

Über die Atmungsorgane der Arachnoiden.

Ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiere.

Von

B. Haller.

Hierzu Tafel I—IV und 11 Textfiguren.

Die Atmungsorgane haben in unserem Wissen über die Entwicklungsgeschichte der Arachnoiden eine grosse Rolle gespielt, sie waren der Ausgangspunkt für eine durch Ray-Lankester genauer eingeleiteten Spekulation über die Abstammung dieser Tiere.

Nachdem schon 1848 der scharfsinnige Leuckart (18) den Nachweis zu erbringen suchte, dass die Lungen der Spinnen nur modifizierte Tracheen seien, hat er sich ein Jahr später (19) mit dieser Frage noch ausführlicher befasst. Für unwesentlich für die Bestimmung des Tracheenbegriffes erachtete er das Vorhandensein des „Spiralfadens“ in der Tracheenwand, wobei er aber gleichzeitig den Unterschied betonte, der zwischen spiralfädigen Tracheen und solchen ohne diesen besteht. Denn während die mit Spiralfaden versehenen Tracheen der Hexapoden „von den einzelnen Luftlöchern entspringend sich baumartig verästeln und zu einem gemeinsamen Systeme zusammenhängen, sehen wir“, sagt Leuckart, „überall bei Abwesenheit des Spiralfadens die Tracheen eines jeden Stigma unverästelt und ohne Zusammenhang mit den Tracheen der übrigen Stigmata“. Es hängt somit nach ihm die Verästelung der Tracheen mit dem Vorhandensein des Spiralfadens direkt zusammen, indem dieser direkt durch seine Widerstandskraft ein stetes Offensein der Röhren ermöglicht und nur hierdurch ein ausgebreiteter, alle Eingeweide umspinnender Zusammenhang des Tracheenröhrensystems sich entfalten kann.

Es werden auch die Arachnoidenlungen von einem Tracheenbündel abgeleitet, denn „auch bei ihnen ist ein jedes Stigma in unmittelbarem Zusammenhang mit einem kurzen, sackförmigen Behälter, an dessen oberem Grunde eine Anzahl platter und unverästelter Röhren entspringt. Auch bei ihnen ist das Skelett der Respirationsorgane aus Chitin gebildet.“ Drei Typen der Tracheenbildung unterscheidet Leuckart, die baumförmig ver-

astelten mit Spiralfaden, die der Hexapoden, die spiralfadenlosen unverästelten der Arachnoiden und die fächerförmigen Lungen-tracheen dieser.

Dieser Auffassung der Arachnoidenlungen als modifizierter Tracheen schloss sich dann 23 Jahre später, auf eigenen reichen Erfahrungen basierend, Bertkau an (5, 6), indem auch er in jenen Modifikationen „der Tracheen“ sieht, wie sie bei den Araneen üblich sind: nicht in Gestalt zylindrischer, baumartig verästelter, sondern bandförmig abgeplatteter Röhren, die des Spiralfadens vollständig entbehren und büschelförmig von einem durch seine Struktur ausgezeichneten Hauptstamm ausgehen. Von Bertkau stammt auch die Bezeichnung Fächertrachee anstatt Lunge. Solche Fächertracheen besitzen zwei Paare die Mygaliden und ein Paar büschelige Röhrentracheen die Dysderiden (*Dysdera*, *Harpactes*, *Segestria*) und *Argyroneta*. Neben ein Paar Fächertracheen ist den *Mycrophantiden* und *Attiden* ein Paar büscheliger Röhrentracheen mit gemeinsamer Öffnung eigen, indessen letztere bei *Thomisiden* durch ein Paar baumartig verästelter Röhrentracheen mit gemeinsamer Mündung ersetzt werden. Neben den Fächertracheen besitzen vier einfache Röhrentracheen mit gemeinsamer Mündung: *Scytodides*, *Drassides*, *Agelenides*, *Epeirides*, die meisten *Theridides*, die *Sparassides* und *Lycosides*.

Diese Leuckartsche Auffassung erhielt sich aber nicht bis zur Jetztzeit und man leitet jetzt die Arachnoidenlungen von Paläostreckenkiemen ab, von jenen des *Limulus*, wodurch diese zu Ahnen der Arachnoiden wurden. Die Tracheen dieser sollen dann erst mit dem Luftleben erworben worden und unabhängige Bildungen von jenen der Tracheaten sein.

Es ist dies jene Ansicht, die *Milne-Edward* (22) und *Ray-Lankester* (24, 25) begründet haben, *Ed. van Beneden* (2), *Barrois* (1) und insbesondere *MacLeod* (21) und *Purcell* (23) zu Verteidigern hat. In seiner 1884 erschienenen Arbeit über die Atmungsorgane der Arachnoiden sucht *MacLeod* diese Auffassung ausführlichst zu begründen, ohne dass *Leuckart* oder *Bertkau* je versucht hätten, diese Ableitung zu widerlegen.

MacLeod stellte seine Untersuchungen bezüglich der Araneen hauptsächlich an *Argyroneta* an, sagt aber „les trachées des autres espèces ne diffèrent en effet de celles des argyronètes que par de nature morphologique secondaire“ (l. c., S. 3).

Nach ihm sind die Lungen der Araneen, doch meint er auch die der Skorpionen, einem Sacke vergleichbar, in dem die Atemlamellen horizontal ausgespannt sind und hinten in der Atemhöhle frei enden. Diese mündet mit dem Stigma frei nach aussen. Wichtig soll es dann sein, dass die Atemhöhlen der beiden in gleicher Querebene gelegenen Lungen durch eine mediane Verbindung untereinander kommunizieren sollen (l. c., S. 5). Dieses Verhalten wird dann auf einem Totalbilde dargestellt (Fig. 2). Die Atemlamellen sind die Fortsetzung des Integumentes, ihrer Natur nach eine chitinöse Cuticula. Je zu zweit begrenzen sie einen abgeflachten Raum, der aber in die Atemhöhle mündet. Dabei ist der grösste Teil der Lamellen befestigt, und zwar nicht nur nach vorn (oralwärts) zu, sondern auch auf der lateralen Seite.

Es wird dann die Arachnoidenlunge mit den fünf Kiemenpaaren des *Limulus* verglichen. Die jederseitige Kieme des *Limulus* besitzt Atemlamellen, welche medianwärts an der medianen Leiste des Abdomens befestigt sind und von denen je ein Paar solcher Kiemen ventralwärts durch die Kiemendeckelplatte überdeckt wird. Es wäre dann die Öffnung jeder Kieme eine laterale Spalte, welche mit der der anderseitigen gleichen Kieme nach ventralwärts zusammenfliesst, was denn ja auch nach Mac Leod die Lungenöffnungen der Araneen tun sollen. Damit glaubt Mac Leod gezeigt zu haben „qu'il existe une homologie incontestable entre l'appareil respiratoire des *Limulus* et des *Arachnides* pulmonés, au d'autres termes, que les poumons des *Arachnides* sont des branchies de *Limule* adoptées à la vie aérienne“. Dabei werden die Tracheen der Araneen nur nebenbei behandelt und nur das vordere Paar, das seine Stigmata hinter jenen der Lungen hat und nur für *Argyroneta* erörtert, wobei ihre sekundäre Bedeutung vorausgesetzt wird, und doch sollte gerade dieses Tracheenpaar, das nur der *Argyroneta*, den *Oonopsiden* und den *Dysderiden* zukommt, für die Ableitung der Arachnoidenlunge von *Limulus*kiemen ein Ende machen. Es sind das nach Mac Leod ein weites, ganz kurzes Röhrenpaar, dessen beiderseitige Teile durch einen fast an dem Stigmata gelegenen Quergang verbunden sind. Von jeder Röhre geht ein vorderer und hinterer Büschel feiner Atemröhren ab.

Nachdem inzwischen durch Schimkewitz (26), besonders aber durch Jaworowski (16) durch die Ontogenese der Nach-

weis erbracht ward, „dass die Lunge bei den Spinnen aus einem Teil der Embryonaltrachee entsteht“, wurde die Limulustheorie hinfällig und sind die Arachnoiden den Tracheaten beizufügen. Damit erscheint die Ray-Lankestersche Limulustheorie in einem anderen Lichte, denn obgleich Jaworowski die Entfaltung der Arachnoidenlunge aus Tracheen entstanden nachwies, und damit die Ableitung jener Lungen aus Limuluskiemen zurückwies, kann er die Verwandtschaft des Limulus mit Arachnoideen nicht in Abrede stellen und tatsächlich hat nachträglich Ray-Lankester (24) noch manche Ähnlichkeiten — ich verweise besonders auf die des Endosternites — zwischen Limulus und Arachnoiden, speziell den Scorpioniden, aufgedeckt. Nach Jaworowski würde dann mit Simroth (28) Limulus von Arachnoideen abzuleiten sein.¹⁾

Die Trilobiten und Xyphosuren schaltet nun Ray-Lankester aus der Abteilung der Crustaceen aus und fügt sie den Arachnoiden an, jene als Unterklasse der Anomomeristica, die Xyphosuren als Nemomeristica, welche Unterklasse auch alle anderen Arachnoiden in sich fasst. Es bilden da die Xyphosuren eine Ordnung, die den Scorpioniden am nächsten steht. Purcell fand Vordertracheen bei Dysteriden, Oonopiden und Caponiden. Diese Spinnen hätten nach ihm eben darum mehr Ähnlichkeit mit den Mygalomorphen als mit Arachnomorphen, doch leitet er ihre Tracheen von Lungen ab, wie es eben die Limulustheorie verlangt. Die beiden Tracheen werden durch einen Querkanal verbunden und besitzen eine kopfwärtige und je eine analwärtsige Verlängerung, in welche beide Tracheenröhrchen münden.

Von grösserem Interesse sind seine Angaben über die Verhältnisse der Caponiden, dieser lungenlosen Spinnen, bei denen die Lungen durch ein vorderes Tracheenpaar ersetzt werden. Diese bereits durch Simon (27) richtig dargestellten Verhältnisse finden durch Purcells Angaben volle Bestätigung. Es liegt dieses Tracheenpaar „genauestens auf demselben Platze, welchen bei den dipneumonon Spinnen die Lungen einnehmen und sind offen-

¹⁾ Die weitgehenden Spekulationen Jaworowskis führen uns dann zu der sonderbaren Annahme, dass die Kiemenblätter der Crustaceen überhaupt von Lungenblättern und die Crustaceen von Tracheaten abzuleiten sind. Kaum werden solche unbegründete Ableitungen je Boden gewinnen können.

bar gleich einem Paar von Lungen, bei dem“ nach Purcell „die Lamellen in Tracheenröhrchen sich verwandelt haben.“ Neben diesen besteht aber gleich dahinter ein zweites Tracheenpaar, das dann jenem der Dysderiden gleichwertig wäre. Beide Tracheen jedes Paares sind durch Quergänge untereinander verbunden. Obgleich auch das hintere Tracheenpaar je einen kopfwärtigen und analwärtigen Fortsatz mit Tracheenröhrchen besitzt, so versieht doch das vordere Paar den weit grössten Teil des Körpers, indem die beiden vorderen Äste des Tracheenpaares in den Cephalothorax und von dort auch in die Gliedmassen gelangen, die hinteren aber weit bis zur Aftergegend des Abdomens sich erstrecken.

Das Ergebnis, zu dem Purcell gelangt, ist, dass die Spinnen von viellungigen Formen abstammen, von welchen beiden Lungenreihen sich aber nur im achten und neunten postoralen, sowie im allerletzten Segmente, also im analsten, im ganzen drei Lungenpaare sich erhalten, indessen die übrigen nur durch die bekannten, paarweise am Abdomen sich findenden, Muskelinsertionsstellen noch markiert sind. Von den drei erhalten gebliebenen Lungenpaaren bestehen zwei Paare als Lungen bei den Mygalomorphen, aber nur ein Paar bei den Arachnomorphen, indessen bei diesen die zwei letzten Paare zu Tracheen wurden. Bei den Caponiden endlich wurden alle zwei Paare zu Tracheen.

Hat auf diese Weise die vom *Limulus* abgeleitete Abstammung der Arachnoiden in der neueren Literatur in Purcell einen eifrigen Vertreter gefunden, so schloss sich Lamy (17) der Leukartschen Auffassung an. Für ihn sind die Araneentracheen auch strukturell jenen der Hexapoden gleich. Tracheen und Lungen sind homologe Gebilde. Es sind die Dysderiden — darin stimmt er Bertkau bei — die ältesten Spinnen, für ihn ist das zweite Lungenpaar der Mygaliden durch ein Tracheenpaar vertreten. Ihnen stehen dann sehr nahe die Caponiden, bei denen auch das erste Lungenpaar durch Tracheen ersetzt wird. Bei den anderen haben sich dann die Tracheen zu Lungen entfaltet (Mygalomorphen) oder tat dies nur das vordere Paar (Arachnomorphen). „On pourrait“ sagt Lamy, „en conclure que le trachée est un organe primitif en voie de disparition et le poumon se développe secondairement pour le remplacer“ (l. c., S. 265).

Hier möchte ich noch kurz anführen, dass für Lamy das bei allen Aranomorphen die Tracheenöffnung durch dasselbe Stigmenpaar, jenes des dritten Abdominalsegmentes, gebildet wird.

Dies der heutige allgemeine Stand des Wissens über unseren Gegenstand.

A. Form und gröbere Bau der Fächertracheen oder Lungen der dipneumonon Spinnen.

Es hat der Lungenbau, wie ihn MacLeod dargestellt hatte, durch Börner (8) insbesondere für die Pedipalpi eine Korrektur erfahren, die aber, wie Börner ausdrücklich sagt, auch für die Spinnen Geltung hat.

Er unterscheidet an der Arachnoidenlunge die äussere Luftkammer und die Lamellen. Zwischen letzteren liegen die inneren Luftkammern. Es verlängert sich die äussere Luftkammer bei den Thelyphoniden lateralwärts in einen blinden Zipfel, der einer platten Trachee mit verdickten Wänden gleicht. Die vordere Wand der äusseren Luftkammer ist rostartig durchbrochen und die spaltförmigen Durchbrechungen führen in die inneren Luftkammern, die annähernd senkrecht gestellt sind. An den vorderen Enden der Lungenlamellen inserieren Muskelfasern. Diese bewirken durch ihre Zusammenziehung oder Erschlaffung eine Verengung oder Erweiterung der inneren Luftkammern, wie des zwischen zwei Lamellen sich befindenden Blutsinus. Die Lamellen sind an ihrem oberen und unteren Rande an den Wänden der äusseren Luftkammer befestigt.

Indem ich dies vorausschickte, will ich die Angaben über die Histologie der Fächertracheen MacLeods und Börners erst später erörtern und hier mit den eigenen Beobachtungen des Lungenbaues beginnen.

Die äussere Form der Fächertracheen ist bei *Dysdera* eine etwas bohnenförmige mit medianer konkaver Seite (Fig. 9) oder eine etwas dreieckige wie bei *Lycosa*, *Tegenaria* und *Clubiona* (Fig. 10). Dadurch dann, dass in letzter Form die laterale Seite oralwärts sich etwas einwölbt, entsteht eine Birnform, welche den Orbitaliden eigen ist (Fig. 11, 12), doch bei manchen unter ihnen wie bei *Agriope* erscheint diese Birnform weniger ausgeprägt. Gewiss wird die Lungenform beeinflusst durch jene des Abdomens und bei grossen alten Weibchen der grossen

Epeiren erscheint dann die jederseitige Fächertrachee breiter als bei Männchen und jungen Weibchen, auch entspricht dem kurzen gedrungenen Abdomen der Thomisiden eine mehr breite Form (Fig. 3), während das langgestreckte Abdomen von Phyllonethis eine sehr lange Form der Fächertrachee verursacht (Fig. 5). Allein es gibt von dieser Regel Ausnahmen und die lange Abdomenform von Tibellus vermochte die Form der Fächertrachee lange nicht so zu beeinflussen (Fig. 4) wie bei Phyllonethis. Mag auch die Form der Fächertrachee sein wie sie wolle, an ihr lassen sich jedesmal zwei nebeneinander gelegene Abschnitte unterscheiden. Der innere Abschnitt (Fig. 9—12 rosa) liegt medianwärts jenem unpaaren, zwischen den beiden Flächentracheen gelegenen Wulste an, der Eingeweide deckt und hinten mit der Genitalpapille, der Epigyne (gp) endet. Dieser innere Abschnitt umfasst den Blutraum der Lunge. Es kommt dieser Blutraum dadurch zustande, dass die medianwärts gelegene Lungenarterie (Fig. 9—12 dunkelrosa, Fig. 5, 14 la) sich mit der Lungenvene, die viel breiter, von ihr lateralwärts liegt (lv), vereinigt. Der Blutraumabschnitt der Lunge¹⁾ ist dadurch vom lateralen, von ihr auswärts gelegenen eigentlichen respiratorischen Abschnitt begrenzt äusserlich (auf durch Xylol aufgehellten Alkoholpräparaten), dass er eben jene lamellöse Struktur wie dieser nicht hat. In den meisten Fällen reicht der Blutraum bis an die Epigyne und nur selten rückt die eigentliche Lunge der Epigyne so an, dass der Blutraum äusserlich von hier verdrängt wird, wie bei den Orbitaliden (Fig. 11, 12). Der äussere Lungenabschnitt oder der respiratorische Lungenteil zeichnet sich, wie gesagt, durch parallel zueinander und quer gestellte Streifung aus, welche der Ausdruck der an die ventrale Lungenwand angewachsenen Atemlamellen ist. Dieser Lungenabschnitt ist bei den verschiedenen Formen relativ zur Körpergrösse verschieden gross und die Zahl der parallelen Linien ist um so grösser, je grösser die Oberfläche. Am kleinsten ist diese wohl

¹⁾ Wenn ich auch mit Bertkau die Bezeichnung Fächertrachee für charakteristischer halte, möchte ich der Kürze halber die Bezeichnung Lunge, die sich einmal eingebürgert, gebrauchen. Schliesslich ist ja auch die Lunge der Schnecken nichts Homologes der Chordatenlunge, aber die Bezeichnung „Lunge“ ist einmal allgemein gebräuchlich, wie die unpassende Bezeichnung Zelle für die tierischen und pflanzlichen Elementargebilde.

bei der Gattung *Dysdera* (Fig. 9), am grössten bei den *Orbitaliden* und unter dieser bei der Gattung *Epeira*. Die Richtung der parallelen Streifung ist mehr weniger quer zur Körperlängsachse, diese aber unter nach analwärts gerichtetem, mehr weniger spitzem Winkel schneidend. Dieser Winkel ist am kleinsten bei *Epeira*.

Die Streifung reicht nicht bis zum Mündungsrand der Lungen und bleibt zwischen diesen und dem hinteren Ende der Streifung stets eine glatte schmale Fläche übrig, die ventrale Wand der Atemhöhle.

Bei den *Orbitaliden* und unter ihnen am meisten bei alten *Epeiren*, aber auch bei *Tegenaria* und anderen zeigt sich an der medianen Hälfte der Decke des Atemhöhlenabschnittes eine netzförmige Zeichnung (Fig. 11 cz), die von Systematikern schon öfters gezeichnet ward, so unter anderem von Hermann (15), und welche Zeichnung von dem cuticulären Stützbalkensysteme der Atemlamellen herrührt und weiter unten noch besprochen werden soll.

