHENER, C. D., 1944, A comparative study of the appendages of the eighth and ninth abdominal segment of insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 37: 336-351, 3 pfs.
- POPOVICI-BAZANOSANU, A., 1905, Beitrage zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten. *Jen. Ze. Nat.*, 40: 667-696, 17 Fig., 1 Taf.
- POPOVICI-BAZANOSANU, A., 1906, Sur existence des vaissaux sanguins caudaux chez les Ephémérides adultes. *C. R. Soc. Biol. Paris*, 60: 1049-1050.
- RICHARDS, A. G., 1944, The structure of living insect nerves and nerve sheaths as deduced from the optical properties. *J. New York ent. Soc.*, 52: 285-310.
- RICHARDS, A. G. & SCHNEIDER, D., 1958, Ueber den komplexen Bau der Membranen des Bindegewebes von Insekten. *Z. Naturf.*, 13b/10: 680-687, 8 Fig.
- SCHMIDT, E. M., 1959, Untersuchungen zur Cytologie des Wachstums in der postembryonalen Entwicklung von *Lepisma saccharina* L. *Zool. Jb. (Anat.)*, 77: 357-410, 52 Fig.
- SCHNEIDER, D. & KAISLING, K. E., 1959, Der Bau der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. III. Das Bindegewebe und das Blutgefäß. *Zool. Jb. (Anat.)*, 77: 111-132, 14 Fig.
- TOBIAS, J. M., 1948, The high potassium and low sodium in the blood fluid of the silkworm *Bombyx mori* and the change before pupation. *J. cell. comp. Physiol.*, 31: 143-148. (Ref.).
- TWAROG, B. M., & ROEDER, K. D., 1956, Properties of the connective tissue sheath of the cockroach abdominal nerve cord. *Biol. Bull.*, 111: 278-286.
- WEBER, H., 1949, *Grundriss der Insektenkunde*. VIII + 322 pp., ils., Jena.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1937, Woundhealing in an insect (*Rhodnius prolixus*, Hemiptera). *J. exp. Biol.*, 14: 364-381, 9 figs.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1954, *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge Univ. Press.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1955, The role of the haemocytes in the growth and moulting of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. exp. Biol.*, 32: 649-663, 8 figs.
- WIGGLESWORTH, V. B., 1956, The haemocytes and connective tissue formation in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. micr. Sci.*, 97 (1): 89-98, 5 figs.
- WOODLAND, J. T., 1957, A contribution to our knowledge of lepismatid development. *J. Morphol.*, 101 (3): 523-578, 38 figs.
- ZIMMERMANN, O., 1880. Ueber eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. *Z. wiss. Zool.*, 34: 404-406, 4 Fig.

TAFEL I

Fig. 1 — Teil eines Querschnitts durch das 8. Abdominalsegment. Malpighisches Gefaess (MP) tritt in das Dorsalgefaess (DG). (FK = Fettkoerper; RE = Rektum).

Fig. 2 — Teil eines Querschnitts durch das 8. Abdominalsegment. Malpighisches Gefaess im Dorsalgefaess (DG). (FK = Fettkoerper; MP = Malpighisches Gefaess).

Fig. 3 — Teil eines Querschnitts durch das 8. Abdominalsegment. Malpighisches Gefaess (MP) verlaesst das Dorsalgefaess (DG).

Fig. 4 — Querschnitt durch das Dorsalgefaess (DG) im 6. Abdominalsegment mit Ostienklappen (VK). (FK = Fettkoerper).

Fig. 5 — Querschnitt durch das Dorsalgefaess im 6. Abdominalsegment in Hoehe der Ostien (OS).

Fig. 6 — Querschnitt durch das Dorsalgefaess (DG) in der Hoehe der Ostien (OS) des 9. Abdominalsegments mit unvollstaendigen Klappen (VK).

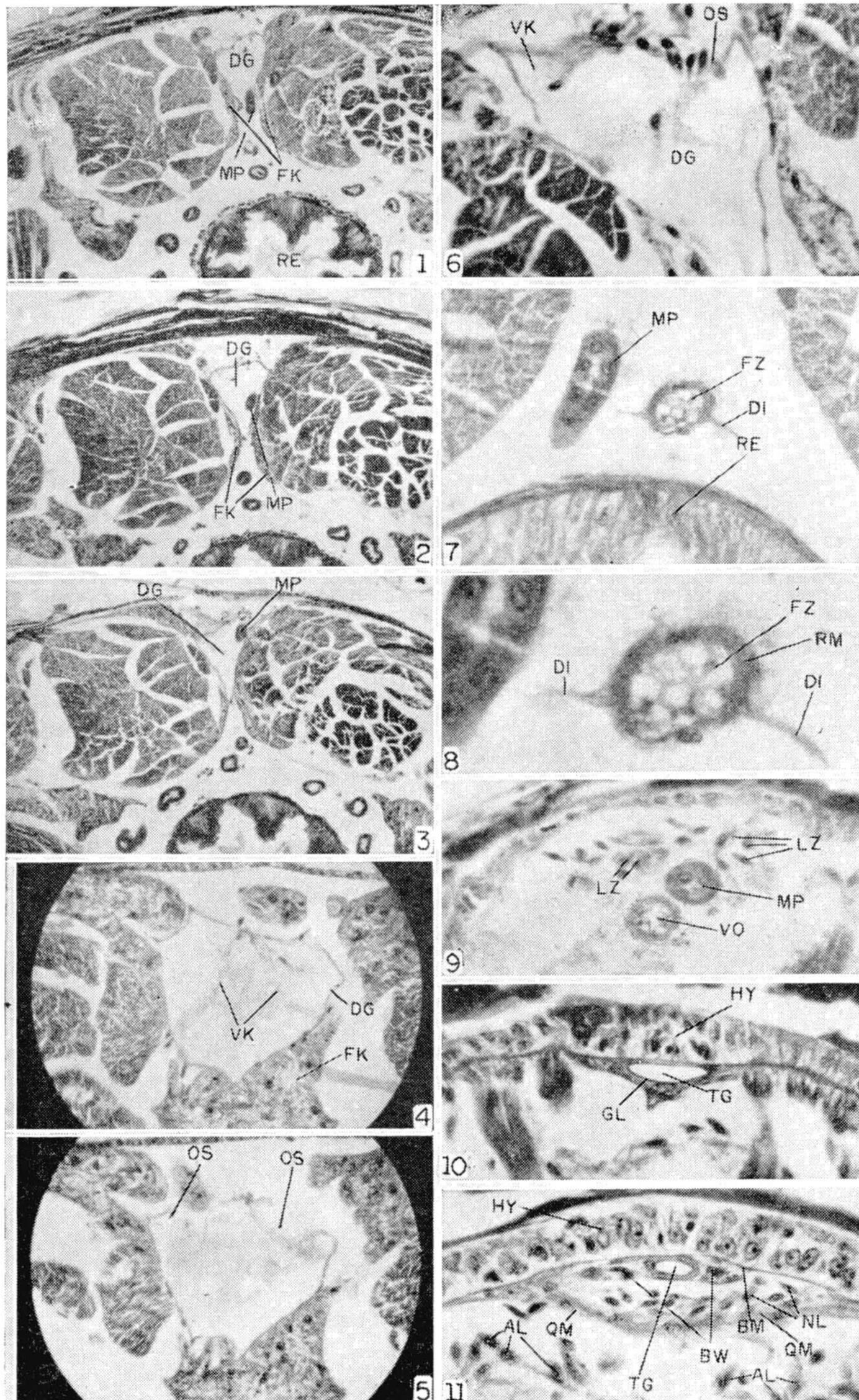
Fig. 7 — Querschnitt durch das Dorsalgefaess in der Filterzone (FZ). (DI = Diaphragma; MP = Malpighisches Gefaess; RE = Rektum).

Fig. 8 — Gefaess der Figur 7 vergroessert. (DI = Diaphragma; FZ = Filterzone; RM = Ringmuskulatur).

Fig. 9 — Querschnitt durch das Dorsalgefaess hinter der Filterzone. (LZ = Lymphzellen; MP = Malpighisches Gefaess; VO = Vorwoelbungen).

Fig. 10 — Querschnitt durch den Anfangsteil des Terminalgefaesses, der Rueckendecke anliegend. (GL = Grenzlamelle; HY = Hypodermis; TG = Terminalgefaess).