Jede der beiden Lungen öffnet sich seitlich von der *Epygine* durch eine quergestellte Spalte, das *Stigma* nach aussen und nur bei einer auf die Spezies mir nicht bestimmbar hellen *Dysdera*¹⁾ ist die Spalte längsgestellt, doch in medianer Lage. Erst mit einer lateralen Verschiebung gerät die Spalte lateralwärts und ist dann mehr weniger längsgestellt wie bei der *Lycosa*, *Clubiona*, weniger bei *Attiden* und *Tibellus* (Fig. 4, 6, 10). Die mediane quere Stellung ist die ursprüngliche (Fig. 3, 5, 9, 11, 12). Aber auch in letzterem Verhalten zeigen sich verschiedene Grade. Am meisten genähert der *Epygine* sind die Querspalten bei den *Orbitaliden* und mehr bei *Epeira* als bei *Meta* (Fig. 11, 12), weniger bei *Thomisus* (Fig. 3) und noch weniger bei *Phyllonethis* (Fig. 5). Letzterer Zustand führt dann zu jenem etwa bei *Tibellus* (Fig. 4) hinüber, welcher dann wieder hinüberleitet zu ganz lateraler Stellung der *Stigmata*, wie unter anderem bei *Clubiona* (Fig. 10). Diese sekundäre Verschiebung der Lungenmündung ist aber unter den *Dipneumon* polyphil erfolgt und hat darum keine systematische Bedeutung.

Aber selbst wenn die beiden *Stigmata* der beiden *Tracheen* ganz medianwärts an der *Epygine* liegen wie bei *Epeira* (Fig. 11),

¹⁾ Bestimmt habe ich nach den Werken von O. Hermann (15) und Bösenberg (9).

können sich ihre inneren Ränder einander nie berühren, da ja die Epigyne zwischen ihnen liegt, und darum ist es mir auch schon nach äusserlicher Betrachtung, geschweige denn nach Verfolgung der Verhältnisse auf Schnittserien, unverständlich, wie Mac Leod eine gemeinsame Mündung der beiden Lungen aller Spinnen annimmt. Dieser nicht geringe Irrtum kann nur durch das Voreingenommene für die Limulustheorie verursacht worden sein.

Umgeben wird das Lungenpaar durch eine Rinne, welche nur vorn am Stielchen unterbrochen ist und bei manchen eine ansehnliche Tiefe besitzt, so bei *Dysdera* (Fig. 16 vr). Am hinteren Ende der Lungen ist jedoch diese Furche fast immer tief und zieht quer an und etwas unter der Epigyne vorüber (Fig. 10—12). An der hinteren lateralen Ecke der Lunge jener Formen mit quergestelltem Stigma wird aber diese Rinne (Fig. 11, 12 vr) unterbrochen durch einen nach innen auch vorspringenden chitinösen Muskelansatz (c), welcher sich aber dann bei Versetzung des Stigma lateralwärts auf die Lungenfläche vorschiebt (Fig. 10 c.).

Etwas anders verhält sich die Sache bei *Dysdera*. Hier (Fig. 9) verschiebt sich die Rinne weiter, nach hinten und die Muskelleiste (c) hat eine dementsprechende Lage, aber nur ausserhalb der Rinne. Bei dieser Gattung, so auch bei *Argyroneta*, also bei den Formen mit vorderem Tracheenpaar, befindet sich das Stigma dieses Tracheenpaares (rö) hinter und etwas nach innen von dem Stigma der Lunge (lö), also auch innerhalb der Rinne. Bei denjenigen Formen aber, bei denen jenes Tracheenpaar nur noch in seinem Quergange erhalten ist, befindet sich das jederseitige Stigma etwas lateral von dem Lungenstigma (Fig. 3 lö) und median von dem Muskelfortsatz (rö), wenn es überhaupt äusserlich erkenntlich ist.

Was nun den Bau der Lungen betrifft, so glaube ich, dass solche Schemata, wie sie Mac Leod und Börner aufgestellt haben, vollständig überflüssig sind, sobald man die Lunge durch eine geeignete Fläche durchschneidet. Auf Textfig. 1 habe ich einen so gehaltenen Schnitt abgebildet, wo die Schnittfläche möglichst parallel zur Fläche der Atemlamellen geführt wird, diese Fläche ist aber bei den verschiedenen Formen eine verschieden geneigte und so muss jedesmal die geeignete Richtung erst gefunden werden. Das Präparat stammt von einer kleinen *Lycosa* und die

Richtung des Schnittes wird verständlich, wenn man auf Fig. 14 bei Phyllonethis die Zeigerlinie bei b als Schnittrichtung annimmt. Dann ist oben das Herz (Textfig. 1 h) getroffen, gleich daneben bei *Lycosa* die weit nach vorn reichende eine Lunge. Es gelingt aber nach einiger Übung an in Formol-Alkohol gut gehärtetem Material, mit einem leichten Rasiermesser die Spinne zwischen den Fingern haltend den Schnitt so zu führen und dann das Totalpräparat in Xylol aufhellend mit der starken Lupe zu ver-

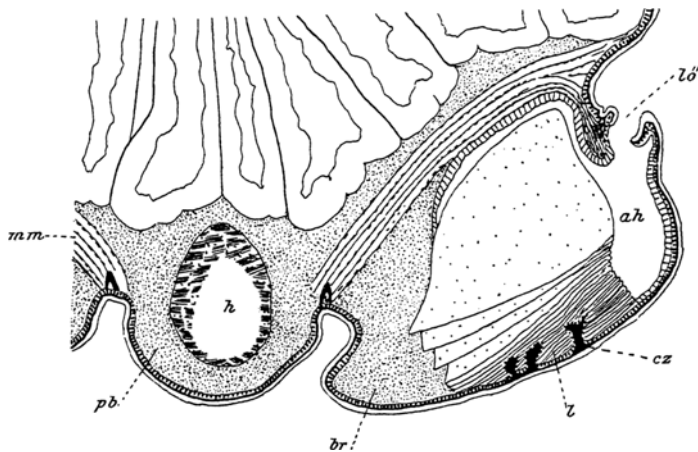


Fig. 1.

Lycosa lugubris. Schräger Horizontalschnitt. h = Herz; mm = medianer Lungenmuskel; pb = pericardialer Blutraum; br = Blutraum der Lunge; l = Lungenlamellen; ah = Atemhöhle; lö = Lungenöffnung.

folgen. Auf diese Weise entstand dann die Fig. 17, welche mit der Hilfe der Textfig. 1 volles Verständnis in den groben Lungenbau der *Lycosa* gewährt.

Aus diesen beiden Bildern geht hervor, dass die Atemlamellen eine etwa horizontale Lage haben (l) und so nach Art der Blätter eines Buches übereinander lagern. Befestigt sind die Lamellen median- (Fig. 17 c') und ventralwärts, hier ihrer längsten Seite nach (c), indessen die mediane Befestigung sich nur auf eine ganz kurze Strecke erstreckt, so dass diese Stelle auf Querschnitten nur selten erkenntlich ist (Textfig. 2).

Es ist jede Atemlamelle eine Doppellamelle welche an jener in die Atemhöhle vorragenden Seite geschlossen, an der oralen Seite aber offen ist, um dem Blute das Eindringen zu ermöglichen.

Dies zeigt am besten der Sagittalschnitt (Fig. 16). Es sind die übereinander lagernden Atemlamellen ungleich lang, die oberen kürzer als die ventralen, was aber durchaus nicht für alle Formen in gleichem Grade Geltung hat, da auch die ventralen in gleicher Weise verkürzt sein können (Textfig. 3), es gilt vielmehr das oben Gesagte hauptsächlich für Dysdera. Doch soll dies noch ausführlicher besprochen werden.

Die freien, aber geschlossenen Ränder der Atemlamellen springen somit in die Atemhöhle vor (Fig. 16, 17 a und Textfig. 1 ah), indessen sie nach oralwärts zu mit ihrer offenen Seite im Blutraum (rosa und br) liegen. Es dringt das Blut hier zwischen die Doppellamelle ein (Fig. 17 b) und aus, gerade so wie dies die Atemluft von der Atemhöhle aus zwischen je zwei Doppellamellen, die inneren Luftkammern Börners, tut. Ich verwende darum folgende Bezeichnungen. Den grossen Atemraum der mittels des Stigma (lö) sich nach aussen öffnet, nenne ich die Atemhöhle (ah); sie ist die äussere Luftkammer Börners. Den zwischen zwei Lamellen sich befindenden flachen, niedrigen Raum, Börners innere Luftkammern, bezeichne ich als Luftkammern, während den Raum innerhalb einer Doppellamelle ich die Blutkammer nennen will.

Es besteht somit die Lunge eigentlich aus zwei morphologischen Abschnitten, der Atemhöhle und den in diese mündenden Doppellamellen, oder besser, man kann die Lunge vergleichen mit einem kurzen Sacke, dessen Bodenseite in übereinander lagernde Falten gelegt ist.

Die Form der Lungenlamellen ist die eines zugespitzten breiten Pflanzenblattes, wobei die Spitze lateralwärts in die Atemhöhle vorspringt (Fig. 17 l). Allein es gibt auch Lungen mit Lungenblättern von mehr weniger länglich zungenförmiger Gestalt und dies gilt im höchsten Grade für die Orbitaliden. Diese Lamellen liegen mehr weniger horizontal, aber diese Fläche kann nicht nur ihre Neigungsrichtung ändern, sie kann sich auch nach ventralwärts zu etwas wölben. Diese Momente bestimmen dann die Verhältnisse bei den einzelnen Formen. Ihre Zahl richtet sich nach dem Umfang der jeweiligen Lunge und grössere Lungen haben auch bei derselben Art mehr Lamellen als kleinere von jugendlichen Individuen, denn wie Bertkau schon darauf hingewiesen hatte, vermehrt sich ihre Zahl mit fortschreitendem

Wachstum der Lunge. Es wird also bei jeder Form eine Mindest- und eine Maximalzahl der Lungenlamellen geben. Die Zahl der Lungenblätter schätzt Bertkau¹⁾ (5, S. 211) für *Dictyna* auf 4—5, bei *Segestria* auf 10—12, für *Thomisus* und *Xysticus* auf 20, für *Agelena* und *Epeira* auf 60—70. Ich habe die geringste Zahl bei *Dysdera* gefunden, bei welcher Gattung junge Tiere 10—12 Lamellen, erwachsene 15 hatten. Die höchste Zahl fand ich aber auch bei alten Epeiren, nämlich 68.

Die Blätter der Lunge erscheinen somit in mehr weniger horizontaler oder in etwas nach der lateralen Seite geneigter Lage (Textfig. 2) entlang der ganzen ventralen Wand befestigt an das Integument, vielfach an cuticulare Leisten (Textfig. 1, 2 cz). Dieser auf eine ganze Seite der Lamelle sich erstreckenden Befestigung gegenüber ist jene auf der medianen, also inneren, der Leibeshöhle zugekehrten Seite eine geringe. Beide Befestigungsstellen befinden sich somit an den beiden Eckenden der Atemhöhle genauestens dort, wo diese Ecken oralwärts zu an den Blutraum angrenzen. Sowohl bei *Dysdera*, *Argyroneta* und vielen Orbitaliden hören somit mit Beginn der Atemhöhle die Kiemen

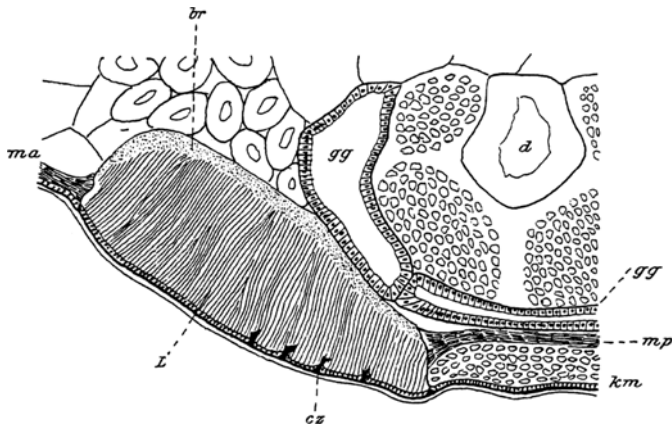


Fig. 2 A.

¹⁾ Bertkau meint, mit der Entwicklung des Tracheensystems sei eine Verkümmern der Lungen verbunden. Ich würde diesen Satz eher so formulieren, — wie dies weiter unten noch erörtert werden soll, denn so einfach ist die Sache doch nicht — eine allmähliche Vergrößerung der Lungen vermindert die Ausbreitung des Tracheensystems bis zum völligen Schwunde bei *Epeira*.

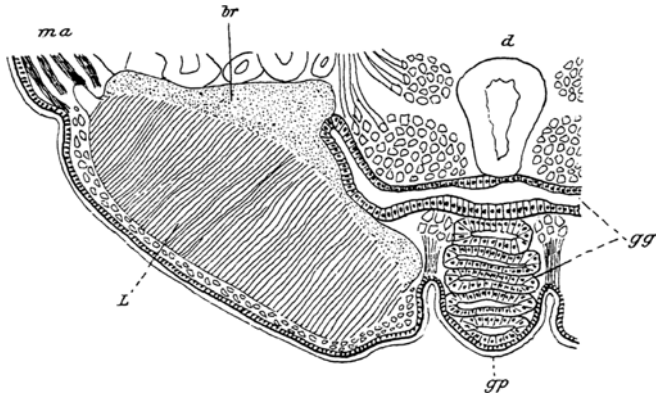


Fig. 2 B.

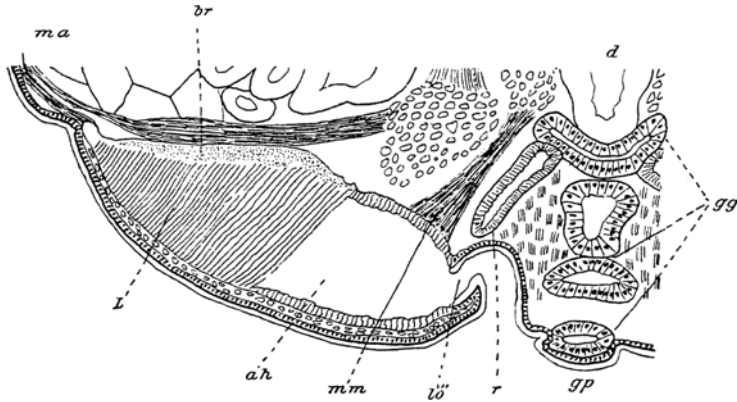


Fig. 2 C.

Epeira diad. Drei Querschnitte durch die linke Lunge; L A = weiter hinten durch die Genitalpapille; gp. B = mehrere Schnitte weiter nach vorn; lm = lateraler Spannmuskel der Lunge; zm = mittlerer, lm = lateraler Lungenspannmuskel; br = Blutraum; v = Kreisfurche der Lunge; c = Chitinleisten; gg = Genitalgang; gp = Genitalpapille; d = Darm.

blätter nach hinten zu auf (Textfig. 2 C). Anders bei den Formen mit nach seitlich verlegtem Stigma. Dies zeigt sich in geringem Grade schon bei *Meta*, in höherem bei *Clubiona* und anderen, denn bei ihnen muss folgerichtig ein geringer Teil der Lungenlamellen unter die Atemhöhle gelangen (Textfig. 6, 7). Die Atemhöhle hat überall ziemlich die gleiche Form, und eine laterale zipfelförmige Ausbuchtung, wie nach Börner bei *Thelyphoniden*, findet sich nirgends, doch dürfte sie die grösste Ausbreitung

nach ovalwärts wohl bei Epiblemum besitzen. Dies scheint mir zusammenzuhängen mit dem Umstand, dass bei dieser Form die luftverdichtende Struktur der Atemhöhlenwand fehlt und sie nur von einem Plattenepithel gebildet wird. Da die Atemhöhlenwand aber, wie auch ich es weiter unten zeigen werde, eine respiratorische Bedeutung besitzt in ihrem Wandbaue, so wäre in Ermangelung eines solchen Baues eine Vergrößerung der Fläche dedingt. Diese Verhältnisse gehen am besten hervor bei Vergleichung der Abbildung C auf Textfig. 3 mit jener auf A und B. Es zeigt sich da, dass trotz der grossen Lunge der Epeira (A, B) die Atemhöhle einen geringeren Umfang aufweist als bei Epiblemum, denn auch der Quere nach ist die Atemhöhle von Epeira nicht von so grossem Umfange als bei den Attiden. Doch ist wie gesagt die Atemhöhlenwand bei beiden verschieden gebaut und Epeira weist die höhere Stufe der respiratorischen Funktion auf. So wie bei der Epeira fand ich überall die Atemhöhlenwand und auch den Umfang der Atemhöhle. Anders mit der Gestalt. Bei Epeira ist die Atemhöhle hoch medianwärts (Textfig. 3 B ah) plattet sich aber lateralwärts zu ab (A ah). Bei den Formen mit nach lateralwärts zu verlegtem Stigma sendet dorsalwärts zu die an der Mündung geräumige Atemhöhle (Textfig. 6 ah) eine schmale Verlängerung nach oralwärts zu.

Der Blutraum der Lunge entsteht durch die Vereinigung der Lungenarterie mit der Lungenvene. Die Lungenarterie ist das erste Gefässpaar in dem Abdomen, das vom vordersten Ende des Herzens jederseits lateral von der Aorta cephalothoracica abgeht. Dabei zeigt sie bei ihrem Abgange aus dem Herzen ein Verhalten, das den anderen Herzgefässen fehlt und bisher keine Berücksichtigung gefunden hat. Es befindet sich nämlich genauestens bei seinem Abgange vom Herzen (Fig. 14, 15 la) an seiner analwärtsigen Wand eine ampullenförmige, nach analwärts zu gekehrte Ausbuchtung (b), ohne dass dabei eine muskulöse Verdickung der Wand sich eingestellt hätte. Wie schon angegeben, zieht die nur vom Plattenepithel gebildete Lungenarterie median von der viel breiteren, in den pericardialen Blut-sinus mündenden Lungenvene gelegen, nach kurzer, nur bei Phyllonethis noch etwas längerer Strecke bis an den Blut-sinus der Lunge, wo sie mit der Lungenvene sich vereinigend jenen Sinus bildet.

Dort wo dies erfolgt, geht nach hinten zu aus der Lungenvene eine Ast als erste Abdominalvene ab (Textfig. 3 C av). Diese umspült nur bei Attiden die dorsale Seite der Atemhöhle. Sie wird bald wandungslos.

Der Blutraum oder Blutsinus der Lunge umgibt von allen Seiten die Lunge (Fig. 16) und selbst an der hinteren ventralen Seite kann dies an der Anhaftungsstelle erfolgen (Textfig. 6). Sie behält zwar ihre plattenepitheliale Wand wohl am besten bei den Orbitaliden, wodurch der Blutraum begrenzt erscheint, doch steht er auch dann in Kommunikation mit den übrigen angrenzenden Bluträumen (Textfig. 6, 7) und durch diese medial gelegenen Bluträume stehen auch die Bluträume der beiden Seiten in Verbindung untereinander.