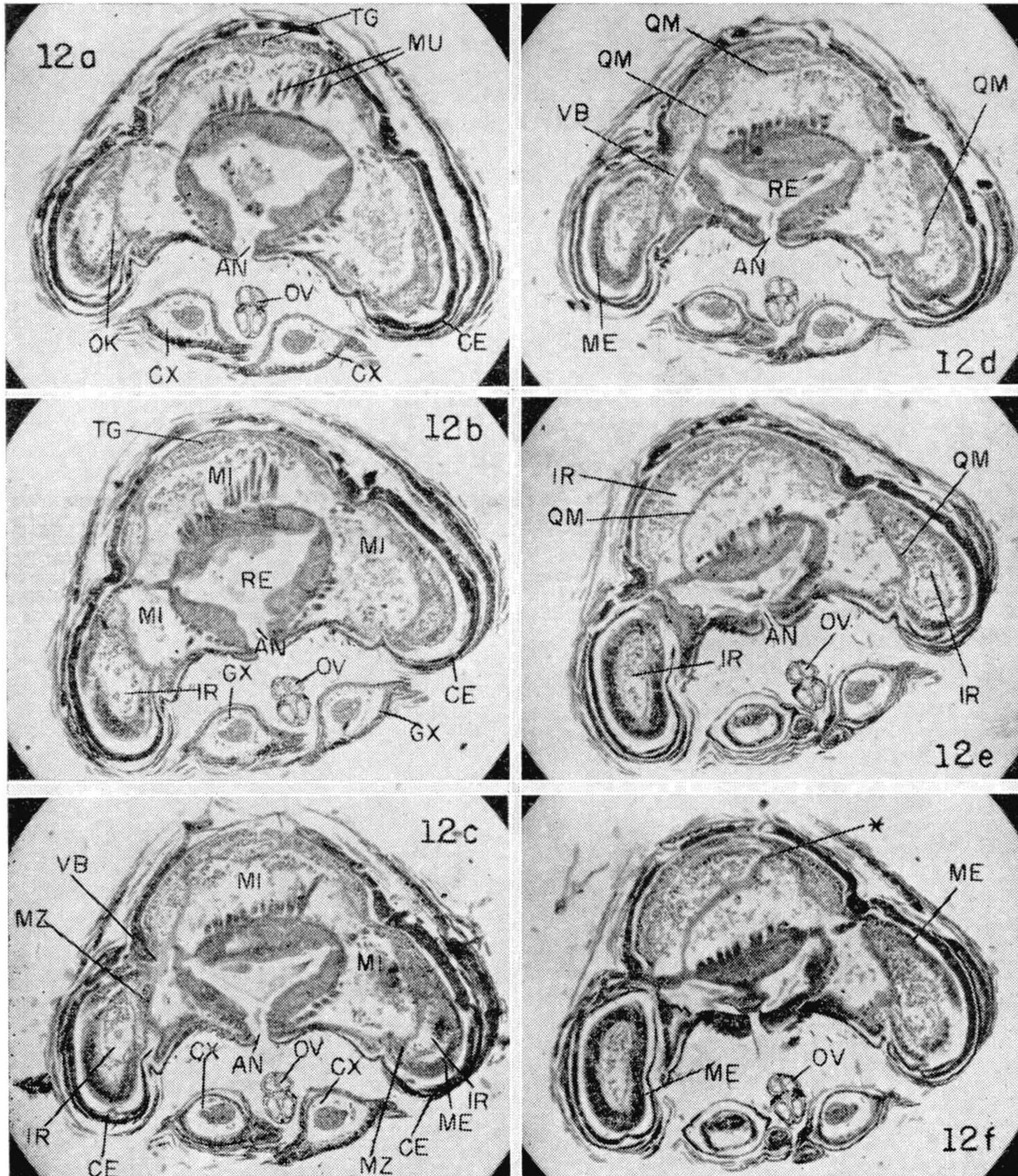
Fig. 11 — Querschnitt durch das endgueltig ausgebildete Terminalgefaess. Beginn der Abloesung der Quermembran (QM) von der Hypodermis (HY). (AL = alte Lymphzellen; BM = Basalmembran; BW = mesodermaler Ring; NL = junge Lymphzellen; TG = Terminalgefaess).