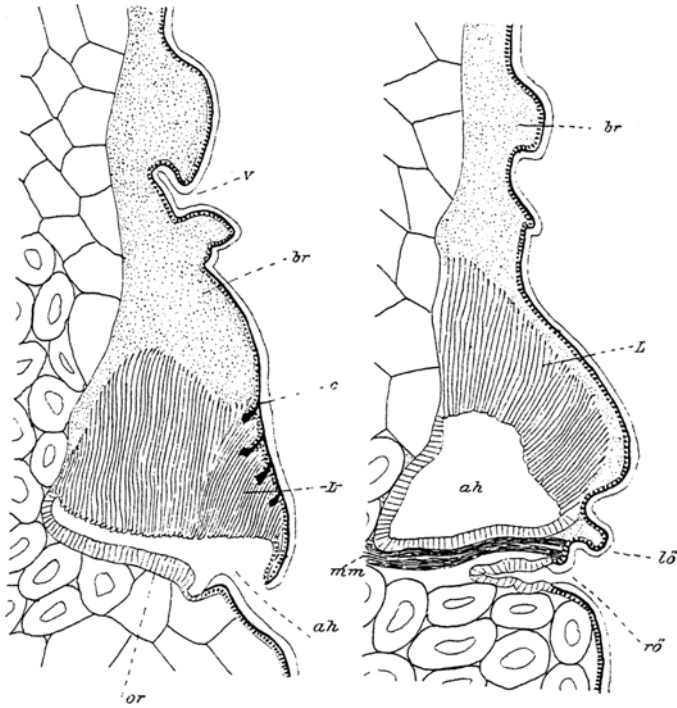


Fig. 3 A, B.

A. B. *Epeira diad.* Zwei sagittale Längsschnitte durch die Lunge, B = etwas weiter lateralwärts von A; L = Lunge; ah = Atemhöhle; or = deren hintere, beziehentlich obere Wand; lö = Stelle der Lungenöffnung; br = Blutraum; m = hinterer Spannmuskel der Lungenmündung; c = Chitinleisten; ro = Mündung der rudimentären Atemröhre.

Das in das Herz zurückkehrende Blut aus der Lungenvene wird also ein ebensowenig arterielles sein wie das der Lunge durch die Lungenarterie zufließende ein venöses ist. Es führt das Blut im ganzen Körper den gleichen Sauerstoffgehalt, den aber zu erhalten unter anderen die Lungen berufen sind.

Die Lunge bedarf einer Erweiterung und nachheriger Erschlaffung, um Blut und besonders die Luft im Ein- und Ausstossen zu erhalten, folglich besitzt die Lunge eine recht komplizierte Muskulatur aus quergestreiften Faserbändern.

Die Lungenmuskulatur der Pedipalpi, wie sie Börner beschreibt stimmt so wenig überein mit jenen der dipneumonischen Spinnen, dass ich wohl besser tue, sie hier gar nicht weiter anzu-

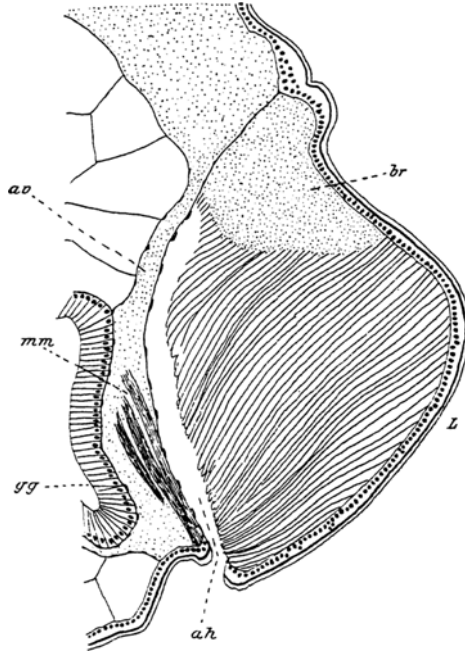


Fig. 3 C.

Epiblemum. sc = Sagittalschnitt durch die eine Lunge L; br = deren Blutraum; ah = Atemhöhle; mm = medianer Stigmamuskel; gg = Genitalgang; av = erste Abdominalvene.

führen, jedenfalls ist es mir auch dort höchst unwahrscheinlich, dass Muskelfasern an das vordere Ende der Lungenlamellen ansetzen sollten. Es scheint mir dies eine doch zu prinzipielle

Einrichtung zu sein, um bei den Spinnen nicht wiederzukehren, wenn sie einmal dort besteht. Im Gegenteil, alle Muskeln, die sich auf die Atmungsorgane beziehen, inserieren bei den Spinnen entweder an die Ränder der Stigmata oder in der ventralen Wand der Lunge im Integumente, doch nie direkt an den zarten Lungenlamellen.

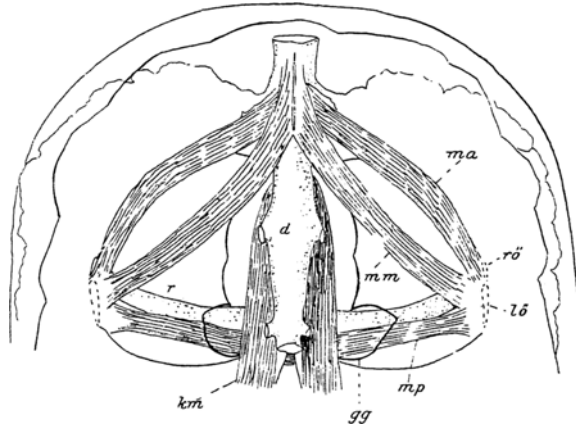
Meine zahlreichen Schnittserien in verschiedenen Ebenen geben zwar Aufschluss über das Verhalten der Lungenmuskulatur, allein die richtige Übersicht über dieselbe erhielt ich erst auf Totalpräparaten. Es wurde an nicht allzu lange gehärteten, ausschliesslich grossen Tieren die vordere ventrale Hälfte des Abdomens, welche eben die Lungen enthält, durch einen horizontal geführten Schnitt abgehoben und in Alkohol unter der Lupe die Eingeweide um die Lungen herum bis zu einem gewissen Grade mit der Nadel entfernt, dann in Xylol aufgehellert und dann diese Präparation so weit geführt, bis die Muskeln in toto freigelegt waren. Man kann solche Präparate dann mit Alaunkarmin färben, wodurch die Muskulatur besser hervortritt, doch absolut nötig ist es nicht.

Es besteht ein Muskel ausschliesslich zwischen den beiden Lungen, ein starkes Querbündel, der schon des öfteren gesehen, aber stets verkannt wurde. Dieser Quermuskel inseriert somit an der medianen Atemhöhlenwand der beiden Lungen (Textfig. 2 A, 6 A und 4 mp). Ich möchte ihn seiner Lage nach den hinteren Lungenmuskel nennen. Zum Teil nur greift er auf die mediale oder dorsale Wand der Atemhöhle über, zum grössten Teil inseriert er am Rande des Stigma. Er liegt stets unter dem gemeinsamen Querstück des Genitalganges (gg) zwischen diesem und dem langen Körpermuskelpaar (km). Er deckt die beiden Lungen der Quere nach. Unterhalb vom Darm (d) in der nächsten Nähe des Stielchens entspringt von einem medianen Muskelfortsatz des Integumentes ein Muskelpaar, von dem dann jeder an die vordere Ecke der Lunge herantritt (Textfig. 4 ma), hier einige Bündel an die Lungendecke abgibt (Textfig. 2 ma), solche Einzelbündel in der ganzen Wand der Lunge aussendet, dann aber auf diese Weise bis an den Stigmarand gelangt. Es ist der vordere Lungenmuskel.

Ventralst von diesem Muskelpaar entspringt von gleicher Stelle das mittlere Lungenmuskelpaar (Textfig. 4 mm), von dem

jedes auf der gleichen Seitenhälfte zum Stigma gelangt (Textfig. 1, 2 mm).

Ausser diesen Muskeln gibt es aber noch kurze Bündel, die, von analwärts kommend, an der hinteren äusseren Ecke lateral vom Stigma an einem cuticularen Muskelfortsatz, der



Textfig. 4.

Tegenaria domestica L. Die Lungenmuskulatur von dorsalwärts gesehen, nach Wegnahme der dorsal gelegenen Eingeweide, d = Darm; gg = Genitalgang; r = querer Tracheengang (Rest des vorderen Tracheenpaares); rö = dessen Öffnung; lö = Lungenöffnung; km = langer Körpermuskel; ma = vorderer, mm = medianer, mp = querer Lungenmuskel.

schon oben erwähnt wurde (Fig. 9—12 c), sich festsetzen. Alle diese Muskeln bewirken eine Erweiterung des Stigmas, gleichzeitig aber auch eine gewisse Erweiterung der gesamten Atemhöhle, ohne dass dadurch die Lungenlamellen wesentlich ergriffen würden. Durch diese Bewegung erfolgt die Einatmung, durch die Erschlaffung der gesamten Muskulatur, durch Verengung der Atemhöhle das Ausstossen der Luft.

B. Die Histologie der Lungen.

Die Histologie der Lungen bezieht sich auf jene der Lungenhöhlenwand und auf jene der Lungenlamellen.

Bezüglich einzelner Stellen der Atemhöhlenwand von *Argyroneta* findet MacLeod eine gewisse Ähnlichkeit mit dem jener der Haupttracheenröhren dieser Spinne, ohne dass eine genauere Angabe darüber mitgeteilt würde. Er vermutet im

Tracheenpaare der *Argyroneta* schon wegen der Lage der Stigmata einen Abkömmling des zweiten Lungenpaares der Dipneumonien.

Ausführlicher äussert er sich über den Bau der Lungenlamellen. Diese sind nach MacLeod (l. c., S. 21) chitinöse, homogene Gebilde, ohne andere zellöse Elemente als kleine Zellsäulchen zwischen den beiden Lamellen der Atemlamelle, Säulchen, die aus wenig Protoplasma und zwei bis drei Zellkernen bestehen. An den scheinbar strukturlosen Lamellen lässt sich aber durch Behandlung mit Silbernitrat eine Struktur erkennen, die darauf schliessen lässt, dass die Lamelle aus einem Endothelium besteht, d. h. aus einer inneren Zellage, ich möchte sagen einer Matrix, die dann eine strukturlos chitinöse Cuticula abscheidet, wie dies also in den Wänden der Tracheen der Insekten besteht. „Vers le centre de chacun de ces champs“, sagt dann weiter MacLeod, „se trouve placé le noyau cellulaire au milieu d'une petite portion de protoplasma qui fait saillie dans la cavité interne de la lamelle.“

En regard d'une saillie quelconque appartenant à une cuticule se trouve placée sur l'autre cuticule de la même lamelle une autre saillie semblable: ces deux saillies se touchant, se réunissant, se fusionnant et finissant par ne plus constituer qu'une masse unique, la coloumnette.“ Dies erklärt die beiden Zellkerne in jedem Zellsäulchen. An diesen Zellsäulchen ist aber die eine Seite zu einer stark lichtbrechenden Masse umgebildet, welche Zellumwandlung auf Muskelfäserchen schliessen lässt. Diese Muskelzellen vermögen dann die beiden Lamellen der Doppellamelle einander zu nähern.

Börner bestätigt diese Angabe für die Pedipalpen und erweitert sie. „Die dorsale Lamelle ist wie die Vorderwand der äusseren Luftkammer mit einer enorm grossen Zahl von einfachen oder zwei- bis dreispitzigen, untereinander nicht verbundenen oder mit solchen Härchen besetzt, welche sich distal mehr oder weniger stark verzweigen und deren Zweige sich gegenseitig zur Bildung einer arkadischen Struktur verwachsen.“ „Niemals aber verwachsen jene Härchen mit der aufliegenden nackten Lamelle des nachfolgenden inneren Luftkammerfaches.“ Ähnliche Strukturen sollen die Wände der Atemhöhle zeigen.

Schon vier Jahre vor Börner hat Berteaux (4) die Struktur der Lungen speziell der Spinnen sehr ausführlich ver-

folgt. Nach ihm besitzt jede Doppellamelle der Lunge zwei Platten, eine freie und eine angewachsene. Letztere trägt einen cuticularen Überzug, besetzt mit feinen, parallel zueinander stehenden Nadelchen mit abgerundeten feinen Köpfchen. Diese Nadeln gehen von den Knotenpunkten eines äusserst zierlichen polygonalen Netzes aus, welches eben die Struktur jener Cuticula vorstellt. Mit diesen Nadeln stösst jede dieser Lamellenflächen an die freie Fläche der nächstfolgenden Atemlamelle, ohne jedoch mit ihr zu verwachsen. An den freien, in die Atemhöhle vorragenden Enden der Lamelle werden die cuticularen Nadeln höher und verzweigen sich an ihren freien Enden sehr regelmässiger Weise, wodurch ein arkadenförmiges Geflecht dort entsteht. Die Wand der Atemhöhle, deren Epithel die Fortsetzung des äusseren Hautepithels ist, trägt gleichfalls eine Cuticula, deren hohe Nadeln sich an ihrem freien Ende teilend, arkadenförmig zu einer chitinös schwammigen Geflechtlage verbinden, die stellenweise verschieden hoch, im allgemeinen höher ist wie an den freien Enden der Lamellen.

Berteaux weist die Ansicht Mac Leods, dass die Cuticula aus endothelartigen Zellen bestünde, zurück.

Nach meinen eigenen Untersuchungen verhält sich die Struktur sowohl der Lungenblätter als die der Wand der Atemhöhle folgendermassen: Wie man auf Schnitten, mögen dieselben sagittal oder quer geführt worden sein, sofort erkennt, ist die Höhe der Blutkammern zwischen den beiden Blättern einer Lungenlamelle stets viel höher als jener Raum, welcher zwischen je zwei Doppellamellen gelegen ist und die Luftkammer darstellt; bei manchen Formen zweimal, bei anderen vielleicht auch dreimal. In der Blutkammer (Fig. 18, 21 b) erkennt man die schon mehrfach beschriebenen Zellsäulchen (br). Diese bestehen meiner Erfahrung nach aus je zwei Zellen, und da sie sich durch die angewandten Farbstoffe, Methylenblau oder Alaunkarmin, sehr intensiv färben, sieht man auf Zupfpräparaten (Fig. 24), dass die beiden Zellen, von denen jede je einer der entgegengesetzten Blätter einer Doppellamelle angehört, rund umgrenzt sind. So liegen sie der Lamelle auf und verbinden sich durch ein schmäleres, gleichgeartetes Zwischenstück miteinander. Die ganze so gebildete Säule färbt sich gleichmässig und eine weitere Struktur ausser Streifungen, die als kontraktile Muskelmasse sich zu erkennen

geben würde, ist nicht vorhanden. Hierin hat sich MacLeod geirrt, diese Zellsäule ist nicht muskulös differenziert, was aber eine Kontraktilität noch nicht ausschliesst. An den Lamellen sind viele gleichweit voneinander abstehende, fast glashelle nadelartige Fortsätze vorhanden (Fig. 24). Auf Schnitten erwiesen sich diese an der Membran etwas verdickten Fortsätze als Querbalken, die die eine Lamelle je einer Atemdoppellamelle mit der darauffolgenden Lamelle der erwähnten Doppellamelle verbinden. Auf diese Weise ist die Luftpammer (Fig. 18, 21z) durch ein vollständiges Säulengerüst von feinen strukturlosen Säulchen durchsetzt. Es nehmen diese äusserst zarten, doch sehr deutlichen Gebilde aber so wenig den Farbstoff an wie die Lamellen selbst, aber mit Ausnahme der Zellsäulchen. An ihrer Basis sind diese Nadeln in der Lamelle durch ein Netzwerk untereinander verbunden, wie dies am ausführlichsten Berteaux geschildert hat und ich dieser Schilderung weiter nichts beizufügen habe.

Diese feinen strukturlosen Säulchen sind zumeist nur einfach, doch sind mitunter auch solche vorhanden, die sich gabeln und so mit zwei Ästen an die Nachbarlamelle ansetzen. Die Gabelung kann dabei sofort oder etwas später erfolgen. So entsteht auf Schnitten ein höchst zierliches und sehr bezeichnendes Bild der Lungenstruktur, in dem breitere Räume mit engeren abwechseln und in den ersteren, den Blutkammern, Blutzellen (bz) sich finden, während die engen Luftpammern eben durch ihre Zellenleere auffallen. Immerhin können solche Schnitte noch kein richtiges Bild vom wirklichen Verhalten der Strukturen geben; dies vermögen aber sehr gut Schnitte, oder doch besser die Stellen auf demselben Schnitte, an den freien, der Atemhöhle zugekehrten Enden der Lungenlamellen. Da fehlen dann die gut gefärbten Zellsäulchen in den Blutkammern, dafür offenbart sich die Struktur um so besser. Statt der Zellen jener Säulchen findet sich hier (Fig. 20) in den Lamellen je einer Doppellamelle, also in den Wänden der Blutkammern (b) nur mehr weniger spindelförmig gestreckte Zellen, mit gleichgrossem und linsenförmig abgeplatteten und sich ebenso intensiv färbenden Zellkern, wie die in den Zellsäulchen. Das Protoplasma um diese Kerne färbt sich aber nicht so intensiv wie jenes der Zellsäulchen und nimmt höchstens eine fast eingebildet leise Tinktion an. Dafür sind die

Zellgrenzen um so schärfer, da stark lichtbrechend. Ich glaube dieses scharfe Hervortreten dem Einfluss des Formalins zuschreiben zu müssen, da bei einer Alkoholhärtung dies lange nicht so deutlich erfolgt.

Da sieht man dann, dass diese Zellen mit zahlreichen Fortsätzen allerfeinster Art innerhalb der Wand der beiden Blätter sich verzweigen und diese Fortsätze benachbarter Zellen sich zu einem Netze vereinigen. Aber es wird durch dieses Netz hier an den Enden auch der Zwischenraum der Doppellamelle ausgefüllt, so, dass Blutzellen in das freie Ende der Lungenlamellen, in die Blutkammern (b) nicht hineingeraten können. Damit nicht genug, geht dieses Netz auch auf die Luftkammern über (zz'), wie ja das auch vorher schon der Fall war. Dieses gesamte Netz erscheint hier gleich glänzend und hell, wie anderorts in den Luftkammern, doch gelblicher. Es ist dieses Netzwerk aber nicht regelmässig, wie Berteaux es darstellt.

Die Struktur der Atemhöhlenwand besteht aus einer platten Epithelschichte, die direkt in das höhere, hier kubische Epithel des äusseren Integumentes (Fig. 20 sp) ganz kontinuierlich übergeht. Zellgrenzen sind in jener platten Lage aber nicht erkenntlich und die Färbung ist eine ganz geringe. Von dieser Zellenlage aus erheben sich senkrecht zur Zellschichte gestellte hohe schmale Säulchen, wie Berteaux sie darstellte, doch wohl etwas breiter wie die in den Luftkammern sind. Nachdem die Säulchen eine gewisse Höhe nach innen der Atemhöhle zu erreicht haben, verästeln sie sich, und indem diese Äste sich mit solchen der anstossenden Säulchen vereinigen, entsteht ein ziemlich enges Netzwerk, womit dieses Gewebe nach innen zu abschliesst. Es ist dies ein schönes Arkadensystem, wie es Berteaux plastisch und sehr belehrend gezeichnet hat. An den Stellen nun, wo eine Lungenlamelle an die Wand der Atemhöhlenwand heranzieht, wie dies nur die oberste Lamelle allein tun kann, an der dorsalen Wand der Atemhöhle (Fig. 16 or), verbindet sich jenes innere Netz der Atemhöhlenwand (Fig. 20 or) mit dem Netz der Atemlamelle, wodurch zwischen beiden eine Atemkammer (z) besteht.