BARTH: Zirkulationssystem einer Machilide

TAFEL II

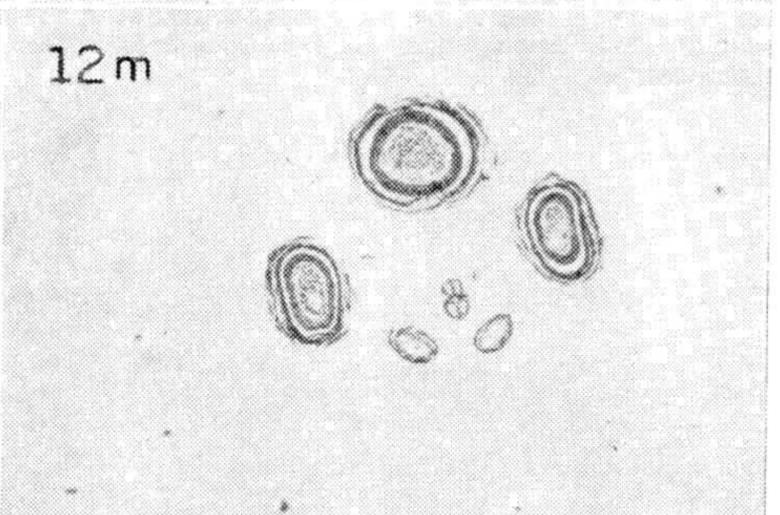
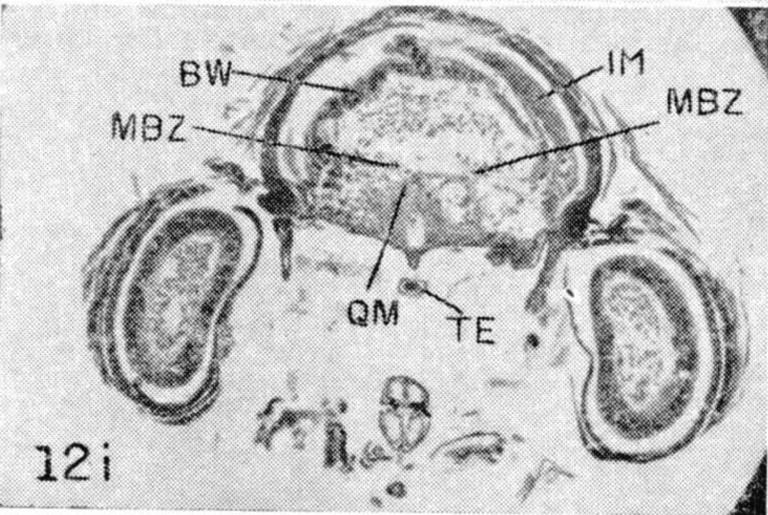
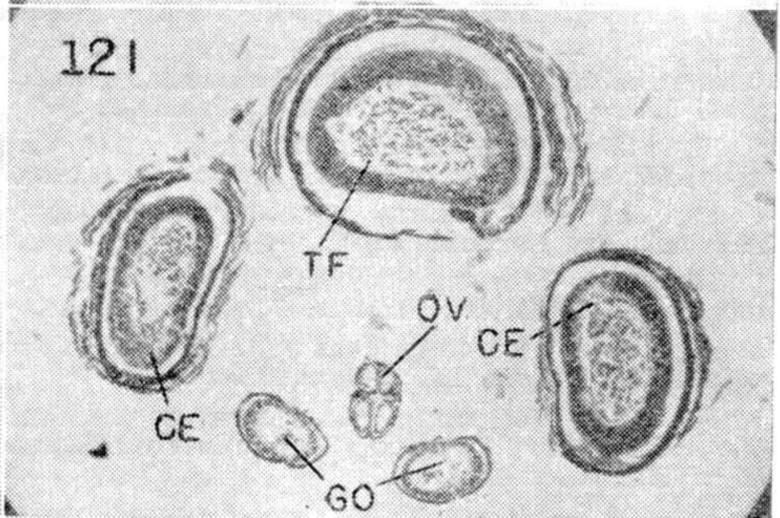
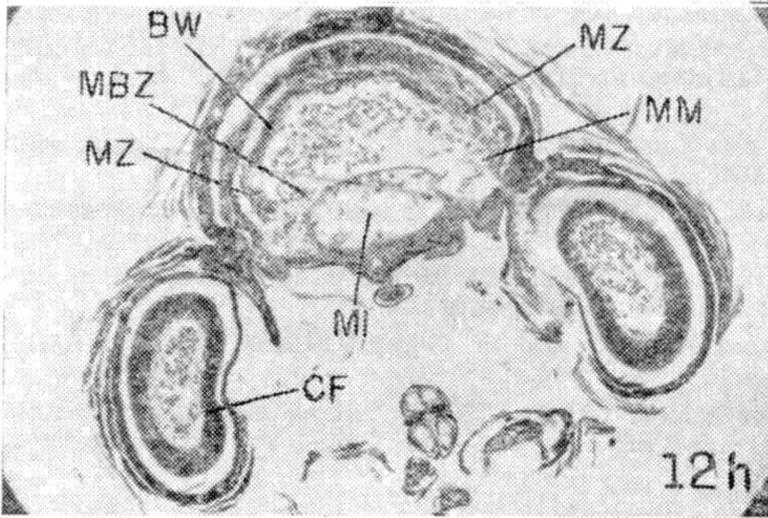
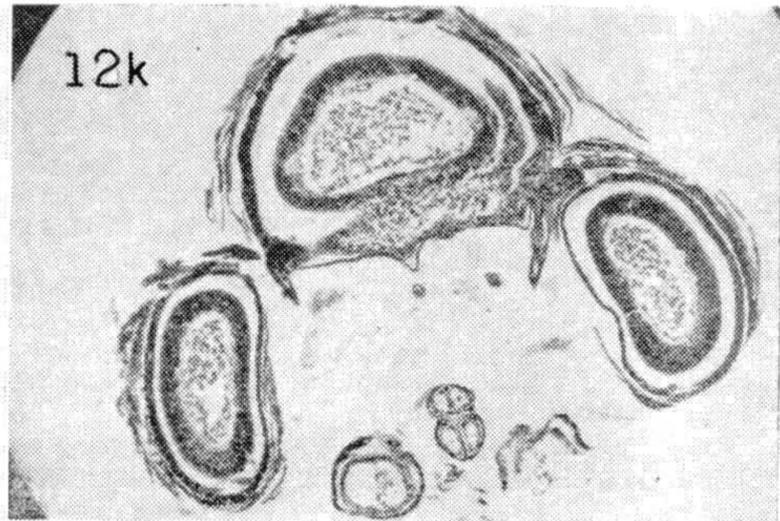
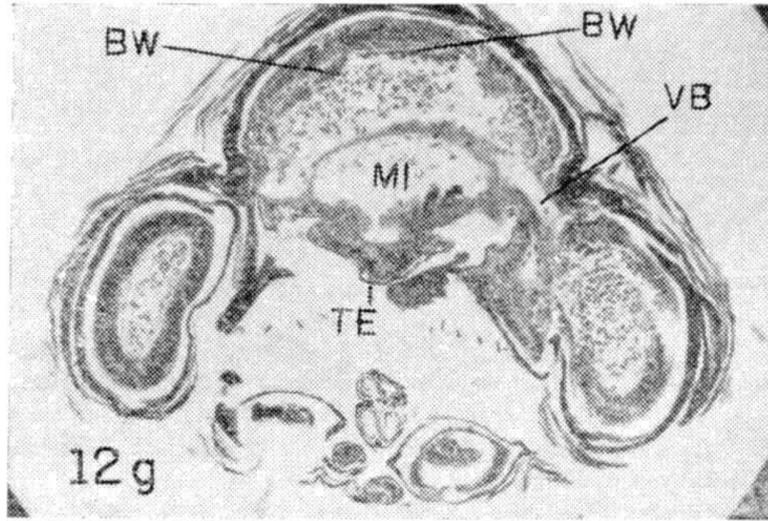
Fig. 12 — a) — f) Querschnitte durch sich folgende Regionen des Koerperendes. Erklaerung im Text. AN = Anus; BW = mesodermaler Ring; CE = Cercus; CF = Cercusgefaess; CX = Coxopodit; GO = Gonapophysen des 9. Segments; GX = Gonapophysen des 8. Segments; IR = intracoelomiale Raum; MBZ = Membranblasten; ME = Mischepithel; MI = mixocoelomiale Raum; MM = Abschlussmembran des Terminalfilums; MU = Muskulatur; MZ = Mesoderm-lager; OK = Oeffnung des Cercusgefaesses; OV = Ovipositor; QM = Quermembran; RE = Rektum; TE = Telson; TG = Terminalgefaess VB = Verbindungsgang.