Dieses Gewebe besitzt die Atemhöhlenwand nicht überall; so fehlt es an der ventralen Seite bei *Dysdera*, wo nur eine Epithellage sich findet, und bei *Epiblemum* überhaupt, wie wir das schon gesehen haben.

Es musste die Frage von selbst sich aufwerfen, wie sich dies Gewebe denn zu anliegenden Geweben, in erster Reihe zum Integumente, verhält, da ein solches Verhältnis schon der Genese nach sich vermuten liess. Für das Gewebe der Atemhöhlenwand wurde schon gezeigt, dass es sich kontinuierlich in das Epithel des Integumentes fortsetzt, für die Feststellung jenes der Lungenblätter zeigte sich aber eine gute Gelegenheit an der ventralen Wand der Lunge, am sogenannten Lungendeckel. Dies blieb Berteaux unbekannt.

Es wurde weiter oben schon berichtet, dass sich an genannter Stelle bei fast allen Formen chitinöse Spangen finden, Spangen, die sich dann netzförmig gestalten und so auch äusserlich, besonders bei *Epeira*, aber auch bei anderen sich zeigen (Fig. 11 cz). Es dient dieses chitinöse Spangensystem der Befestigung der Lungenblätter und wo eben diese in grosser Zahl auftreten, entfaltet es sich auch mächtiger, indessen bei *Dysdera* z. B. sie nicht zu finden sind. Diese Spangen erweisen sich auf Schnitten (Fig. 19 cz) als Einfaltungen der inneren Cutislage (c), die wie jene die Färbung gut annimmt. Die äussere Lage (c') nimmt daran nie Teil. Es endigen auf ihrer freien Kante diese Spangen entweder abgerundet oder rinnenförmig gespalten, doch können auch weitere Ansatzfortsätze sich an den kräftigeren unter ihnen befinden.

Naturgemäss muss das Integumentepithel diese Spangen nach innen zu überziehen, während aber das Epithel sonst kubisch erscheint (ep), ist es auf den Spangen abgeplattet (ep') und sendet Fortsätze aus, welche Fortsätze mit den Fortsätzen der Zellsäulchen der Blutkammern (b), wie auch mit jenen in den Luftkammern (z) auf die mannigfaltigste Weise zusammenhängen. Hier zeigt sich somit die Abkunft jener Zellsäulchen als Epithelzellen und in dieser Weise hängt die Lunge mit dem Integumente innigst zusammen.

Es besteht somit das Lungengewebe aus einer ektodermalen Membran, in welcher die Zellen als Matrixzellen erscheinen, die jene Membran abgeondert haben. Es erfolgt dies aber auf jene Weise, dass die Zellen ihren ursprünglichen Zusammenhang durch Zellbrücken weiter ausgebildet haben, wodurch innerhalb der Membran ein wohl auch chemisch verändertes Netzwerk entsteht, von welchem Netzwerk aus Verbindungsfäden nicht nur

zur Nachbarlamelle, sondern auch zu der Lungenhöhlenwand gelangen, so den Zusammenhang der gesamten Lunge auf das vollkommendste sichernd.

Dass dieses Netzwerk aber auch innerhalb der Lungenlamellen sich so verhält, wie an dem in die Atemhöhle vorspringenden Rande der Lamelle, allerdings mit dem Unterschiede, dass das Netzwerk, wie Berteaux gezeigt hat, feiner und regelmässiger ist, habe ich schon gesagt.

Nach meinen Untersuchungen ist somit im Gegensatz zu Berteaux diese strukturierte Lamelle keine Cuticula, deren Matrixzellen die Zellsäulchen wären, sondern eine Membran, in die die Fortsätze der Matrixzellen netzförmig sich ausbreiten und zwischen welchem Netz dann eine homogene Masse sich abscheidet. Von den Zellen sind dann diejenigen, die die Zellsäulen bilden, solche, welche wohl auch bei der Vergrößerung der Lamelle, beim Wachstum die aktive Rolle zu spielen haben. Was aber ihre Funktion betrifft, so sind sie keine Muskelzellen und dienen vielleicht dazu, um dem Blute ein rasches Abfliessen zum Zweck besserer Oxydation zu verhindern. Dass die Spangen in den Luftkammern unter anderem derselben Aufgabe bezüglich der Luft dienen, brauche ich gar nicht zu sagen. Sie haben aber auch noch eine andere Aufgabe, ebenso wie das Säulengerüst der Atemhöhlenwand. Börner, der zwar die Lungenstruktur nur unvollkommen erfasste und nicht in der Gesamtheit, infolge ungünstigen Materials, erkennen konnte, hat die physiologische Bedeutung dieses „Chitinschwammes“ ganz richtig erkannt, indem er den Hauptzweck in der Herbeiführung der für die Respiration notwendigen Luftverdichtung erblickt. Dies liegt in der Vergrößerung der luftverdichtenden Oberfläche der chitinisierten Wände, da Chitin die Eigenschaft besitzt, die Luft auf seiner Oberfläche zu konzentrieren (l. c., S. 103).

C. Die Vordertracheen und ihr Bau.

Bezüglich des Tracheensystems der Spinnen unterscheidet sich ausdrücklich zwischen Vorder- und Hinter- oder Analtracheen. Erstere haben ihr Stigmenpaar gleich hinter jenem der Lunge, letztere ihr Stigmenpaar oder das einheitlich gewordene Stigma vor den Spinnwarzen.

Vordertracheen sind bisher nur bei vier Gattungen von Spinnen bekannt, bei *Dysdera*, *Harpactes*, *Segestria* und *Argyroneta*, ferner bei den *Oonopsiden* und den lungenlosen *Caponiden*. Über dieses Tracheensystem berichtet für *Dysdera* Dugés, viel ausführlicher aber Bertkau. Ich will ihn selbst reden lassen. „Der sehr kurze, von der strukturlosen Haut gebildete Gang führt zu einem kräftigen, sich noch etwas verbreiternden Tracheenstamm (Hauptstamm), der flach gedrückt ist. . . . Die Wand dieses Hauptstammes ist durch die Stäbchen besonders verstärkt.“ Sie verschmelzen bei *Dysdera* „auf der Innenseite der Röhre zu einem Ringe, der spiralig verläuft und dem Spiralfaden der Insekten ganz analog ist. . . . Der grösste Teil des Hauptstammes geht nach vorn (Cephalothoraxstamm), während ein kleiner Anhang in Gestalt eines langen Beutels nach hinten abgeht (Abdominalstamm).“ Die beiden Cephalothoraxstämme ziehen dicht aneinander gelagert durch den Körperstiel in den Cephalothorax und enden hier, „indem sie kopfförmig anschwellen und eine überaus grosse Zahl feinwandiger, unverästelter Röhrrchen aussenden“. Auch der Abdominalstamm entsendet zahlreiche Röhrrchen, doch unterscheidet er sich von dem Cephalothoraxstamm durch das Fehlen des Spiralstammes. Die unverästelten Röhrrchen gehen in die äussersten Enden des Abdomens, wie dann auch die im Cephalothorax in Bündeln von 30—40 Stück „in die Beine, das Kinn, die Unterkiefer mit den Tastern, den Epipharynx, die Oberkiefer“ gelangen. Ein Spiralfaden fehlt all diesen Röhrrchen. Die Hauptstämme sind miteinander nicht verbunden, welche Verbindung aber MacLeod, wie wir gesehen haben, für *Argyroneta* festgestellt hat.

Nach meinen eigenen Beobachtungen, angestellt an sagittalen und quergeführten Schnittserien und an einem aufgehellten Totalpräparat, verhält sich die Sache wie folgt.

Die Mündung der Vordertrachee (Fig. 9 R) befindet sich hinter jener der Lunge (lö) und etwas einwärts von ihr. An Weite entspricht dieses Stigma genauestens jenem der Lunge, auch in der Form bei *Dysdera rubicunda*,¹⁾ auf die sich überhaupt meine Angaben, soweit nichts angegeben wird, beziehen. Eine öffnende Muskulatur besitzt auch das Stigma der Vordertrachee

¹⁾ *Dysdera rubicunda* ist eine recht seltene Spinne nicht nur hier, sondern überall wo sie vorkommt.

(Fig. 16 m). Von hier aus zieht nun die Trachee als sehr weite Röhre am inneren Rande der Lunge, besser gesagt des Blutraumes, gelegen nach vorn zu bis zum vorderen Ende der Lunge (Fig. 9 R). Bevor das vordere Ende der Trachee erreicht ist, verbindet sie sich durch einen durchaus gleichweiten vorderen Quergang mit jener der anderen Seite. Diesen Quergang hat Bertkau übersehen, Mac Leod bei *Argyroneta* gefunden, doch verlegt er ihn genauestens an die Mündungen, was bei *Dysdera* durchaus nicht der Fall ist. Indessen hat Lamy den Quergang in gleicher Lage gefunden ausser bei *Argyroneta* noch bei *Onopsiden* (*Dysderina*, *Oonops*), wie denn auch bei den *Caponiden* bekanntlich die Quergänge zwischen den beiden Tracheenpaaren sich in gleicher Lage befinden nach Simon und Purcell.

Eine richtige Vorstellung von der Gesamtform dieses Tracheenpaares gewinnt man aber an mit Xylol aufgehellten Totalpräparaten, wie Fig. 9 darstellt, nicht. Es müssen vielmehr von grossen Exemplaren die Tracheen mit der Nadel herauspräpariert werden, was um so mühsamer war, da ich nur ein grosses Exemplar (und zwei kleine) von dieser im ganzen Odenwald und Schwarzwald seltenen Spinne mir verschaffen konnte. Ich habe dann die von diesem Präparat entworfene Abbildung mit Rekonstruktionen von der sagittalen und quergeschnittenen Serie verglichen und daran einige kleinere Verbesserungen vorgenommen. So entstand die Abbildung auf Fig. 13.

Daraus geht hervor, dass das jederseitige Tracheenrohr nicht zylindrisch ist, sondern mehrere Ausbuchtungen aufweist, die aber infolge der harten Tracheenwand beständig sind. Von dem engen Stigma an erweitert sich das Rohr ampullenförmig (s), wobei die Längsachse der ovalen Ampulle von ventral- nach dorsalwärts zu gerichtet ist. Dann engt sich das Rohr ein, um sich gleich wieder zu erweitern; an dieser Stelle liegt die zylindrischrunde Querverbindung (q). Von der Einengung an ist nun das Tracheenrohr mit seiner Längsachse nach oralwärts zu gerichtet. Die Erweiterung vor dem Quergange nimmt noch etwas bis zum vorderen Ende (o) des Rohres zu. Unrichtig ist die Angabe Bertkaus, dass dieses Rohr in den Cephalothorax hineinreichen würde, denn es endet noch im Abdomen. Das vordere Ende ist nicht, wie es auch bei Mac Leod für *Argyroneta* heisst, knopfförmig abgerundet, sondern zieht sich in zwei

Zipfel aus. Der ventrale dieser ist kürzer und endet abgestutzt, der dorsale (f) ist länger, birnförmig und endet mit zwei kleineren Zipfeln.

Aus der Ampulle am Stigma setzt sich auch ein analwärtsiges Rohr fort (h), doch ist dieses nur ganz kurz. In dasselbe mündet eine grosse Zahl von zylindrischen, unverzweigten schmalen Tracheenröhrchen, die somit einen Büschel vorstellen. Sie sind insofern nicht gleichlang, als ein Teil von ihnen (Fig. 1h) sich noch weiter analwärts erstreckt, bald aber in ventraler Lage endigt. Die Angabe Bertkaus ist somit unrichtig, nach welcher diese Röhrchen bis in die weitesten Gegenden des Abdomens reichen würden, etwa wie bei Caponiden, im Gegenteil, der weit grösste Teil des Abdomens ist völlig tracheenleer (Fig. 1).

Die quastenförmigen Tracheenbüschel, wie vorher zylindrisch und unverästelt, besetzen weder die Röhre, noch den Quergang, sondern nur das oralwärtige Ende des Tracheenrohres (r und bt). Sie sind kürzer und länger. Die kurzen enden vor den Lungen im Abdomen unter den dorsal gelegenen Eingeweiden, ohne zwischen dieselben einzudringen. Die mittelständigen vereinigen sich zu einem Bündel und dieses Bündel (bt) zieht durch das Stielchen in den Cephalothorax (Fig. 1 bt). Hier liegen die vielen Röhrchen in einem dichten Bündel von oralem Querschnitt (Fig. 25 bt), zuerst über dem Darm (d) und der Aorta (ao). Das Bündel wird hier sogar von einer Kreisschicht (h) von Fasern umhüllt, in welcher aber auch der Darm drin liegt. Bald darauf aber ändert sich die gegenseitige Lage und Darm und Aorta durchsetzen das Tracheenbündel, um dann im Cephalothorax über demselben zu lagern (Textfig. 5 A d, ao).¹⁾

Schon in der Gegend des vierten Beinpaares beginnt das Tracheenbündel sich etwas zu lockern, die Umhüllung fehlt hier (bt). Es liegt das Bündel hier ventralwärts dem Integument fest an, dorsalwärts reicht es bis zu dem Darm. Hier vereinigen sich eine grössere Zahl von Tracheenröhrchen jederseits zu mehreren weiteren Röhren (t). An dem Beinpaar jederseits vereinigen

¹⁾ Dabei wäre zu berichten, dass bei *Dysdera* die Aorta zu Beginn doppelt ist, die Äste umgreifen den Darm und vereinigen sich unter ihm zu einem einheitlichen Blutgefäss, das erst zwischen viertem und drittem Beinpaar sich wieder gabelt.

sich mehrere Röhren, neun bis zwölf, biegen nach koxalwärts zwischen die Muskulatur desselben und vereinigen sich dort zu

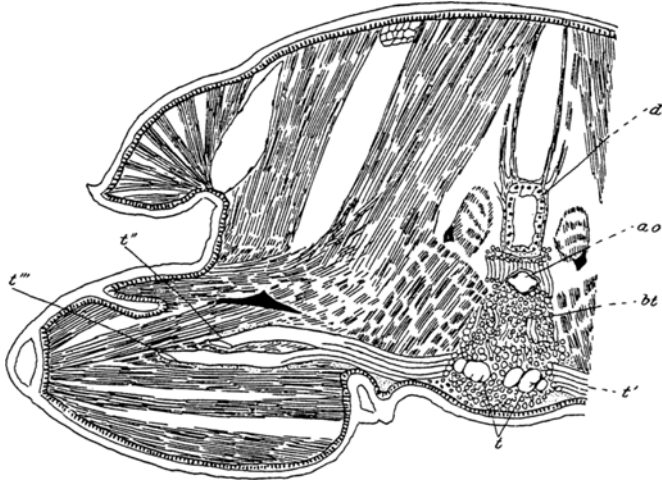


Fig. 5 A.

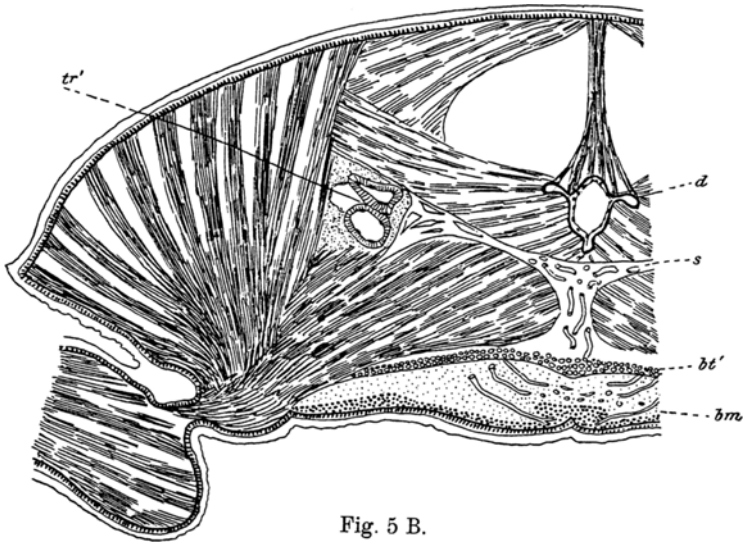


Fig. 5 B.

Dysdera rub. Zwei Querschnitte durch den Cephalothorax, B durch das vierte und C durch das dritte Beinpaar (IV b, III b). d = Darm; ao = Aorta; bm = Bauchmark; s = Querseptum; t = grössere Tracheenröhren, die sich durch Vereinigung feinsten Röhren des Brusttracheenbündels (bt) bilden, um allmählich zu den beiden mächtigen, nach kopfwärts ziehenden Seitenröhrenpaaren (tr') zu werden; t', t'', t''' Tracheen der Beine.

zwei mächtigen Tracheenröhren (t'' , t'''), welche dann bis in das dritte Glied des Beinpaares hineinreichen und ohne Äste abzugeben und an Weite einzubüssen blind endigen. Ähnlich entstehen die Tracheen auch des dritten Beinpaares (Fig. 1). Zwischen drittem und zweitem Beinpaar werden jene mediangelagerten Röhren (Textfig. 5 A tr) noch mächtiger (Fig. 1), bis sie zum Schlusse in der Höhe des zweiten Beinpaares jederseits zwei mächtige Röhren sind, die eine ganz laterale Lage einnehmen (Textfig. 5 B tr') neben dem Aortenaste. Die Struktur dieser zwei mächtigen Röhren ist, wie wir weiter unten sehen werden, eine andere geworden. Von der unteren dieser Röhren geht ein Ast in das zweite Beinpaar ab, doch besitzt dieser Ast die Struktur der feinen Tracheenröhren. Er teilt sich im Beine in zwei Äste. Die Fortsetzung der unteren Hauptröhre gelangt in das erste Beinpaar und zerfällt dort, nachdem die Struktur der Röhrenwand sich verändert, in zwei Äste. Diese verhalten sich in den zwei ersten Beinpaaren genauestens so, wie in den zwei hinteren. Die obere Tracheenröhre gelangt in die Palpen.

Die Verhältnisse der Tracheen im Cephalothorax sind somit wesentlich andere, als sie Bertkau geschildert hat.

Nicht alle Tracheenäste gehen in die Gliedmassentracheen auf, vielmehr biegen die ventralen in der Gegend des dritten Beinpaares, wo sich schon das Bauchmark befindet, nach unten und bilden dann über das Bauchmark (Textfig. 5 B bm) eine zwei oder drei Lagen dicke Schicht (bt'). Fortwährend biegen einzelne Röhren in das Bauchmark ein, bis in der Nähe des Gehirns sie alle dort hineingelangt sind. Das Bauchmark ist dann völlig durchsetzt von unverästelten blind endigenden Tracheenröhrchen, eine Erscheinung, die bei Spinnen ohne Vordertracheen, ganz gleich ob bei Orbitaliden oder anderen, nie der Fall ist, denn dort werden die Tracheen durch Bluträume ersetzt. Während also bei den Spinnen — die *Argyroneta* verhält sich auch so — mit Vordertracheen der Cephalothorax stark tracheeisiert erscheint, bleibt der weit grösste Teil des Abdomens tracheefrei im Gegensatz zu den Caponiden.

Der Bau der Vordertracheen verdient eine besondere Besprechung. Die breite Wand der beiden Hauptröhren sowohl wie die der Querverbindung der Vordertracheen im Lungen-

bereiche fallen auf Schnitten durch ihre gelbe Farbe auf, genau wie die Wände der Lungenatemhöhle, denn im wesentlichen zeigen sie auch den gleichen Bau. Von einem Plattenepithel mit deutlichen Zellkernen (Fig. 23 o) erheben sich senkrechte Säulchen (m) und diese vereinigen sich dem Lumen der Röhre zugekehrt netzförmig (n) arkadenartig. Hier an diesem freien Ende der Wand erfolgte eine weitere Differenzierung, die in der Wand der Lungenatemhöhle in so hohem Grade nicht eintritt. Im arkadenförmigen Netze entstehen hier nämlich Längsbalken, die eine ansehnliche Breite aufweisen und untereinander sich zu einem Netze verbinden (Fig. 22). Die Netzmaschen sind entsprechend der Balkenrichtung der Röhrenlängsachse nach orientiert und das Ganze ist als die Weiterentfaltung des Chitinnetzes in der inneren Seite der Lungenatemhöhlenwand zu betrachten. Hierdurch ist wie dort die Wand der Atemröhren höchst resistent. Wie Bertkau und Lamy in der Wand dieser Röhrenwände Spiralfäden sehen konnten, ist mir völlig unverständlich.

Viel einfacher als die schwammigen Gefüge der Hauptröhrenwände sind jene der sich nie verästelnden, bis zu ihrem Ende gleichweiten büschelförmig angeordneten Tracheenröhrchen gebaut. Sie sind glashelle, doch etwas sich tingierende, nach der angewandten technischen Methode strukturlose Röhren mit eingelagerten platten Zellkernen. Diese färben sich gut, doch konnte ich nie ein färbbares Protoplasma um die Zellkerne herum beobachten (Fig. 33 r). Sie sind durchaus elastisch und erscheinen nie zusammengedrückt, stets mit offenem kreisrundem Lumen. Sie öffnen sich dann in das chitinöse Schwammmark der Hauptröhre (R), indem ihre Wand in die zellkernreiche äussere Lage der Röhrenwand der grossen Röhren übergeht. Es besteht aber auch an den Stellen, wo Röhrchen von den Hauptröhren, fest nebeneinander gelagert, doch Blutzellen zwischen sich einlassend, abtreten, das schwammige Balkengefüge in der Wand der Hauptröhre. Nur fehlt dann hier die innere Lage des groben Balkennetzwerkes und ist die Wand der Hauptröhre hier auch niedriger. Es liegen wie gesagt die Röhrchen sehr fest aneinander und parallel zueinander verlaufend, dabei sind ihre Grenzen gegeneinander gut erkenntlich bis zur Stelle, wo das Brusttracheenbündel im Stielchen von einer Hülle umgeben wird (Fig. 25). Hier gelang es mir auch bei starker Vergrösserung nicht, Grenzen

zwischen den Röhrcchen zu erkennen (Fig. 28) und diese scheinen hier untereinander verwachsen zu sein. Dies ändert sich aber sofort nach Eintritt des Tracheenbündels in den Cephalothorax, wo dann dieselben Verhältnisse bestehen wie im Lungenbereiche.

Wenn diese feinen Röhrcchen im Cephalothorax sich zu weiten Röhren zusammensetzen, so erfolgt dies auf die Weise, dass diese Röhren eine zellkernreiche Wand behalten, von welchen Zellen aus durch Zellfortsätze im Lumen der Röhren ein Netz entsteht (Fig. 27). So sind auch sämtliche Extremitätentracheen unbeschadet ihrer Weite gebaut. Wenn dann diese Röhren in die beiden Haupttracheen jederseits im Cephalothorax zusammenfliessen, ändert sich dieser Bau. Die Wände dieser Haupttracheen bestehen zu äusserst aus einer ganz platten Zellenlage (Fig. 26 r), von welcher aus feine Fortsätze nach dem Lumen zu ein Netzwerk ohne Zellkerne bilden (n). Dieses den grössten Teil der Tracheenwand vorstellende Netz geht dann dem Lumen zu in eine Zellenlage über (r'), deren Elemente mit ihren verzweigten Fortsätzen eben das Netz bilden. Es sind grosse schöne Zellkerne mit nur wenig färbbarer Protoplasmaumrandung. Die dem Lumen zugekehrten spärlichen Fortsätze dieser Zellen vereinigen sich im Lumen der Röhre zwar auch zu einem allerdings weitmaschigen Netze (l), allein dieses Netz ist auf den Präparaten in der Regel vielfach durchrissen. Dies erklärt sich auf folgende Weise. Diese Röhren sind äusserst dehnbar, doch ein gewisses Minimum bei der Zusammenziehung erreichend, geben sie dann nicht mehr nach, sondern bleiben dann resistent und die Tracheen können nie zusammenfallen. Von diesem Minimum an ist aber die Dehnbarkeit ganz gewaltig gross. Ich habe bei den kleinen Exemplaren, die zwecks Einbettung in Xylol gelegt waren, Luftblasen nicht nur in den Haupttracheen des Cephalothorax, sondern auch in den Extremitätentracheen gesehen, deren Querschnitt jenen der Trachee sogar um das Fünf- und Sechsfache übertrafen. Normalerweise im Leben wird eine solche Blasenbildung nie erfolgen und wäre verderblich, wenn aber Luft sich in den Tracheen findet bei der Abtötung in Formalin aber gewisse Teile der Tracheen früher die Erhärtung erfahren, so sammelt sich eben die Luft in grossen Blasen an jenen Stellen, die noch zurzeit nachgiebiger sind. Dieser enorme Druck wird das Netz im Lumen der Trachee durchrissen haben.

Die Vordertracheen der Spinnen erfuhren im Laufe der Phylogese mannigfaltige Umwandlungen. Bei *Dysdera*, *Argyroneta*, und nach Bertkau auch bei *Segestria*, dann bei den *Oonopsiden* nach Lamy und den *Caponiden* nach Simon und Purcell, erhielten sie sich nicht nur, sondern entfalteten sich im Cephalothorax zu einem mächtigen System. Dabei schwanden andere

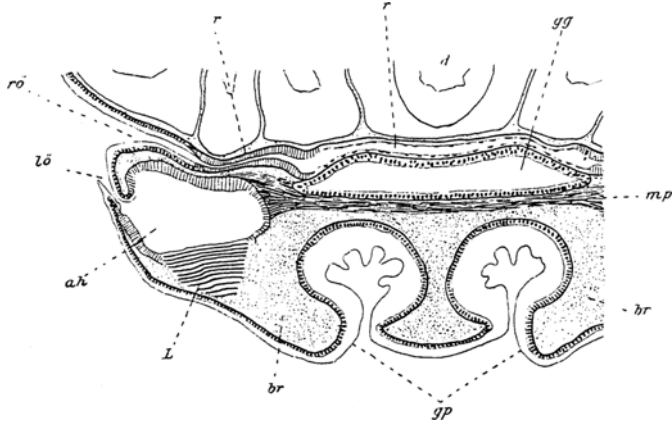


Fig. 6 A.

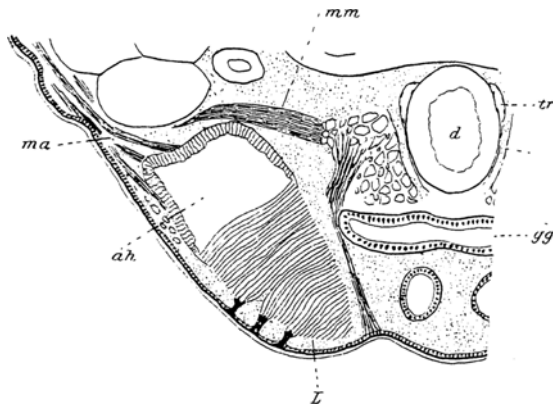


Fig. 6 B

Clubiona atr. Querschnitt A durch die Lungenmündung, B etwas weiter nach mundwärts zu. d = Darm; r = mittlerer, r' = seitlicher Teil des vorderen Tracheenpaares (hier Querganges); rö = Öffnung; gg = Genitalgang; Blutraum (br) punktiert; gp = Genitalpapille; L = Lunge; ah = deren Mündung und Atemhöhle ah; mp = Quermuskel; ma = medianer, sm = seitlicher Lungenmuskel; tr = der in den Cephalothorax sich begebende Hauptgang der Analtrachee.

Tracheenpaare bei diesen Dipnoern vollständig. Bei den Mygaliden nun haben sie sich — ich zweifle nicht im geringsten daran — zum zweiten Lungenpaar umgeformt, bei allen anderen Dipneumonon aber als die obigen — vielleicht auch noch andere, daraufhin verhaltenden — haben sie sich rückgebildet, mit Beibehalt eines letzten Restes. Diesen fand ich bei vielen, so bei Clubiona, Lycosa, den Thomisiden, Meta, Agiroke und Epeira und ich zweifle nicht, dass die meisten Dipneumonon sie besitzen, obgleich manche, wie die Attiden, sie völlig eingebüsst haben.

Es befindet sich da ein Querkanal in gleicher Querebene mit der Lungenmündung, der (Textfig. 6 A r) zwischen dem Darm (d) und der Leber und dem einheitlich gewordenen Genitalgang (gg) gelegen ist (r). Jedesmal öffnet sich dieser Querkanal (rö) in gleicher Höhe mit der Lungenmündung (lö) mit einem äusserlich nur selten wahrnehmbaren Stigma (Fig. 3 rö) nach aussen. Es treten aber nie Äste, welcher Art sie auch immer sein mögen, von diesem Querkanal ab, darüber haben mich nicht nur Quer-, sondern auch Längsschnittserien belehrt.

Dieser Querkanal zeigt nun zwei Modifikationen in seinem Bau. Bei Clubiona und Lycosa sind die beiden Enden des Rohres (Textfig. 6 A r) bezüglich ihrer Wandstruktur genau so gebaut,

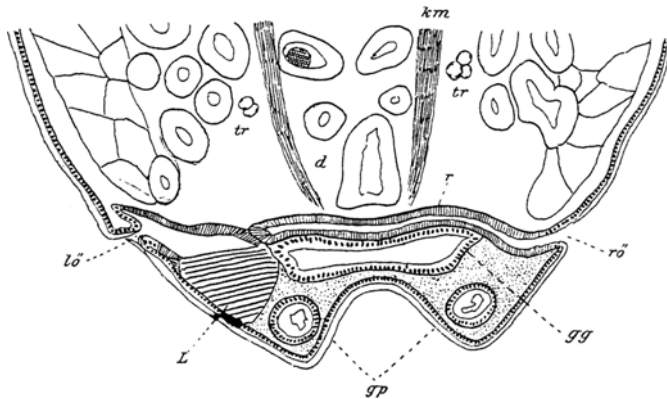


Fig. 7.

Meta seg. Etwas horizontal geneigter Querschnitt durch die linke Lunge (L); (die rechte, da der Schnitt auch etwas nach rechts neigt, nicht getroffen) und die Genitalpapille (gp); km = langer Körpermuskel; tr = die über der Lunge endenden Enden der Analtracheen; d = Darm; gg = Genitalgang; r = Quergang oder der Rest des vorderen Tracheenpaares; rö = dessen rechte Öffnung; lö = Lungenöffnung.

wie die Hauptröhren der Vordertracheen der Dysderiden, allein das dazwischen gelegene Stück (r) besitzt nur ein Plattenepithel und zeigt etwa den Bau der Röhren der Dysdera. Diesem Verhalten im Gegensatz, ist die ganze Querröhre bei Meta (Textfig. 7 r) so gebaut, als die beiden Enden obiger Formen, d. h. wie die Hauptröhren von Dysdera.

Ein drittes Stadium der Rückbildung zeigt aber die Gattung Epeira. Bei dieser Gattung ist jenes bei Clubiona und Lycosa schon sich rückenfaltende Mittelstück der Röhre völlig verschwunden und es erhalten sich nur die beiden Endstücke (Textfig. 2 C r) mit ihrer Mündung (Textfig. 3 B rö) unter dem Lungenstigma (lö). Freilich sind diese Reste bei Epeira so gebaut wie die Hauptröhren der Vordertracheen bei Dysdera, und befinden sich also in voller physiologischer Dignität.

D. Die Hintertracheen und ihr Bau.

Die Hintertracheen haben ihre Stigmata, die aber bei den meisten Spinnen einheitlich geworden sind, vor den Spinnwarzen. Darum könnten sie auch Analtracheen heissen. Die beiden Tracheensysteme — Hintertracheensystem und Vordertracheensystem — werden von keinem der Autoren genügend auseinander gehalten. Am ausführlichsten ist das Vordertracheensystem von Bertkau und Lam y durchforscht. Es zeigt nach ersterem „so grosse Verschiedenheiten, dass sich kaum etwas Allgemeines darüber sagen lässt“. Nach Lam y modifizierte sich das Tracheensystem polyphil nach den Familien. All dies fand ich allerdings nicht.

Leider hat auch hier Bertkau „spiralfädige“ Tracheen gefunden — wie denn auch Lam y diesem Irrtum anheim fiel — wo doch solche ebensowenig bestehen als im Vordertracheensystem. Sie zeichnen sie sogar und Bertkau hat selbst den Spiralfaden abgerollt (6). Allerdings hat er auch nicht spiralfädige Tracheen beschrieben. Ich will bei der Beschreibung bei jeder bezüglichen Form die Befunde Bertkaus vorausschicken. Eine hohe Entfaltung des Hintertracheensystemes zeigt die Gattung Clubiona und Lycosa. Bei diesen zwei Gattungen wie bei vielen anderen auch sollen nach Bertkau von den vier Tracheenröhren, die von dem einheitlichen Stigma nach oralwärts zu abgehen, die zwei lateralen untereinander verwachsen sein, so dass

dann eigentlich nur zwei Tracheen vom Stigma abgehen würden. Dies kann ich aber nicht bestätigen. Am Stigma (Fig. 2) sind allerdings alle vier Röhren verwachsen, allein von da an sind sie voneinander getrennt. Die beiden äusseren Röhren (T') erreichen das Lungengebiet nicht, doch gelangen sie in dessen Nähe. Sie geben zwei oder drei lateralwärtige Äste ab, die gleich dem Hauptraum, ohne weitere Verzweigung gleichweit bleibend bis zum Schlusse, dann blind endigen. Anders die zwei inneren Tracheen (T), die etwas breiter als die äusseren sind. Sie liegen wie überall lateralwärts dem Darm zu und zerfallen etwa in der Mitte des Abdomens in drei Äste, die aber ganz fest beisammen bleiben und zum Schluss, wenigstens bei *Clubiona*, sich verflechten. Die zwei inneren Äste gelangen auf diese Weise nach aussen von den früher äussersten, erreichen so die Lungengegend und enden dorsalwärts von der Lunge (L) in einem Büschel oder treffender in einer Quaste von parallel zu einander verlaufenden, gleichlangen, völlig unverzweigten und überall gleichweiten Ästen, deren Zahl an jeder Quaste wohl acht bis zehn betragen dürfte. Der dritte Ast zieht etwas oberhalb und seitlich vom Darm gelegen in das Stielchen und durch dasselbe hindurch in den Cephalothorax. Dann wendet sich jedes von ihnen dort etwas nach auswärts und zieht lateral und oberhalb von jedem Aortenast (auf der Figur mit unterbrochener Linie) bis zum ersten Fusspaare. Bei jedem Fusse gelangt ein Ast in ein Bein und zerfällt dort in zwei gleichweite unverzweigte Nebenäste, die aber nur in das dritte Fussglied eindringen und bald darauf dort blind enden. Sie liegen dort der ampullenartig erweiterten Fussarterie (Fig. 8 bg) fest an (t) und diese Erweiterung des Blutgefässes wird sicherlich durch das Verhalten der Tracheen bedingt.

Dass ein Ast aus der Trachee als Endsack des Tracheenstammes in die Palpe gedrungen wäre, habe ich auch an Schnittserien nicht beobachtet. Auch gibt es keine weiteren Tracheenäste, die etwa mit dem Zentralnervensystem in Beziehung stünden, letzteres ist vielmehr vaskularisiert. Überhaupt sehen wir hier, dass der geringern Entfaltung des Tracheensystems im Cephalothorax im Gegensatz zu *Dysdera* und *Argyroneta* eine höhere Entfaltung des Blutgefäßsystems entgegensteht.

Eine ebenfalls starke Entfaltung des Hintertracheensystems zeigen die Krabbenspinnen (untersucht wurden *Thomisus citreus*

und *Synaema globosa*). Bei diesen fand Bertkau nicht nur fortschreitende Verkümmernng des Hintertracheensystems, sondern auch eine räumliche Reduzierung des ganzen Apparates. Von all dem habe ich nichts gesehen und muss im Gegenteil behaupten, dass das Hintertracheensystem bei den Thomisiden auf einer sehr hohen Stufe der Entwicklung steht. So fand dies auch Lamy, der freilich wie in den meisten Fällen wo es sonst vorkommt, die Tracheen in den Cephalothorax hinein nicht verfolgt hat. Dabei zeigt es sich, dass die beiden Stigmen noch gar nicht vereint sind miteinander. Wie bei vielen anderen Spinnen, so befinden sich auch in dieser Familie mehrere Paare, hier fünf, von runden integumentalen Verdickungen, medioventralwärts am Abdomen hinter der Lunge beginnend (Textfig. 3 p). Dabei liegen diese runden Integumentalverdickungen, die schon öfters als zurückgebildete Stigmata gedeutet wurden und nach der Ontogenese auch sind (Purcell), stets zu vieren in einem Quadrat. Zwischen jedem Quadrat fehlen diese Gebilde und die letzten zwei Punkte des analen Quadrates bilden die Stigmata der beiden Hintertracheen, genauestens vor den Spinnwarzen. Sie liegen durchaus nicht fest beisammen. Von ihnen geht je eine Trachee aus, die sich alsbald in einen äusseren (T') und einen inneren Ast (T) spaltet. Der äussere Ast hört, nachdem mehrere unverzweigte Äste abgegeben wurden, hinter dem Lungengebiet auf. Der innere Ast, dem Darm anlagernd, gibt anfangs keine Äste ab, dann aber in nächster Nähe zwei, einen inneren und einen äusseren. Der innere endet unverzweigt, der äussere zerfällt quastenförmig in etwa sechs Äste, die parallel verlaufen und fest beisammen liegen und hinter der Lungengegend blind enden. Der Hauptstamm der inneren Trachee aber gerät in gleicher Lage wie bei den früheren Formen in den Cephalothorax, um sich dort genau so zu verhalten wie bei Clubionen und Lycosen.

Eine andere Spinnenform, die gleichfalls kein Netz macht und in die Nähe der Thomisiden gestellt zu werden pflegt, ist *Tibellus*,¹⁾ aber mit langgestrecktem Abdomen. Bei dieser Form findet sich nur ein Stigma, von dem die vier Tracheen ausgehen.

¹⁾ Über das Leben dieser Form scheint wenig bekannt zu sein. Ich fand das Weibchen zu mehreren Malen (das Männchen ist mir unbekannt) auf der Wanderung mit dem Eierkokon im Munde im Mai und Juni, den das Tier unter keinen Umständen freigegeben wollte.

Die äussere Trachee (Fig. 4 T') verhält sich etwa wie bei Thomisiden, die innere gibt Äste wohl ab (T), besitzt aber den quastenförmigen Ast jener Formen nicht. Die Fortsetzung der Trachee gelangt in den Cephalothorax und verhält sich dort genauestens wie bei den bisher beschriebenen Spinnen.