BARTH: Zirkulationssystem einer Machilide

TAFEL III

Fig. 12 — g) — m) Fortsetzung der Schnittserie von Tafel II. Querschnitte durch sich folgende Regionen des Koerperendes. Erklaerung im Text. AN = Anus; BW = mesodermaler Ring; CE = Cercus; CF = Cercusgefaess; CX = Coxopodit; GO = Gonapophysen des 9. Segments; GX = Gonapophysen des 8. Segments; IR = intracoelomiale Raum; MBZ = Membranblasten; ME = Mischepithel; MI = mixocoelomiale Raum; MM = Abschlussmembran des Terminalfilums; MU = Muskulatur; MZ = Mesodermlager; OK = Oeffnung des Cercusgefaesses; OV = Ovipositor; QM = Quermembran; RE = Rektum; TE = Telson; TG = Terminalgefaess; VB = Verbindungsgang.



TAFEL IV

Fig. 13 — Insertion der Quermembran an der Aussenwand des rechten Cercus. BM = Basalmembran; CX = Coxopodit; IR = intracoelomiale Raum; NE = Nerv; QM = Quermembran; TR = Trachee.

Fig. 14 — Ansatz des rechten Cercus mit Verbindungsgang. CE = Cercus; ME = Mischepithel, MZ = Mesodermlager; NE = Nerv; VB = Verbindungsgang.

Fig. 15 — Ansatz des rechten Cercus mit Verbindungsgang und Mesodermlager. AN = Anus; CE = Cercus; ME = Mischepithel; MZ = Mesodermlager; NE = Nerv; VB = Verbindungsgang.

Fig. 16 — Teil des Imaginalrings, der hypodermalen Doppelfalte und des sich bildenden Mesodermalringes des Terminalgefässes. BW = Mesodermalring; CU = Cuticula; DF = Doppelfalte; IM = Imaginalring; TR = Trachee.

Fig. 17 — Teil des Imaginalrings (IM) und des mesodermalen Rings (MZ) im Gebiet der gegenseitigen Durchdringung. BM = Basalmembran.

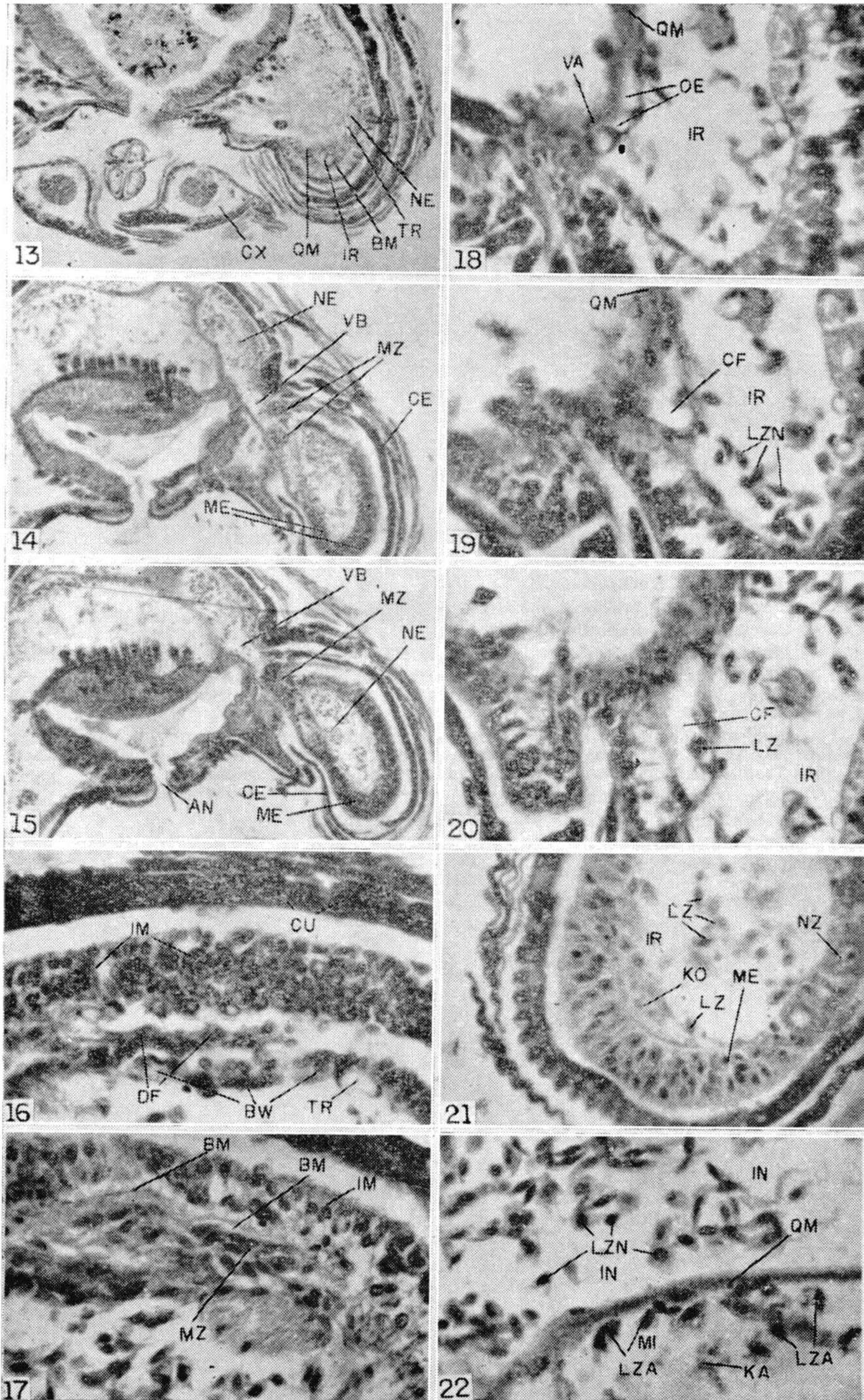
Fig. 18 — Öffnung des Cercusgefässes. IR = intracoelomiale Raum; OE = vordere Öffnung des Cercusgefässes; QM = Quermembran; VA = Ventilklappe.

Fig. 19 — Cercusgefäss öffnet sich an der Quermembran. CF = Cercusgefäss; IR = intracoelomiale Raum; LZN = junge Lymphzellen; QM = Quermembran.

Fig. 20 — Cercusgefäss tritt in den Cercushohlraum. CF = Cercusgefäss; IR = intracoelomiale Raum; LZ = Lymphzellen.

Fig. 21 — Öffnung des Cercusgefässes am Ende des Cercus. IR = intracoelomiale Raum; KO = hintere Öffnung des Cercusgefässes; LZ = Lymphzellen; ME = Mischepithel; NZ = Sinnesnervenzelle.

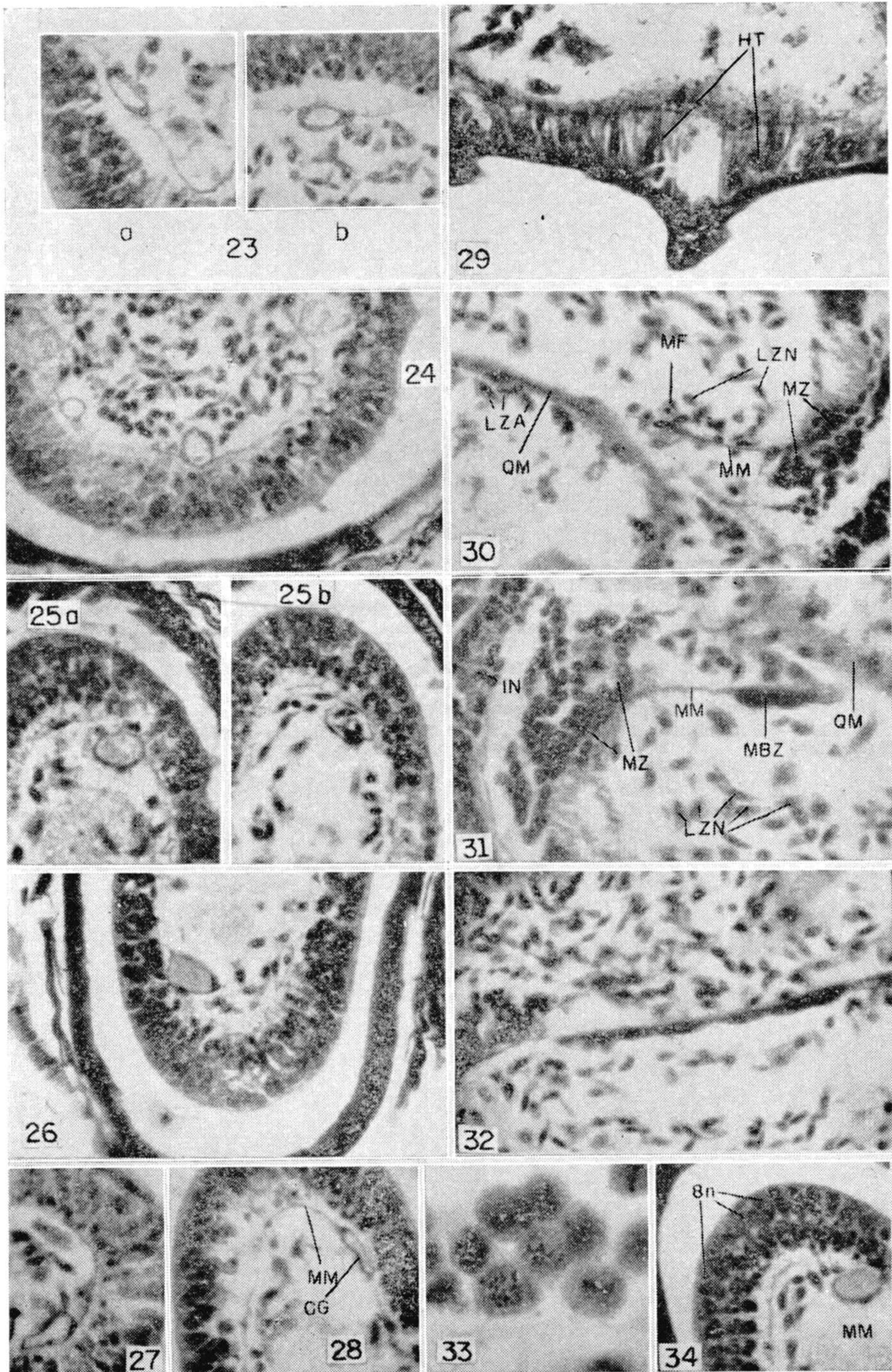
Fig. 22 — Lymphzellen im Mixocoel, unterhalb, und im intracoelomiale Raum, oberhalb der Quermembran. IN = intracoelomiale Raum; KA = Koagulationen der Lymphe im Mixocoel; LZA = alte und LZN = junge Lymphzellen; MI = mixocoelomiale Raum; QM = Quermembran.