Die Verhältnisse der Hintertracheen der Attiden, *Epiblemum salticum* und *Attus saxicola*, welche zwei Formen auf Felsen ich öfter zusammen fand, sind dieselben wie jene von *Clubiona*, *Lycosa* und *Thomisus*, doch kenne ich die Verhältnisse bei der Kleinheit der Objekte nur von Schnittserien her. Das Stigma (Textfig. 8 st) ist einheitlich, die äussere Trachee verhält sich wie bisher. Die dem Darm jederseits anliegende innere Trachee (T) gibt neben anderen Ästen einen Quastenast ab (tb), der dem langen Körpermuskel fest anlagernd hinter der Lungengegend mit bis 20 und

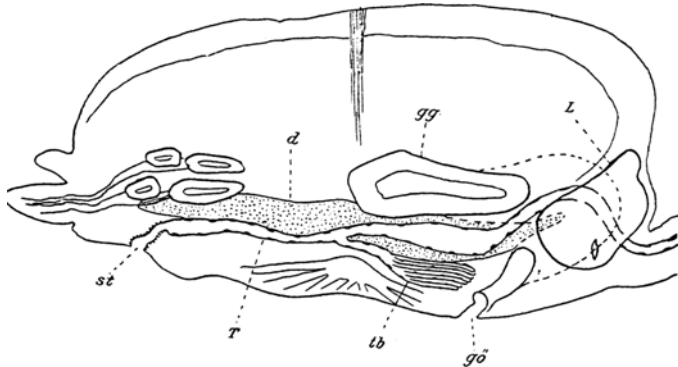


Fig. 8.

Epiblemum scen. Sagittaler Längsschnitt durch das Abdomen, die Analtrachee (T) treffend. st = deren Stigma; tb = deren büschelförmig endender Ast ventral vom Darne (d); gg = Genitalgang, dessen Endstück medianwärts von der Lunge (L) mit unterbrochener Linie; gö = Genitalöffnung.

mehr blinden gleichlangen Ästen endet. Die Haupttrachee zieht in gleicher Lage weiter, doch verbreitert sie sich derartig, dass sie als abgeplattetes Gebilde die ganze halbe Seitenwand des Darmes bedeckt und oben und unten sich mit jener der anderen Seite berührt (Fig. 29 T). In der Lungengegend wird die Haupttrachee wieder schmaler, nachdem sie sich vom Darne lateralwärts entfernt hat und gerät dann durch das Stielchen in den Cephalothorax, um dort sich genau so zu verhalten wie bei den obigen Gattungen, d. h. Äste in die Beinpaare entsendend.

Ein etwas anderes Verhalten zeigt sich bei *Phyllonethis lineata* (Fig. 5), einer Form, die vagant ist, kein Netz baut, allein zeitweilig, sowohl das Weibchen als auch das Männchen symbiotisch im Netze von *Theridium tinctum* Walcker lebt. Diese Beobachtungen habe ich selbst gemacht und teile sie aus ganz bestimmten Gründen hier mit. Dieses *Theridium* gehört hier im Heidelberger Walde zu den gewöhnlichsten Spinnen. Im Monat Juni fand ich nun öfter *Phyllonethis* in der Einzahl auf dem unregelmässigen Netze des öfter auch unter sich gesellig lebenden *Theridiums* in nächster Nähe der Nestspinnerin. Die *Phyllonethis* ist grösser und kräftiger als die Gastgeberin. Ich beobachtete, und habe selber durch Einlassen grösserer Dipteren in das Nest Versuche angestellt, dass, sobald ein grösseres Insekt in das Nest gerät, das das Netz gefährden könnte, das *Theridium* sich sofort zurückzieht, *Phyllonethis* sich aber sogleich auf diese Beute stürzt. Es ist nun klar, dass *Theridium* den Gast duldet, weil es von ihm Nutzen zieht und dieser die gute Gelegenheit ausnützt, um zeitweilig symbiotisch zu leben. Heute, Mitte Juli, als ich diese Zeilen schreibe, ist *Phyllonethis* aus den Netzen des *Theridium* verschwunden. *Phyllonethis* ist also vagant, aber schmarotzt zeitweilig und dies ist für unsere Betrachtungen wichtig.

Es findet sich bei *Phyllonethis lineata* ein vereinigtcs Stigma in gewöhnlicher Lage (Fig. 5) von dem vier Tracheen abgehen. Die äussere Trachee (T') geht stark lateralwärts, gibt keine Äste ab und endigt, ohne die Lungengegend zu erreichen, blind. Die innere Trachee (T) hat auch keine Äste bis zur Lungengegend, wo sie einen kurzen Ast nach aussen sendet und blind endigen lässt. Der Hauptstamm aber gelangt in den Cephalothorax und versieht die Extremitäten mit Ästen.

Bei *Tegenaria domestica* mit einheitlichem Stigma (Fig. 6) ist die äussere Trachee (T') nur kurz und endigt gegabelt. Die innere Trachee (T) gibt im hinteren Abdomenabschnitt einen Ast ab, der kurz darauf gegabelt endigt und setzt sich dann bis in die Lungengegend fort, um dorsal von der Lunge in einer Quaste von etwa vier Ästen aufzuhören. Es gelangt also bei *Tegenaria* keine Fortsetzung des Stammes in den Cephalothorax und dieser ist völlig tracheenlos.

Ähnliches, doch einfacheres Verhalten weist die *Orbitalidae* *Meta segmentata* auf. Von dem einheitlichen Stigma gehen vier

Tracheen ab und zwar nahe beisammen am Darm gelegen, in zu-einander parallelem Verlaufe (Fig. 7). Die äussere Trachee erreicht ohne auch nur einen Ast abgegeben zu haben die hintere Lungengegend, um dort dann blind zu endigen. Auch die innere Trachee ist astlos (T), gerät aber bis in die vordere Lungengegend, macht dort Schlängelungen nach innen und endigt blind.

Für kleinere Arten der Gattung *Epeira*, dann für *Theridium* und *Zilla* gibt Bertkau und Lamy eine Verschmelzung der inneren beiden Tracheen an, doch sind diese Tracheen dann ganz kurz und breit, die äusseren länger. Ich will, da ich weder kleinere Arten der Gattung *Epeira* untersucht noch die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Theridium* und *Zilla*

verfolgt habe, diese Angaben nicht bezweifeln, allein für grosse *Epeirae* wie *E. diadema*, *cornuta* und *marmorea* kann ich behaupten, dass die diesbezüglichen Verhältnisse anders liegen. Es besitzen diese ein einheitliches Stigma (Textfigur 9 st), von dem aber nur ein einheitlicher Blindsack (T) abgeht, der kurz darauf endigt unter den glasigen Ausführgängen der dunkeln Spinndrüsen (dg). Bei diesen Formen hat sich

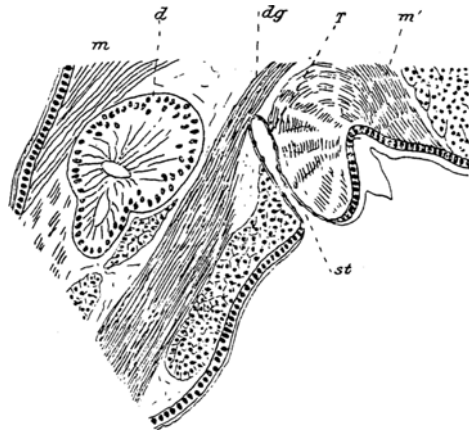


Fig. 9.

Epeira diad. Laterosagittalschnitt, das Stigma (st) der ganz rudimentären Anltrachee (T) treffend; m m' = Muskeln; d = helle Spinndrüse; dg = Gänge der dunkeln (chromophilen) Spinndrüsen.

somit das Hintertracheensystem bis auf einen geringen Blindsack und dem Stigma völlig rückgebildet. In geringerem Grade hat Lamy diese Rückbildung ja auch verfolgt.

Nach meinen Befunden zeigt das Hintertracheensystem somit drei verschiedenartige Zustände, was mit der lebhaften beziehentlich sesshaften Lebensweise zusammenhängt. Da sahen wir denn, dass bei ausgesprochen vaganten Formen ohne Netz wie *Lycosa*, *Clubiona*, die Attiden und Thomisiden das

Hintertracheensystem stark entfaltet ist. Es versieht auch den Cephalothorax und macht das Vordertracheensystem anderer vaganter Formen überflüssig. Aber schon bei Spinnen mit auch nur zeitweilig sesshafter Lebensweise wie *Phyllonethis* verschwindet die Verästelung der Tracheen. Bei Formen endlich, die zwar nächtliche kurze Streifzüge, vielleicht mehr aus anderen Gründen als wegen der Beute, ausführen, sonst aber sesshaft sind, wie *Tegenaria domestica*, rückbildet sich der cephalothorakale Teil des Tracheensystems völlig. Andererseits sehen wir, dass ein lebhafteres Verhalten einer Netzspinne, der *Meta segmentata*, die sich nie im Netze aufhält und bei der geringsten Gefahr aus der Nähe des Netzes in ein Versteck flüchtet, sich das Hintertracheensystem, wengleich reduziert, zu erhalten vermag, indem es bei anderen bequemen Formen, wie die grossen Epeiren, sich völlig rückbildet.¹⁾

Diese Reduktion ist somit nur die Folge der allmählich erlangten Lebensweise. Eine vagante Lebensweise erfordert aber ungemein mehr Arbeit, folglich auch einen höheren Stoffwechsel als eine sesshafte und hierin sehe ich eben den Grund für die Reduktion des Tracheensystems, wobei allerdings auch der Umstand in Betracht kommt, dass die Vergrösserung der Lunge bei den Epeiren eine gewisse Kompensation gewährt für das ausgefallene Tracheensystem. Diese Fragen sollen weiter unten noch einmal besprochen werden und hier möge die Erörterung der Struktur des Hintertracheensystems Platz finden. Eine Spiralfadenbildung an den Tracheen gibt es auch hier nicht, darin haben sich Bertkau und Lamy geirrt.

Bei allen von mir untersuchten Formen besteht der Eingang am Stigma aus einem platten weiten Abschnitt, von dem dann die Tracheenröhren abgehen. Dieser gemeinsame Abschnitt, insofern die beiden Tracheen schon vereinigt sind, weist zwei Teile auf, einen hinteren und einen vorderen. Erstere (Fig. 32, a) Wand wird von kubischen Epithelien gebildet, wobei die dorsale Seite besser färbbare Zellen, aber keinen cuticularen Überzug besitzt, der der unteren Wand zukommt. Die Oberfläche dieser Cuticula ist sogar rauh, was bis zur Haarbildung führen kann. Vielleicht dienen diese zur Abhaltung von staubförmigen Unreinlich-

¹⁾ Dies ergibt sich auch bei aufmerksamer Verfolgung der Ergebnisse L a m y s.

keiten, die mit der Atemluft in die Tracheen gelangen könnten. Der hintere Abschnitt geht in einen gleichfalls kurzen vorderen über (b), deren Wände von einem Plattenepithel gebildet werden. Eine Cuticula fehlt auf diesem.

Die einzelnen Tracheen erweitern sich, bis sie schliesslich auch die von früheren Forschern erkannte abgeplattete hohe Bandform erreichen. Mit diesem Beginn ändert sich auch die Struktur. Die die Wand bildenden Epithelzellen (v) senden zahlreiche Fortsätze nach dem Inneren der Röhre und diese Fortsätze vereinigen sich zu einem Netzwerk, auf welche Weise die Höhlung der Tracheen von einem spongiösen Gerüst, das keine Zellen enthält, ausgefüllt wird (c).

Diese Struktur erhält sich dann während des ganzen Verlaufes der Tracheenröhren. Es erscheinen die grossen Tracheenstämme als abgeplattete, mit der grösseren Querachse nach dorsalwärts gestellte, wie wir wissen, an der Seite des Darmes — ich halte mich an die inneren Stämme — gelegene Bänder (Fig. 31) und bestehen aus einem Netzwerk, das von jenem zu Beginn der Trachee sich dadurch unterscheidet, dass jetzt auch in dem das Lumen ausfüllenden Netzwerk Zellen vorhanden sind.

Man sieht an der Peripherie mehr weniger grosse Zellen, die sich intensiv färben und das Protoplasma in gewöhnlicher Weise zeigen. Demgegenüber fehlt an dem inneren Netzwerk diese Körnelung um die hier nur kleinen Zellkerne (z) herum. Es erscheint dieses Netz glänzend und homogen und nimmt keine Färbung an. Dadurch stechen die grossen Randzellen besser ab. Nur selten reicht dieses Netz bis zur Peripherie, dort die grossen Zellen ersetzend oder gelangen solche Zellen mehr zentralwärts wie in dem abgebildeten Falle auf der rechten Seite. Stets sind die beiden Kanten (o, u) nur von den grossen Zellen eingenommen. Die Netzfäden, wenn man die Bezeichnung hier verwenden darf, sind von verschiedener Breite und die Maschenräume sehr ungleich gross. Ein weiterer Überzug um die Trachee ist nicht vorhanden, sondern die Tracheen werden, insofern sie nicht dem Darne fest anliegen, von allen Seiten direkt vom Blute umspült. In den beiden Enden der Tracheen, in ihren Endästen (Fig. 30) ist das Schwammnetz zwar weniger dicht, doch habe ich nie gefunden, dass es fehlen sollte und dann diese Endäste etwa so gebaut wären, wie jene des Vordertracheensystems, d. h. nur aus einer

platten Zellschichte, einem Endothel bestehend. Es erhalten sich die randständigen grossen Zellen, an Umfang zwar abnehmend, und verbinden sich untereinander lumenwärts, allerdings oft, auf dem Schnitte wenigstens, durch unverästelte Fortsätze. Ich habe schon erwähnt, dass bei *Epiblemum* vorn diese inneren Tracheenstämme so breit werden, dass sie dann zu beiden den Darm vollständig umfassen (Fig. 29 T, T). Aber auch da sieht man keine weitere Veränderung in der Struktur der Trachee. Zu einer ähnlichen starren Wandbildung wie in den beiden weiten Röhren und den sie verbindenden Querröhren des Vordertracheensystems gelangt es in den Hauptstämmen des Hintertracheensystems nie, was die beiden Systeme strukturell eingermassen voneinander unterscheidet.

Ist nun dieses Wabensystem der Tracheen, dieses Schwammgerüst etwa starr und chitinisiert? Eine gewisse Chitinisierung im chemischen Sinne mag ja, insofern die grossen Zellen nicht in Betracht kommen, wohl vorhanden sein, doch ist jenes Netz höchst dehnbar, ebenso wie jenes im Cephalothorax wie das der mit Vordertracheensystem versehenen Dipneumonēn. Man findet nämlich öfter Luftblasen im Tracheensystem gehärteter Tiere, so dass dann eine Perlschnurform entsteht (Fig. 4, 34) und die Grösse dieser Luftblasen zeigt deutlich genug an, wie dehnbar dieses Gewebe ist. Besonders im Stielchen sind öfter jederseits grosse Luftblasen vorhanden bei konservierten Tieren, so dass dann die beiden Tracheen hier blasenartig vorspringen, nach Durchschnitt eines Beinpaars aber sofort verschwinden.

E. Die Atmungsorgane anderer Arachnoiden.

Um das allgemeine Bild zu ergänzen, untersuchte ich auch die diesbezüglichen Verhältnisse bei anderen Abteilungen der Arachnoiden, doch nur für einzelne Formen und zwar insofern diese mir als die geeignetsten erschienen. *Scorpio*,¹⁾ da wir hier ja bezüglich der Lungen die ursprünglichsten Verhältnisse voraussetzen müssen, und auch die grosse Zahl auf primäre Verhältnisse hinweist, die Phalangiden wegen ihrer eigenartigen Entfaltung des Tracheensystems und von Milben *Trombidium*, da

¹⁾ Das Material hierzu verdanke ich der Liebenswürdigkeit meines alten Freundes Herrn Professor K. Grob ben und möchte ihm auch hier dafür meinen innigsten Dank aussprechen!

ich bei einer freilebenden Form dieser Abteilung auf ursprünglichere Verhältnisse hoffen durfte, als bei den schmarotzenden.

Bekanntlich sind bei den Skorpionen vier Paar Lungen vorhanden, je ein Paar in jedem der vier ersten Segmente des Proabdomens. Ihre Lage ist eine lateralwärtige. Tracheen fehlen vollständig.

Diese Lungen liegen so frei in dem sie von allen Seiten umgebenden Blutraum, dass man sie, im Gegensatz zu jenen der Spinnen, ohne Mühe bei gehärteten Tieren herauspräparieren kann (Fig. 35), wann sie dann deutlich zeigen, dass sie aus einer grösseren Zahl blätterförmig übereinander gelagerter Doppellamellen bestehen. Diese liegen horizontal und öffnen sich in eine verhältnismässig zu jener der Spinnen engen Atemhöhle. Dieses Verhalten wie das lockere Gefüge der Lunge im Körper weist ihnen ein viel grösseres Alter zu, als den Spinnenlungen zukommt. Über diese Lungen hat Berteaux (l. c.) am ausführlichsten berichtet. Nach ihm ist die Struktur dieselbe wie bei den Spinnen. Diesen Angaben hätte ich nur Weniges beizufügen, beziehentlich daran zu ändern, allerdings beziehen sich meine Angaben nur auf *Scorpio europaeus*. Zuerst möchte ich hervorheben, dass die Lunge mit der ventralen Integumentwand nicht so innig zusammenhängt als bei den Spinnen, vielmehr mit ihren nur durch lange feine Fäden, die sich auch vielfach verästeln und nichts anderes wie Ausläufer von Epithelzellen sind, in gleicher Weise wie bei den Spinnen. Entsprechend der Entfernung sind sie aber von bedeutend grösserer Länge als dort. Die nadelförmigen Säulchen der Luftkammern sind ungemein viel niedriger und zarter als die der Spinnen. So sind auch die Säulchen in der Blutkammer, d. i. Verbindungen zwischen Zelle und Zelle, äusserst zart.

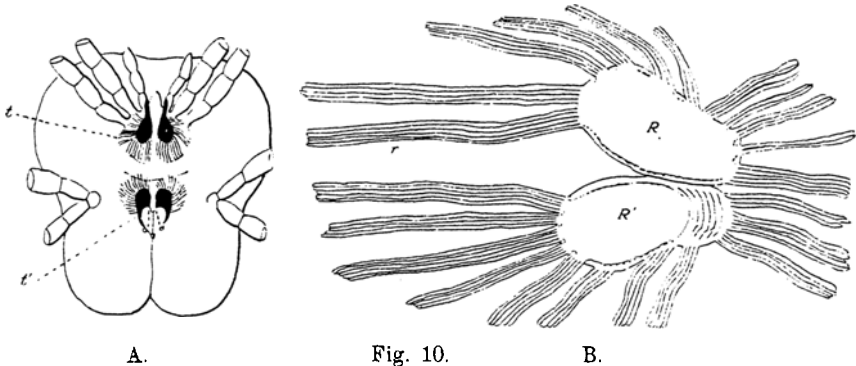
An den freien in die Atemhöhle mündenden Enden der Lamellen befindet sich aber kein so zartes Netzgefüge, wie dies Berteaux meint. Im Gegenteil, hier ist eine ansehnlich dicke Cuticula vorhanden, die in jenes der Atemhöhle übergeht an den betreffenden Stellen. Spongiöse Struktur ist allerdings an den freien Rändern schon vorhanden, doch ist das sie bildende Balkenwerk sehr grob. In dieser Weise erstreckt sich dann diese Bildung etwa auf ein Viertel der Lamellenlänge auf diese fort, ohne dass solange diese dichte Chitinbildung besteht, eine Durch-

wachung der Luftkammern stattfinden würde. Dies erfolgt vielmehr mit dem Aufhören dieser Cuticula. Diese dient hier für das zarte Gefüge der Lungenlamellen bloss als Stütze, wie denn auch der Atemhöhle infolge des Baues ihrer Wände keine respiratorische Tätigkeit beizumessen ist. Muskeln inserieren an der vorderen dorsalen Wand der Atemhöhle, die aber, wie gesagt, nur homolog, doch nicht analog jener der Spinnen ist.

Der Blutraum um die Lungen ist entlang aller vier Lungen derselben Seite in Verbindung und hängt mit den venösen Lumina des Abdomens, sowie mit je einem einer Lunge entsprechenden Arterienzweige der doppelten Ventralarterie zusammen. Diese Arterie, jederseits eine, verläuft entlang der Lungenreihe bis in das fünfte lungenlose Segment des Präabdomens.

Es handelt sich somit bei Skorpionen um noch primärere Zustände der Lungen als bei den Spinnen.

Über das Tracheensystem von *Trombidium fuliginosum* Herm. teilt Henking (13) folgendes mit. Das Tracheensystem mündet jederseits an den Innenseiten der Cheliceren und besteht aus dem Tracheenstamm und den von ihm ausgehenden zarten und unverästelten eigentlichen Tracheen. Der Tracheenstamm ist ein annähernd zylindrisches Rohr, an dem Henking



A. *Trombidium holosericeum* A das Tier von der ventralen Seite. t = vorderes, t' = hinteres Tracheenpaar. B das vordere Tracheenpaar nach Querschnitten. R = Haupttröhre; r = Büschelröhrchen.

folgende Abschnitte unterscheidet: Die erste Luftkammer, die ein weichhäutiger Röhrenabschnitt ist, die zweite Luftkammer und den Endabschnitt. Die erste Luftkammer ist durch ein in

der Vertiefung der Chaliceren befestigter Röhrenabschnitt und weichhäutig, die zweite Luftkammer von derb chitiniger Wand. Ein anderes Tracheensystem beschreibt Henking ebensowenig wie Thor (29) und Trombidium gilt ihnen als Prostigmata.

Ich habe auf Querschnitten bei Trombidium holosericeum das Tracheensystem verfolgt soweit diese Verhältnisse hier für uns von einiger Bedeutung sind. Die Vordertracheen habe ich genau so gefunden, wie sie Henking beschrieb, nur fand ich von der derb chitinigen Luftkammer (Textfig. 10 B), die ringförmige chitinöse Verdickungen zeigt, die feinen Büscheltracheen (r) reichlicher abgehen, als dies Henkings Abbildung vergegenwärtigt. Auch sind die dorsalen und analwärtigen unter ihnen länger als die anderen, wodurch sie weitere Gebiete zu erreichen vermögen. Sie bestehen alle aus einem Plattenepithel, genauestens so wie jene der Spinnen.

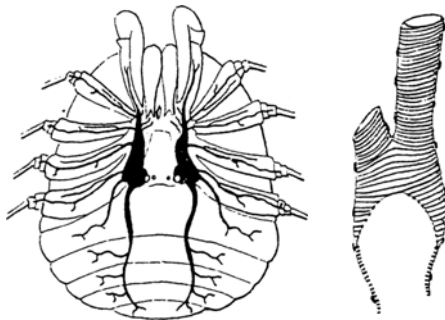
Überrascht hat es mich, dass ein zweites Tracheenpaar bisher nicht beschrieben war. Dieses liegt in der nächsten Nähe der Geschlechtsöffnung. Jede Trachee von ihm hat einen dünnen Endgang mit der Mündung etwas vor der Genitalöffnung und erweitert sich dorsalwärts genauestens wie das Vordertracheenpaar in einen derb chitinösen Endabschnitt, aus dem dann die unverzweigten, zylindrischen Tracheenröhrchen büschelförmig abgehen. Ich habe die Lage und ungefähre Relativgrösse der beiden Tracheenpaare auf Textfig. 10 A eingetragen. Trombidium holosericeum besitzt somit Vorder- und Hintertracheen, zwei Paare im ganzen. Sie sind Büscheltracheen wie alle Tracheen der Milben und liegt in Trombidium somit ein Bindeglied zwischen Opistho- und Prostigmata vor.

Die Phalangiden sind bekanntlich diejenigen Cheliceraten, bei denen ein verästeltes Tracheensystem besteht, und die Wände der Tracheen zeigen auch einen ähnlichen Bau wie jene der Tracheaten, was eben eine Ausnahme für die Arachnoiden ist und Leuckart bezüglich der „Spiralfaser“ recht gibt. Ich habe mich über diese Zustände bei einem Troglus orientiert. Ich finde das Stigma, wie das ja schon bekannt ist, zwischen der vierten Coxa und dem ersten Abdominalsegment frei zutage liegend, von runder Form und doppeltem Gitterverschluss. Daneben nach innen befindet sich noch ein kleines Stigma, das aber keiner Trachee mehr zum Ausgangspunkt dient. Dieses

Stigma scheint unbekannt und dürfte bei der Gattung *Phalangium* etwas vor dem Hauptstigma in gleicher schlitzförmiger Gestalt wie dieses liegen.

Gleich vom Stigma an erweitert sich jede Trachee (Textfigur 11A) zu einem ansehnlichen Trachealabschnitt mit nach vorn zu verjüngendem Auslauf. Hinter dem Stigma ist das nicht der Fall, von dort geht nur ein starker Ast aus der Erweiterung ab. Diese hintere Trachee gibt Äste an das zweite bis fünfte Abdominalsegment, indessen das erste von einem Aste hinter der Trachee des ersten Beinpaars versorgt wird. Es wendet sich dieser Ast gleich nach dorsalwärts.

Aus der entlang der inneren Koxaenden nach mundwärts ziehenden und sich allmählich verjüngenden Haupttrachee geht je ein Ast in jedes Bein und zerfällt dort sofort in zwei Äste. Das Ende der Trachee gelangt in die Palpe, doch gehen noch einige mediane Äste in die Mundgegend ab.



A. Fig. 11. B.
Trogulus spec.? A das ganze Tier von unten, die Tracheen schwarz eingetragen.
 B ein Stück Trachee.

Bekanntlich sind die Phalangidentracheen nach Art der Insektentracheen spiralg geringelt, was ja bei den Arachnoiden eine Ausnahme ist. Ich für meinen Teil glaube aber, dass es doch einen Unter-

schied gibt zwischen den Phalangidentracheen und jenen der Tracheaten bezüglich der Struktur. Dieser Unterschied würde darin bestehen, dass die Matrixschicht in der Weise wie bei den Tracheaten nicht besteht, sondern dass die Zellen in das Tracheengewebe nach Spinnenart aufgehen, wobei nur ihre Zellkerne ihr einstiges Dasein bezeugen. Dann aber glaube ich auch, dass die Phalangidentracheen bloss geringelt (Textfig. 11B) und nicht spiralg gebaut sind.

Jedenfalls besteht ein Unterschied darin, dass die Phalangidentracheen sich nie feiner verästeln und nie Anastomosen untereinander bildend jenes feine Netzwerk darstellen, wie bei

den Tracheaten. Ebenso fehlen auch Verbindungen zwischen den beiderseitigen Tracheenstämmen. Solche Anastomosenbildungen beruhen auf irrtümlicher Beobachtung (Treviranus, Talk) und wurden mit Entschiedenheit von Loman (20), der doch nach neuen technischen Methoden arbeitete, zurückgewiesen.

Allgemeine Betrachtungen

Zwei verschiedene Wege sind versucht worden, um die Genese der Arachnoidenlungen zu ermitteln. Der eine ist der durch Leuckart, der andere der durch Ray-Lankester benützte. Wie schon auseinandergesetzt, leitet Leuckart diese Atmungsorgane von vorher bestandenen Tracheen, Ray-Lankester von der Limuluskieme ab. Das Gelingen einer dieser genetischen Ableitungen hat einen viel höheren Wert als die eines Organes beansprucht, es hat den hohen Wert der Ermittlung der Phylognese der Arachnoiden. Denn gelingt es festzustellen, dass die Arachnoidenlunge von Tracheen abstammt, so müssen wir eben die Arachnoiden von Landarthropoden mit wenigstens beginnlichen Tracheen ableiten, im anderen Falle aber sie mit wasserbewohnenden Formen, mit Crustaceen, in Beziehung bringen.

Der Leuckartschen Ableitung stehen die Tatsachen zur Verfügung, dass ein Tracheensystem gleich von Anfang an bei den Arachnoiden vorhanden ist, indessen die Ray-Lankestersche diese erst sekundär entstehen lassen muss, eine Voraussetzung, die durch gar nichts Positives gestützt wird.

Es war bisher bekannt, dass den Arachnoiden — von den Skorpionen will ich vorerst absehen — zwei Stigmenpaare eigen sind, soweit sich eines, wie bei den Milben, Phalangiden und einem Teil der Pedipalpen, nicht rückgebildet hat. Entweder führen beide Stigmenpaare in Lungen wie bei den mygalomorphen Spinnen und einem Teil der Pedipalpen oder es leitet das eine Paar in Lungen, das andere in Tracheen wie bei den aranomorphen Spinnen. Bei letzteren liegt das zweite Stigmenpaar entweder gleich hinter dem ersten zu Beginn des Abdomens oder analwärts vor den Spinnwarzen.

In vorliegender Schrift ist nun der direkte Nachweis dafür erbracht worden, dass die beiden hinteren Stigmenpaare einander nicht homolog sind, da sie auch nebeneinander, also gleichzeitig, bestehen können, dass somit die Spinnen von solchen direkten

Vorfahren abzuleiten sind, die mindestens drei Paar Stigmenpaare besessen haben. Denn ein grosser Teil der aranomorphen Spinner besitzt sie auch heute und wenn auch die Vordertracheen die Hintertracheen (*Dysdera* etc.) oder umgekehrt (*Clubiona* etc.) überflüssig machen können, oder beide durch eine Vergrösserung der Lunge und durch einen verminderten Stoffwechsel entbehrlich werden (*Epeira*), so liefern ihre Rudimente doch noch den Beweis dafür, dass einstens drei Paar Tracheen nebeneinander bestanden.

Trotzdem kann man angesichts der Verhältnisse bei den Skorpionen nicht der Meinung sein, dass die Arachnoiden nur drei Paar Stigmenpaare besessen hätten. Es bezieht sich vielmehr das eben Gesagte nur auf direkte Araneenahnen. Hierfür spricht ja auch die Ontogenese nach Purcell.

Nehmen wir an, dass die Skorpionen mit vier Stigmenpaaren — aber auch ihre Segmentation beweist ja das — die ältesten rezenten Arachnoiden sind, so müssen wir folgerichtig entweder zugeben, dass die vier Paar Lungen dieser Formen aus Tracheen hervorgegangen sind oder dass im besten Falle nur zwei Lungenpaare auf die anderen Arachnoiden vererbt, die anderen aber zu Tracheen sich umgewandelt haben, denn die Scorpioniden sollen doch von limulusartigen Formen abstammen. Das wäre aber eine sehr verhängnisvolle Folgerung für die Limulus-Theorie im alten Sinne, in welchem der Paläostrake als Stammform hingestellt wird.

Wir müssen somit für die Entstehungsweise der Arachnoidenlunge eine andere Erklärung suchen, die durch diese Schrift gegebene.

Wie schon angeführt ward, hat auf dem Wege der Ontogenese Jaworowski den Nachweis dafür erbracht oder doch zu erbringen versucht, wenn wir die Ontogenese allein als Beweis nicht gelten lassen wollen, dass die Spinnenlunge aus Tracheen entsteht. Nach ihm besitzt die Spinnenlungenanlage, nachdem das Stigma sich gebildet, einen langen, wohl entfalten Tracheenast und erst nun beginnen sich in der Nähe des Stigma die Lungenlamellen zu bilden, Lamellen jedoch, deren ursprüngliche Röhrennatur klar ist. Ich verweise diesbezüglich hauptsächlich auf Jaworowskis Fig. 8 und 10.

Die Tatsache, dass die Lungen, oder besser Fächertracheen von Büscheltracheen und nicht von Limuluskiemen abzuleiten

sind, können auch die durch Purcell (l. c.) festgestellten ontogenetischen Tatsachen, die als erwünschte Ergänzungen der Jaworowskischen Arbeit gelten können, nicht erschüttern, obgleich Purcell von Anfang an ein Anhänger jener Theorie, diese gerne dazu verwerten möchte. Nach ihm entstehen die Lungen der Spinnen im 8. postoralen Segment, wie dies ja anders nicht zu erwarten war. Es sind dies an der Hinterseite der rudimentären Gliedmassen gelegene Anlagen. Die Einstülpungen falten sich dann weiter, wobei dann der Extremitätenstummel versenkt wird. Damit wäre dann jenes Stadium erreicht, von dem Jaworowski ausging. Ich betone also, dass es sich um Einfaltungen des Ectoderms handelt, was sicherlich mehr für die ursprüngliche Tracheennatur spricht, als jene vermeintlichen Andeutungen der distalsten Lamellen als Ausstülpungen nach aussen, die Purcell ja auch mit Bestimmtheit nicht gesehen hat, sie aber als Limulusähnlichkeit deuten möchte. Und dann, was sollen die nach kopfwärts zu gerichteten, später sich rückbildenden Tracheen an der Kiemenanlage, die Jaworowski gefunden, und die ich auch kenne bei *Lycosa*?

Die anderen Tracheenanlagen als versunkene Kiemen zu deuten, ist aber ein willkürliches Verfahren, dem entschieden widersprochen werden muss, da dafür keine einzige Tatsache spricht. Wenn ich auch an der Richtigkeit mancher ontogenetischen Beobachtungen Janecks (13) zweifeln muss, so kann ich doch nicht unerwähnt lassen, dass auch er die Arachnoiden den Tracheaten anreihet.

Erst wenn die Lungenanlage sich weiter entfaltet und die Lungenentwicklung ihrem Ende sich nähert, rückbildet sich die aus der Atemhöhle dorsalwärts sich fortsetzende und sich verästelnde Trachee.

Hieran schliessen dann die Zustände an, die ich für *Dysdera* bezüglich der Vordertrachee geschildert habe.

Wir finden da neben den Lungen ein Tracheenpaar mit seinem Stigma knapp hinter den Lungen, das sich von den Hintertracheen nicht nur der anderen Spinnen, sondern auch den Tracheen der Phalangiden wesentlich unterscheidet, und zwar dadurch, dass die grossen Tracheenröhren im Abdomen sich in sonst nicht wiederzufindender Mächtigkeit entfalten und eine modifizierte Struktur erringen, wie sie nur die Atemhöhlen-

wand der Spinnenlungen aufweist. In ihrem netzförmigen Bau stimmen andererseits die Tracheenröhrchen mit den Atemlamellen der Lungen überein. Das sind aber wesentliche Momente bei der Beurteilung der Lungenabstammung. Gewiss sind die peripheren Teile des Vordertracheensystems Röhren, die Atemlamellen der Lungen Platten, allein die Ontogenese hat hier ein Übergangsstadium ermittelt, das gewiss auch in der Ontogenese der Lungen der Scorpioniden sich finden wird.

Somit sehe ich in den Vordertracheen der Dysderiden, Onopsiden (nach Lamy) und der Argyroneta eine Vorstufe zu einer Lungenentfaltung, des zweiten Lungenpaares, die das erste Tracheenpaar, die dem ersten Lungenpaar zum Ursprung diente, und welches die Caponiden noch besitzen, von diesen an überschritten hat.

Jenes erste Tracheenpaar versorgte offenbar durch seine Äste Gebiete, die bei Dysdera und anderen das zweite Paar heute beherrscht. Hierfür treten die Zustände bei Caponiden direkt ein. Es legten sich die parallel zueinander orientierten und in Röhrenschichten übereinander lagernden Büscheltracheenröhrchen, wie wir sie noch heute bei Dysdera und anderen finden, so innig aneinander wie nur möglich, wobei die vertikalen Zwischenwände sich rückbildeten. Mit diesem Vorgang gleichzeitig, wie eben die Ontogenese lehrt, rückbildeten sich aber jene Tracheenröhrchen, die bei Dysdera die Brusttracheenbündel vorstellen. Damit wäre dann erst jenes Stadium erreicht, das Scorpio auch heute zeigt. Die innige Verwachsung und weitere Umformung bis zur Spinnenlunge ist dort noch nicht vorhanden. Und damit meine ich, wäre der Beweis dafür erbracht, dass die Arachnoidenlungen aus Büscheltracheen sich gebildet haben, wie dies Leukart behauptet hatte.

Indem ich hiermit die Ableitung der Arachnoidenlungen von Kiemenorganen für widerlegt erachte, kann ich nicht umhin, noch auf einen Punkt hinzuweisen, der jener Limuluskiemen-Hypothese auch theoretisch von Anfang an hinderlich im Wege stand.

Wir kennen drei Fälle, in denen Wasserbewohner zu Landtieren wurden und in keinem dieser drei Fälle haben sich die Kiemenorgane zu Lungenorganen entfaltet. Bei den amphibischen

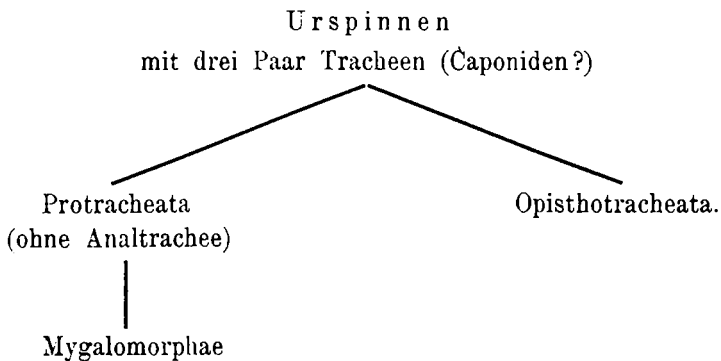
Brachyuren haben sich für die Luftatmung besondere Organe an der inneren Wand der sogenannten Kiemendeckel gebildet, bei den Schnecken haben sich die Kiemen rückgebildet und die Atemhöhle sich zum Zweck der Luftatmung vaskularisiert, bei den Neochordaten endlich sind besondere Luftatmungsorgane aus einem Teil der Vorderdarmwand geworden.