BARTH: Zirkulationssystem einer Machilide

TAFEL V

- Fig. 23 — a) Cercusgefaess b) Terminalgefaess im Querschnitt.
Fig. 24 — Terminalgefaess in der Endregion des Terminalfilums.
Fig. 25 — Cercusgefaess in Dilatation; a) ohne; b) mit Lymphzellen.
Fig. 26 — Gefuelltes Cercusgefaess.
Fig. 27 — Cercusgefaess, halbkollabiert.
Fig. 28 — Cercusgefaess, kollabiert.
Fig. 29 — Ansatz der Quermembran am Telson. HT = Hypodermis mit Tonofibrillenbuendel.
Fig. 30 — Bildung der Abschlussmembran des Terminalfadens. LZA = alte und LZN = neue Lymphzellen; MF = Mitose; MM = Abschlussmembran des Terminalfilums; MZ = Mesoderm-lager; QM = Quermembran.
Fig. 31 — Membranoblasten, die Abschlussmembran des Terminalfilums bildend. IN = intracoelomiale Raum; LZN = junge Lymphzellen; MBZ = Membranoblasten; MM = Abschlussmembran des Terminalfilums; MZ = Mesoderm-lager; QM = Quermembran.
Fig. 32 — Serie von Membranoblasten.
Fig. 33 — Spermiocten in der ersten Reifungstellung.
Fig. 34 — Deutliche Schichtung des Mischepithels. MM = Abschlussmembran des Terminalfilums.



BARTH: Zirkulationssystem einer Machilide

TAFEL VI

Fig. 35 — Querschnitt kurz vor dem Ende des rechten Cercus. Ende des Mischepithels. HY = Hypodermis; LZN = junge Lymphzellen.

Fig. 36 — Teil des Mischepithels des Terminalfilums mit serienfoermiger Anordnung der oktoploiden Zellen. EZ = Zellskelette des Mischepithels; LZN = junge Lymphzellen; ME = Mischepithel; MM = Abschlussmembran des Terminalfilums; TG = Terminalgefäss.

Fig. 37 — Mischepithel mit Kernfragmentierung. MM = Abschlussmembran des Terminalfilums.

Fig. 38 — Mischepithel mit Kernfragmentierung.

Fig. 39 — Querschnitt durch einen Cercus einer Lepismatide mit Mischepithel und jungen Lymphzellen.