Büschelförmige Tracheenpaare in gleichmässiger Anordnung im segmentierten Körper der Arachnoidenvorfahren, wofür chilopode Myriapoden noch Zustände aufweisen — ohne als Arachnoidenahnen zu gelten — waren die Anfangsstufen, von wo aus mit der Umformung des Körpers viele Tracheen-Paare zugrunde gingen, mindestens vier, wofür die Scorpionen eintreten, sich aber erhielten. Welche Paare diese in jedem Arachnoidenfalle nach der Segmentreihe sind, entzieht sich heute der Beurteilung. Von diesen vier Paaren erhielten sich im besten Falle bei der weiteren Phylogenese aber nur drei, denn bei Milben sowohl als bei den Phalangiden sind im höchsten Falle nur zwei Paare nachweisbar. Dabei erhöht sich selbst bei der höchsten Verzweigung dieser Tracheen im Gegensatze zu den Tracheaten (Myriapoden und Hexapoden) die feste Tendenz der Isolierung nicht nur der einzelnen Tracheen derselben Seite voneinander, sondern auch die von jenen auf der anderen Körperhälfte. Wir kennen nur eine Querverbindung, eben im Vordertracheensystem der Spinnen, die aber als sekundär erworben und nicht als ererbt zu betrachten ist. Entweder entfalteteten sich alle gebliebenen Tracheenpaare zu Lungen (Scorpione) oder nur zwei oder sogar bloss ein Paar oder gar keines (Caponiden). Bei der Entfaltung von vier Lungen wurde das dritte Tracheenpaar aufgehoben, die Lungen ersetzen das übrige, oder aber es erhält sich ausser einem Lungenpaar bei den Spinnen noch ein Tracheenpaar. Aber auch dafür haben wir ja Beispiele, dass auch bei einem Lungenpaar alles übrige von Atmungsorganen in Wegfall gerät wie bei einem Teil der Pedipalpen. Bei einem anderen Teil der Arachnoiden gelangt es aber gar nicht zur Lungenentfaltung. Ein völliges Schwinden konzentrierter Atmungsorgane ist aber ein Zustand, der mit Ausnahme der Chordaten sich bei allen Bilaterienabteilungen einstellen kann.

Für die Spinnen, speziell den Aranimorphen aber erweist sich das ganze erworbene Tracheensystem ja auch überflüssig

und die Entfaltung des zweiten Paares, der Vordertracheen, involviert die Rückbildung des dritten oder der Hintertracheen. Darnach können wir die Araneen einteilen in Tetrapneumonien oder Mygalomorphen (R. Leukart) und in Dipeumonien, wobei diese wieder in Protracheaten (mit Vordertracheen) und Opisthotracheaten einzuteilen wären.

Die Protracheaten (Dysderiden, Oonopsiden, Argyroneta) wären stammesgeschichtlich alte Formen unter den rezenten Spinnen, die aber hierin durch die Caponiden übertroffen werden. Es würden dann wohl die Mygaloiden mit vier Lungen doch gar keinen Hintertracheen wohl von ihnen abzuleiten sein, nicht aber die Opisthotracheen, da eine Analtrachee bei den rezenten Protracheaten völlig fehlt. Diese müssen dann von solchen Formen der Protracheaten abstammen, die auch Hintertracheen noch aufweisen und möglicherweise rezent noch erhalten, doch wenigstens auf diese Merkmale hin nur unbekannt sind. Es wird dann in Zukunft hierauf zu achten sein. Der Stammbaum wäre somit



Damit wäre die Ray-Laukestersche Gruppe der Aranomorphen aufgelöst, da die jetzigen Protracheaten ohne Analtrachee den Mygalomorphen näher stehen.

Die Einschränkung des Tracheensystems der Dipnoer hängt zusammen mit der Lebensweise, mit dem grösseren oder geringeren Stoffwechsel. Stark vagante Spinnen haben ein kräftig entfaltetes Tracheensystem, das im Grade der sessilen Lebensweise sich einschränkt (Tegenaria u. v. a.) bis fast zum völligen Verschwinden bei Epeira, wo allerdings die Vergrößerung der Lungen ersatzbringend wirkt.

Ist nun auch die Ableitung der Arachnoiden von landlebenden Urtracheaten, die irgendwo an der Wurzel der Myriapoden zu suchen wären — ich erinnere nur an den Prozess der Verlegung der Genitalöffnungen nach kopfwärts zu bei einem Teil der Myriapoden — als gesichert zu betrachten, so mag darum doch eine gewisse Beziehung zu Paläostraken bestehen, die wieder dem Wasserleben sich anpassten. Dies wäre aber noch festzustellen. Dabei könnte man ja an eine Abzweigung jener etwa von scorpionartigen Formen wohl denken. Es könnte sich somit hier nur darum handeln, *Limulus* und die Eurypteriden in irgend einer Weise mit den Arachnoiden in Beziehung zu bringen, wobei die Crustaceen, nachdem von ihnen die obigen Formen abgetrennt wurden, nicht in Betracht kämen. Indem nach Rây-Lan-kester die Spinnen und Pedipalpen, wohl auch Solpugiden — die anderen Arachnoiden betrachtet R.-Lan-kester als jüngere Formen, und das gewiss mit Recht — nicht direkt von Scorpionen abzuleiten sind, woran kaum zu zweifeln ist, will er sie mit im Wasser lebenden Vorfahren in Beziehung bringen, wobei *Limulus* wenigstens indirekt in Frage käme.

Die Scorpioniden betrachte auch ich für solche Arachnoiden, die sich zeitig von den Arachnoiden abgetrennt haben — von gemeinsamen Ahnen nämlich — und möglicherweise wäre dann hier irgend eine Beziehung mit den Eurypteriden vorhanden und da dürfte, freilich nicht direkt, auch *Limulus* abgezweigt sein. All diese Formen würden dann von gemeinsamen Arachnoiden-ahnen wohl ableitbar sein, von solchen mit beginnendem Tracheensystem, von wo aus sie hydrobiotisch wurden. Damit hört aber auch jede weitere begründbare Spekulation auf. Freilich setzt diese Spekulation voraus, dass die *Limulus*kiemen von Arachnoidenlungen abgeleitet werden können, im Falle dies aber nicht möglich wäre — die genaue strukturelle Durcharbeitung der *Limulus*kiemen steht zur Stunde noch aus — würde auch diese Spekulation in sich zusammenfallen!

Zum Schlusse möchte ich noch ein Thema berühren, das alle Arthropoden betrifft, aber das Tracheensystem der Spinnen und andere Organsysteme auch berührt.

Es findet sich bei allen Arthropoden ein Netzgewebe im gesamten Körper, das man vielfach als Bindegewebe anspricht, in erster Linie aber Stützgewebe ist. Wohl am ausführlichsten hat dies für *Argulus* Grobber (10) behandelt, der den innigen Zusammenhang dieses Gewebes nicht nur, sondern auch seinen Zusammenhang mit dem Ectoderm erkannt hat. Es wird, sagt Grobber, „die Bindesubstanz der Arthropoden nicht bloss durch das Bindegewebe repräsentiert, sondern auch alle Epithelien und die Muskeln partizipieren im Aufbau derselben, was mit der sämtlichen Zellen des Arthropodenkörpers eigentümlichen Fähigkeit der Produktion wahrscheinlich durchweg chitineriger Cuticularsubstanzen zusammenhängt“. Darum verwendet Grobber für dieses Gewebe statt Bindegewebe die Bezeichnung Bindesubstanz. Ich möchte hier gleich bemerken, dass meiner Ansicht nach das Hauptgewicht hier mehr auf den allgemeinen Zusammenhang dieses Bindesubstanz-Gewebes als auf die Chitinisierung zu legen wäre, da diese auch fehlen kann, obgleich im allgemeinen das nicht der Fall ist. Es ist ein Gewebe, das überall eindringt, mit allen Organen zusammenhängt, wie dies eben Grobber für *Argulus* so ausführlich gezeigt hat. Gefässe und Nervensystem machen davon auch keine Ausnahme. Es hängt zusammen mit dem Integument und mit den entodermalen Produkten, dem Darm und seinen Drüsen nämlich. Nach Grobber sollen alle Zellen des Körpers die Fähigkeit besitzen, diese Stütz- oder Bindesubstanz zu bilden, die aus Chitin oder doch einer dem Chitin nahe stehenden Substanz besteht, wobei aber dieses Gewebe im ganzen Körper ein Kontinuum bildet. Es erklärt dies Verhalten, das Eingeschränktheit des mesodermalen Bindegewebes bei den Arthropoden.

In zwei Schriften (11, 12) habe ich den Nachweis dafür erbracht, dass im gesamten Zentralnervensystem ein zusammenhängendes neurogliales Netz mit Zellkernen besteht, das teilweise Septen bildend mit der Hülle des Nervensystemes ein Kontinuum bildet. Dies finde ich auch für die Spinnen. Hier nun speziell bei *Dysdera*, wo das Bauchmark ventralwärts direkt dem Integumente aufliegt, sehe ich nun, dass die neurogliale Nervenülle mit Fortsätzen von Epithelzellen der Haut direkt verbunden ist. Oben, wo der Vorderdarm zwischen Gehirn und Bauchmark durchdringt, liegt es für kurze Zeit dem Bauchmark fest auf, von ihm

nur durch zellöses Bindegewebe getrennt. Hier ziehen Fasern von der Neurogliahülle durch jenes Bindegewebe hindurch bis zum Darmepithel und verbinden sich mit Fortsätzen von solchen.

Andererseits sah ich bei *Epeira*, dass an Blutgefäße, die an gleicher Stelle unter dem Darm gelegen, mit ihren Ästen in das Bauchmark eintraten, die Zellen der Gefäßwände dieser mit dem neuroglialen Netz des Zentralnervensystemes zusammenhängen.

Zu diesem Gewebe gehört aber auch das Trachealgewebe. Es ist das Trachealgewebe ja, wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, bei den Spinnen überall ein Netzwerk, wobei eine Chitinisierung nicht überall aufzutreten hat. Und dieses Netzwerk hängt, wie für die Lungen nachgewiesen ward, durch Fortsätze mit den Hautepithelien direkt zusammen.

Heidelberg im Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

1. Barrois: Recherches sur le developpement des Araignées. Journ. d. Robin et Pouchet, 1878.
2. Van Beneden, E.: De la place que le *Limulus* doivent occuper. Journ. d. Zoolog., T. I, 1870.
3. Derselbe: Sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Bull. sc. dépt. d. Nord., 1882.
4. Berteaux, L.: Le poumon des Arachnides. La Cellule, T. V, 1889.
5. Bertkau, Ph.: Über die Respirationsorgane der Araneen. Arch. f. Naturgesch., Bd. I, 38. Jahrg., 1872.
6. Derselbe: Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen etc. Arch. f. Naturgesch., Bd. I, 44. Jahrg., 1878.
7. Blanchard, E.: De l'appareil circulatoire et les organes d. l. respiration dans les Arachnides. Ann. Sc. nat., 3. Serie, Vol. XII, 1849.
8. Börner, E.: Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Bd. XVII, 1904.
9. Bösenberg, W.: Die Spinnen Deutschlands. Zoologica, Bd. XIV, 1903.
10. Grobben, K.: Die Bindesubstanz von *Argulus*. Arb. a. d. Zoolog. Instit. zu Wien, Bd. XIX, 1911.
11. Haller, B.: Über den allgemeinen Bauplan der Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV, 1904.
12. Derselbe: Über das Bauchmark. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XLVI, 1910.
13. Henking, H.: Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum*, Herm. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. XXXVII, 1882.

14. Janeck, R.: Entwicklung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, 1909.
15. Hermann, O.: Ungarns Spinnenfauna. Bd. I, II. Budapest, 1876, 1878.
16. Jaworowski, A.: Die Entwicklung der sogenannten Lungen bei den Arachnoiden etc. *Zeitschr. f. wiss. Zoolog.*, Bd. LVIII, 1894.
17. Lamy, E.: Recherches s. l. Trachées des Araignées. *Ann. Sc. nat.*, 8. Serie, T. XV, 1902.
18. Leukart, R.: Über die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.
19. Derselbe: Über den Bau und die Bedeutung der sogenannten Lungen bei den Arachnoiden. *Zeitschr. f. wiss. Zoolog.*, Bd. I, 1849.
20. Lomann, J. E. E.: Anatomische Untersuchungen an Opilioniden. *Zoolog. Jahrb. Suppl. 6 (Plate, Fauna chilensis)*, Bd. III, 1905.
21. MacLeod, J.: Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. *Arch. de Biologie*, T. V, 1884.
22. Milne-Edward, A.: Recherches s. l'Anatomie des Limules. *Ann. Sc. nat.*, 5. Serie, T. XVII, 1873.
23. Purcell, W. F.: Respiratory organs in Aranee and the Phylogenie of the Trachee in aranee. *Quart. Journ. of Micr. Sc., New Series*, Vol. 54, 1910.
24. Ray-Lankester, E.: The Structure and Classification of the Arachnida. *Quart. Journal for Microsc. Sc.*, V. XLVIII, 1905.
25. Derselbe: Limulus an Arachnoiden. *Quart. Journal for Microsc. Sc.*, V. XXIII, 1880.
26. Schimkewitz, W.: Les Arachnides et leur affinités. *Arch. slaves d. Biologie* 1886 (zitiert nach Jaworowski).
27. Simon, E.: *Histoire Naturelle d. Araignées*. Paris 1893.
28. Simroth, H.: *Die Entstehung der Landtiere*. Leipzig 1891.
29. Thor, S.: *Recherches s. l'anatomie comp. des acariens prostigmatiques*. *Ann. Sc. nat.*, T. XIX, 1904.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—IV.

Allgemeine Bezeichnungen.

L = Lunge oder Fächertrachee.	br = Zellsäule in der Blutkammer der Lungenblättchen.
R = Atemröhre oder Trachee.	bz = Blutzelle.
ah = Atemhöhle.	ep = Epithel.
lö = Lungenöffnung.	c = Cuticula.
rö = Tracheenöffnung.	gp = Genitalpapille oder Epigyne.
r = feinste Tracheenwandröhrchen.	vr = Ventralrinne.
od = dorsale Lungenwand.	bt = Brusttracheen.
b = Blutkammern der Lunge.	T = innerer Ast der Analtrachee.
lv = Lungenvene.	T' = äusserer „ „ „
la = Lungenarterie.	
z = Luftkammer der Lunge.	

Tafel I.

- Fig. 1. *Dysdera rubicunda* L. Koch. Das Tracheensystem von ventralwärts gesehen.
 Fig. 2. *Clubiona atrox* Deg. Dasselbe von dorsalwärts gesehen.
 Fig. 3. *Thomisus citreus* Deg. Abdomen. Das Tracheensystem von ventralwärts.
 Fig. 4. *Tibellus oblongatus* Walck. Ebenso.
 Fig. 5. *Phyllonethis lineata* Cl. Ebenso.
 Fig. 6. *Tegenaria domestica* L. Ebenso.
 Fig. 7. *Meta segmentata* Cl. Ebenso.
 Fig. 8. *Lycosa lugubris* Walck. Ebenso.

Tafel II.

Fig. 9—12. Die Lungen von unten gesehen.

Lungenvene und Blutraum der Lungen hellrosa, Lungenarterie dunkelrosa.

- Fig. 9. *Dysdera rubicunda*.
 Fig. 10. *Clubiona atrox*.
 Fig. 11. *Epeira marmorea*.
 Fig. 12. *Meta segmentata*.
 Fig. 13. *Dysdera rub.* Die Büscheltrachee herauspräpariert von unten und etwas von der linken Seite gesehen. s = Mündungssinus; m = mittleres, o = oberes Stück; q = Querstück; bt = Brusttracheen.
 Fig. 14. *Phyllonethis lineata*, Cl. Vordere Hälfte des Abdomens von rechts. h = Herz; b = Sinus der Lungenarterie; pb = pericardialer Blutraum.
 Fig. 15. *Meta seg.* Das vordere Ende des Herzens. h = sagittal geschnitten; b = Sinus der Lungenarterie; pb = pericardialer Blutsinus.

Tafel III.

- Fig. 16. *Dysdera rub.* Sagittalschnitt durch die eine Lunge. Blutraum rosa. v = obere Rinne; l = Leber; gg = Genitalgang; m = dorsale Stigmenmuskeln.
 Fig. 17. *Lycosa lugubris.* c = ventral; c' = dorsal. Es ist der dorsale Abschnitt der Lunge durch einen auf die Lungenlängsachse geführten Querschnitt abgetragen, so dass nur der anale Abschnitt der Lunge zu sehen ist. l = Lungenlamellen. Blutraum rosa. b = Blutrichtung in oder aus den Lamellen; a = Richtung der Luft zwischen die Lamellen durch die Lungenöffnung (lö).
 Fig. 18. *Dysdera rub.* Ein Stück aus einem Sagittalschnitt durch die Lunge. Vergr. $\frac{1}{2}$, Reichert.
 Fig. 19. *Epeira diadema* L. Ein Stück von einem Querschnitt durch die Lunge von der ventromedialen Seite. Vergr. $\frac{2}{3}$, Reichert.
 Fig. 20. *Dysdera rub.* Ein Stück von einem sagittalen Schnitte, das frei in die Atemhöhle ragende Ende der Lungenlamellen zeigend. Vergr. $\frac{1}{2}$, Reichert.

- Fig. 21. *Dysdera rub.* Ein Stück aus einem sagittalen Längsschnitt durch die Lunge. Vergr. $\frac{2}{3}$, Reichert.
- Fig. 22. *Dysdera rub.* Horizontaler Schnitt durch die freie obere Fläche der Atemröhrenwand der Büscheltracheen. Vergr. $\frac{2}{3}$, Reichert.
- Fig. 23. *Dysdera rub.* Ein Stück der sagittal geschnittenen Wand der grossen Röhre der Büscheltrachee. Vergr. $\frac{2}{3}$, Reichert.
- Fig. 24. *Epeira dirad.* Ein Stück aus einer Atemdoppellamelle der Lunge mit einer Zellsäule in der Mitte. Vergr. $\frac{4}{3}$, Reichert.

Tafel IV.

- Fig. 25. *Dysdera rub.* Querschnitt durch das Tracheenbündel des Cephalothorax (bt). h = Muskelhülle; d = Darm; ao = Aorta. Vergr. $\frac{3}{4}$, Reichert.
- Fig. 26. *Dysdera rub.* Querschnitt durch eine der beiden grossen Tracheenröhren des Cephalothorax. l = Lumen; r = Wand. Vergr. $\frac{2}{3}$, Reichert.
- Fig. 27. *Dysdera rub.* Ganzer Querschnitt zu Beginn der grossen Atemröhre des Cephalothorax. Vergr. $\frac{2}{3}$, Reichert.
- Fig. 28. *Dysdera rub.* Querschnitt durch die Atemröhrchen der Büscheltrachee. Vergr. $\frac{1}{3}$, Reichert.
- Fig. 29. *Epiblemum scenicum* Cl. Querschnitt durch den Darm (d) im Abdomen. T = die ihn umfassenden beiden Analtracheen. Vergr. $\frac{4}{3}$, Reichert.
- Fig. 30. *Epiblemum sc.* Ein an seinem Ende der Länge nach geschnittenes Ende eines Tracheenastes der Analtrachee. Vergr. $\frac{4}{3}$, Reichert.
- Fig. 31. *Epiblemum sc.* Quergeschnittener Haupttracheenstamm der Analtrachee. o = oben; u = unten. Vergr. $\frac{4}{3}$, Reichert.
- Fig. 32. *Epiblemum sc.* Sagittalschnitt an der Mündung der Analtrachee. d = dorsal; v = ventral; a = erstes, b = zweites, c = drittes Stück der Tracheenröhre. Vergr. $\frac{2}{3}$, Reichert.
- Fig. 33. *Dysdera rub.* Ein Stück des vorderen Endes der Büscheltrachee sagittal geschnitten. Vergr. $\frac{4}{3}$, Reichert.
- Fig. 34. *Thomisus citreus* Deg. Ein Stück mit Luftblasen gefüllter Trachee.
- Fig. 35. *Scorpio europaeus* L. Freipräparierte Lunge.
-

